



УРАНОВ
Алексей Александрович
(1901–1974)

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ЦЕНТР ПО ПРОБЛЕМАМ ЭКОЛОГИИ
И ПРОДУКТИВНОСТИ ЛЕСОВ

Восточно- европейские ЛЕСА

История в голоцене
и современность

В двух книгах

Ответственный редактор
доктор биологических наук
О.В. Смирнова



МОСКВА НАУКА 2004

Восточно- европейские ЛЕСА

История в голоцене
и современность

Книга 1



МОСКВА НАУКА 2004

УДК 630
ББК 43.4
В78

Издание осуществлено в соответствии
с программой фундаментальных исследований Президиума РАН
«Научные основы сохранения биоразнообразия России»

Ответственный редактор тома
доктор биологических наук *О.В. Смирнова*

Рецензенты:
академик *А.С. Исаев*,
член-корреспондент РАН *Л.П. Рысин*,
доктор биологических наук *Н.М. Чернова*

Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность: В 2 кн. /
Центр по пробл. экологии и продуктивности лесов. – М.: Наука, 2004 – . –
ISBN 5-02-033067-1

Кн. 1 / Отв. ред. О.В. Смирнова. – 2004. – 479 с.: ил. – ISBN 5-02-006340-1 (в пер.)

Дан синтез современных концепций теоретической экологии и авторских представлений о популяционной организации биогеоценологического покрова лесных территорий; прослежена история формирования лесного пояса Восточной Европы с конца плейстоцена до современности. Изложены основные особенности популяционной биологии видов деревьев и трав. Проведен эколого-ценотический и ареалогический анализ растительного покрова лесного пояса. Изложены методы исследования растительного и почвенного покрова лесного пояса Восточной Европы: от сбора полевых материалов до лабораторной обработки и анализа данных на основе современных компьютерных программ и ГИС-технологий.

Для экологов, геоботаников, лесоводов, преподавателей и студентов высших учебных заведений.

ТП 2003-I-146

ISBN 5-02-033067-1 (общ.)
ISBN 5-02-006340-1 (Кн. 1)

© Российская академия наук, 2004
© Издательство «Наука» (художественное оформление), 2004

Оглавление

Предисловие редактора	11
Глава 1. Природная организация биогеоценологического покрова лесного пояса Восточной Европы	16
1.1. Теоретические представления биогеоценологии и популяционной биологии. <i>О.В. Смирнова</i>	16
1.1.1. Общие представления об организации биогеоценологического покрова	16
1.1.2. Популяционные подходы и методы членения биогеоценологического покрова на элементы	17
1.1.3. Перманентная гетерогенность среды биоценозов как результат популяционной жизни видов-эдификаторов	22
1.1.4. Трактовка климакса и сукцессий с популяционных позиций	23
1.2. Популяционная организация ненарушенного биогеоценологического покрова лесных территорий лесного пояса Восточной Европы. <i>О.В. Смирнова</i>	25
1.2.1. Виды-эдификаторы лесного пояса Восточной Европы	25
1.2.2. Реконструкция состава и структуры популяционных мозаик эдификаторов и формирующихся на их основе биогенных мозаик ассектаторов	27
Мозаики автотрофов	27
Мозаики гетеротрофов (зоогенные и микогенные мозаики)	33
Мозаики ассектаторов	40
Сравнение популяционных мозаик автотрофов и гетеротрофов по средообразующему воздействию	41
1.3. Имитационная модель динамики древесной синузии лесного ценоза. <i>С.И. Чумаченко</i>	43
1.3.1. Математическое моделирование как метод экологических и фитоценологических исследований лесных ценозов	43
1.3.2. Концептуальная модель древесной синузии лесного ценоза ...	46
1.3.3. Алгоритм имитационной модели древесной синузии лесного ценоза	48
1.3.4. Вычислительные эксперименты	50
Глава 2. История развития лесного пояса Восточной Европы с конца плейстоцена до современности	59
2.1. Природные условия позднего плейстоцена. <i>В.Н. Калякин</i>	59
2.1.1. Специфические особенности живого покрова Северной Евразии в конце плейстоцена и роль крупных фитофагов в его формировании	59

2.1.2. Основные события плейстоцена и гипотеза покровных оледенений	61
2.1.3. Основные противоречия ледниковой гипотезы	64
2.1.4. Альтернатива гипотезе гигантских покровных оледенений	72
2.1.5. Позднеюрмская регрессия Мирового океана и ее основные последствия	82
2.1.6. Вымирание мегафауны в заключительный трансгрессивный период	87
2.2. Изменение состава и распространения видов-эдификаторов природных экосистем Северной Евразии с конца плейстоцена до позднего голоцена	93
2.2.1. Материал и методы исследования. <i>С.А. Турубанова</i>	93
2.2.2. Изменение видового состава и распространения ключевых видов (эдификаторов) мамонтового комплекса Восточной Европы с позднего плейстоцена до позднего голоцена. <i>В.Н. Калякин, С.А. Турубанова</i>	96
Вымершие виды мамонтового комплекса	96
Ныне живущие или жившие в историческое время виды мамонтового комплекса	101
2.2.3. Изменение видового состава и распространения ключевых видов деревьев (эдификаторов) лесного пояса с конца плейстоцена до позднего голоцена. <i>О.В. Смирнова, С.А. Турубанова</i>	118
Изменение ареалов видов широколиственных деревьев в голоцене	118
Изменение ареала зонального комплекса широколиственных видов деревьев в голоцене	127
Изменение ареалов бореальных видов деревьев в голоцене	128
Изменение ареала зонального комплекса темнохвойных видов деревьев в голоцене	131
Сопоставление изменений ареалов комплексов широколиственных и темнохвойных видов в голоцене	132
2.3. Современная зональность Восточной Европы как результат природного и антропогенного преобразования позднеплейстоценового комплекса ключевых видов. <i>О.В. Смирнова, М.В. Бобровский, С.А. Турубанова, В.Н. Калякин</i>	134
2.3.1. Особенности изменений живого покрова в голоцене	134
2.3.2. Современное состояние биогеоценологического покрова Восточной Европы	145
2.4. Малонарушенные лесные территории севера европейской России. <i>П.В. Потапов, А.Ю. Ярошенко, С.А. Турубанова</i>	147
Глава 3. Основные черты популяционной биологии растений (эдификаторов и ассектаторов) современного лесного пояса	154
3.1. Общие представления популяционной биологии и экологии растений. <i>О.В. Смирнова, Н.А. Торопова</i>	154
3.1.1. Основные понятия	154
3.1.2. Периодизация онтогенеза и диагнозы онтогенетических состояний растений	155
3.1.3. Поливариантность онтогенеза	157
3.1.4. Типы онтогенезов и вегетативное размножение	158

3.1.5. Оценка состояния популяции по типу онтогенетического спектра	159
3.1.6. Представления о популяционных стратегиях видов	161
3.1.7. Оценка сукцессионного состояния лесных сообществ по демографической структуре популяций деревьев	163
3.2. Эколого-ценотические группы в растительном покрове лесного пояса Восточной Европы. <i>О.В. Смирнова, Л.Г. Ханина, В.Э. Смирнов</i>	165
3.2.1. Формирование представлений об эколого-ценотических группах растений	165
3.2.2. Система эколого-ценотических групп растений	170
3.3. Популяционные стратегии видов деревьев. <i>О.И. Евстигнеев</i>	176
3.3.1. Интегральные свойства стратегий	176
3.3.2. Конкурентоспособность	177
Признаки конкурентоспособности деревьев	177
Частные признаки конкурентоспособности видов деревьев	179
Интегральная оценка исследованных видов по суммарному баллу конкурентоспособности	184
3.3.3. Толерантность	185
Признаки толерантности деревьев	185
Частные признаки толерантности видов деревьев	187
Интегральная оценка исследованных видов по суммарному баллу толерантности	192
3.3.4. Реактивность	193
Признаки реактивности деревьев	193
Частные признаки реактивности видов деревьев	196
Интегральная оценка исследованных видов по суммарному баллу реактивности	202
3.3.5. Классификация видов деревьев по типам популяционной стратегии	203
3.4. Популяционные стратегии видов кустарников. <i>О.И. Евстигнеев, Е.Г. Диденко</i>	205
3.4.1. Конкурентоспособность	205
Признаки конкурентоспособности кустарников	205
Частные признаки конкурентоспособности видов кустарников	206
Интегральная оценка исследованных видов по суммарному баллу конкурентоспособности	209
3.4.2. Толерантность	210
Признаки толерантности кустарников	210
Частные признаки толерантности видов кустарников	211
Интегральная оценка исследованных видов по суммарному баллу толерантности	215
3.4.3. Реактивность	216
Признаки реактивности кустарников	216
Частные признаки реактивности видов кустарников	216
Интегральная оценка исследованных видов по суммарному баллу реактивности	222
3.4.4. Классификация видов кустарников по типам популяционной стратегии	222

3.5. Краткая характеристика популяционной биологии константных видов травяного покрова. <i>А.А. Агафонова, Н.И. Шорина, О.В. Смирнова, Л.А. Жукова, Т.А. Полянская, О.П. Ведерникова, Э.В. Шестакова, Е.А. Скочилова, Г.О. Османова, Е.С. Закавказская, Л.В. Прокопьева</i>	224
3.5.1. Неморальные лесные виды	225
Эфемероиды	225
Длительно вегетирующие виды (неморальное лесное широко-котравье)	230
3.5.2. Бореальные лесные виды	237
3.5.3. Боровые лесные и опушечные виды	243
3.5.4. Неморальные, бореальные и нитрофильные опушечные виды (высокотравье)	246
Общая характеристика группы	246
Виды, растущие в небольших окнах с умеренным увлажнением	247
Виды, растущие в небольших окнах с сильным увлажнением	250
Виды, растущие в больших окнах на богатой почве	253
Виды, растущие в больших окнах с проточным увлажнением	254
3.6. Оценка экологической валентности видов основных эколого-ценотических групп. <i>Л.А. Жукова</i>	256
3.6.1. Подходы и методы	256
3.6.2. Анализ ЭЦГ по соотношению стено-, мезо-, эвривалентных фракций (по отношению к каждому экологическому фактору)	259
I тип – экологические шкалы, характеризующие климатические условия	259
II тип – экологические шкалы, характеризующие почвенные условия	261
3.6.3. Анализ видовых наборов экологических валентностей по десяти факторам для оценки толерантности видов разных ЭЦГ	265
3.7. Анализ ареалов основных эколого-ценотических групп видов растений лесного пояса. <i>Л.М. Носова, Н.Б. Леонова, М.В. Зимин</i>	270
3.7.1. Классификация ареалов современной флоры	270
3.7.2. Ареалы некоторых диагностических бореальных видов	278
3.7.3. Ареалы некоторых диагностических неморальных видов	280
3.8. Состав и синузильная структура мхов лесного пояса. <i>А.А. Шестакова</i>	282
3.8.1. Бриофлора неморально-бореальной полосы	283
3.8.2. Бриофлора неморальной полосы	285
3.8.2. Бриофлора бореальной полосы	287

Глава 4. Методы анализа состояния растительного покрова. <i>В.Э. Смирнов, Л.Г. Ханина</i>	290
4.1. Градиентный анализ растительности	291
4.2. Типология растительных сообществ	296
4.3. Выделение групп (совокупностей) видов	300
4.4. Оценка биоразнообразия растительности	303
4.5. Оценка сукцессионного состояния сообществ	304
4.6. Пространственный анализ растительности	306

4.6.1. Применение ГИС-технологий для оценки биоразнообразия растительности	307
4.6.2. Пространственный анализ антропогенных нарушений растительного покрова. <i>П.В. Потанов</i>	309
Глава 5. Современное состояние лесного и почвенного покрова Европейской России	314
5.1. Общая характеристика видового и возрастного состава древостоев современных лесов. <i>М.М. Паленова</i>	314
5.1.1. Состав и структура данных о лесном фонде	315
5.1.2. Площадь лесного фонда, лесистость, группы леса	317
5.1.3. Лесообразующие породы деревьев	320
5.1.4. Возрастная структура лесного фонда	322
5.1.5. Продуктивность насаждений	323
5.2. Оценка разнообразия и состояния региональных и локальных популяций видов деревьев – основных эдификаторов и доминантов современного лесного пояса. <i>С.И. Смирнов</i>	324
5.2.1. Объекты и места исследования	324
5.2.2. Разнообразие структуры популяций в природно-территориальных комплексах на юго-западе Нечерноземья	326
5.2.3. Особенности состояния региональных популяций на юго-западе Русской равнины, в Восточных Карпатах, в Горном Крыму и на Северо-Западном Кавказе	329
5.3. Грибные болезни в лесах Европейской России. <i>Е.А. Прудников, В.А. Мокрицкий, И.Г. Вишневская</i>	338
5.3.1. Распространение основных грибных болезней в лесах России	339
Корневые и комлевые гнили хвойных пород	340
Стволовые гнили хвойных пород	343
Гнилевые болезни широколиственных пород	344
Сосудистые болезни широколиственных пород (трахеомикозы)	345
5.3.2. Грибы как биотические агенты сукцессионного развития	346
Причины возникновения и развития очагов грибных болезней	346
Лесохозяйственные стрессы как причина грибных болезней	348
Роль грибных патогенов в процессах формирования искусственно созданных насаждений	353
Патологические процессы в естественных лесах	355
5.3.3. Управление устойчивостью лесных экосистем к грибным поражениям	360
5.4. Влияние насекомых-фитофагов на состав и структуру лесов. <i>Н.И. Лямцев</i>	364
5.4.1. Основные группы насекомых-фитофагов	365
5.4.2. Насекомые как потребители фитомассы	367
5.4.3. Насекомые-филлофаги как фактор сукцессий в дубравах лесостепи	369
5.4.4. Устойчивость разных видов деревьев к повреждению насекомыми	370
5.4.5. Определение размера усыхания (отпада) деревьев в поврежденном насаждении	371

5.4.6. Оценка вредоносности насекомых по материалам статистической отчетности по защите леса	374
5.4.7. Влияние антропогенных факторов на вредоносность насекомых	379
5.5. Лесные почвы: биотические и антропогенные факторы формирования. <i>М.В. Бобровский</i>	381
5.5.1. Биотические факторы формирования почвенного покрова лесных территорий	382
Роль животных в разложении и гумификации органического вещества и в формировании структуры почвенных агрегатов	382
Влияние средообразующей деятельности животных на формирование структуры почв	387
Роль корневых систем деревьев и ризотектоники в формировании структуры почв	393
Роль ветровальных педотурбаций в формировании структуры почв	398
5.5.2. Роль антропогенных факторов в формировании почв лесного пояса	403
Земледелие	403
Рубки	409
Сбор лесной подстилки	411
Лесной выпас	412
Пожары	414
Создание лесных монокультур	416
Общие черты влияния антропогенных факторов на почвы. Роль поверхностных процессов в деградации почв	417
5.5.3. Сукцессионные процессы в почвенном покрове лесных территорий	419
Список литературы	428
Приложение	471
Список родов и видов позвоночных животных, насекомых, деревьев и кустарников, а также возбудителей болезней деревьев	472
Список авторов книги	478

Предисловие редактора

*Нашему Учителю
и Учителю наших учителей и коллег –
Алексею Александровичу Уранову*

Предлагаемая читателям книга – результат многолетних исследований неформального коллектива авторов, представителей разных поколений, объединенных общей концепцией популяционной организации растительных сообществ и общим объектом – восточноевропейскими лесами.

Принцип исследования растительного сообщества как системы взаимодействующих популяций сформулирован Тихоном Александровичем Работновым (1950). Идеи Т.А. Работнова были восприняты нашим общим Учителем – Алексеем Алексеевичем Урановым, который в 1963 г. организовал в МГПИ им. В.И. Ленина группу молодежи (в рамках Проблемной биологической лаборатории) для развития популяционных представлений Т.А. Работнова и своих концепций популяционной организации растительных сообществ.

За прошедшие четыре десятилетия применение принципа популяционного видения растительного сообщества привело к следующим результатам:

- 1) была разработана концепция дискретного описания онтогенеза;
- 2) сформированы представления о поливариантности онтогенеза;
- 3) развивались представления о биологически обусловленном характерном (базовом) спектре популяций видов разных жизненных форм и типов стратегий;
- 4) развивалась концепция популяционных стратегий, формировались представления о потенциях и позициях видов;
- 5) трансформировались представления «gar mosaic» и «mosaic cycle concept of ecosystems» (изложение этих представлений дано в Главе 1) с позиций концепции спонтанных потоков поколений в популяциях всех потенциальных ценозообразователей в климаксовом сообществе;
- 6) обоснованы представления о гетерогенности растительного сообщества как следствии популяционной жизни видов-эдификаторов растений и животных;
- 7) была осознана значимость популяционной жизни видов животных-эдификаторов для осуществления спонтанных потоков поколений в популяциях всех ценозообразователей растительных сообществ;
- 8) обоснованы способы расчета минимальной площади климаксового сообщества на основе определения площадей, необходимых для устойчивого потока поколений видов-эдификаторов растений и животных;

9) пересмотрены концепции климакса и сукцессий с позиций популяционной организации сообществ (биоценозов, экосистем).

В результате принцип популяционного видения растительного сообщества, предложенный Т.А. Работновым и развитый А.А. Урановым, трансформировался в концепцию популяционной организации биоценозов и биоценотического (живого) покрова в целом. Осознание живого покрова как множества потоков поколений в популяциях разных видов в очередной раз подчеркивает единство его структуры и динамики. Оно дает нам возможность почувствовать, что структура – это моментальный снимок процесса. Здесь можно вспомнить высказывание В.Н. Беклемишева «Организм – это морфопроект», которое можно приложить к любым проявлениям жизни, к биосистемам любого уровня организации, а не только к организмам. Популяционный подход позволяет разрешить противоречия между дискретным и континуальным видением живого покрова и его разных элементов; между статичными и динамичными проявлениями жизни; осознать, что любые антропогенные воздействия (как и природные катастрофы) нарушают спонтанные потоки поколений, и что вся история взаимодействия человека и природы есть осознанные или неосознанные попытки изменить (прервать, направить в нужном человеку направлении) потоки поколений разных видов растений, животных и представителей других царств.

Собирая вместе авторов этой книги, я хотела с помощью разных специалистов реализовать общие принципы популяционного видения живого (популяционной парадигмы) на конкретном объекте – восточноевропейских лесах. В книге сделана попытка реконструировать основные черты живого покрова этой территории со времени устойчивого обитания на ней большинства современных (и недавно вымерших) видов и тем самым подойти к представлению о потенциальном живом покрове прошлых эпох. Понять изменения потенциального облика живого покрова с конца плейстоцена до современности оказалось возможным самостоятельно исследуя и обобщая накопившиеся в литературе факты о популяционной жизни эдификаторов (ключевых видов) среди растений и животных, а также рассматривая (оценивая) воздействие человека как наиболее мощного ключевого вида современности. Популяционные представления позволяют не только реконструировать облик потенциального живого покрова на то или иное время и оценить степень его антропогенной преобразованности, но и предложить вербальные и математические модели экологически устойчивого природопользования, основанные на знаниях популяционной биологии видов.

Первые попытки рассмотреть лесной покров как систему взаимодействующих популяций осуществлены на примере широколиственных (Смирнова и др., 1990; Восточноевропейские..., 1994; Popadyouk et al., 1995) и, отчасти, хвойно-широколиственных (Smirnova et al., 1995) лесов. Исследования многих авторов этой книги в последнее десятилетие позволили распространить эти представления на растительность лесного покрова Восточной Европы в целом (Сукцессионные процессы..., 1999; Оценка..., 2000).

Длительные натурные исследования лесных сообществ Восточной Европы, в разной степени преобразованных в результате хозяйственной деятельности, изучение археологической и исторической литературы по природопользованию, а также идеи и факты, изложенные в прекрасной книге Ф. Вера (F.W.M. Vera «Grazing Ecology and Forest History», 2000), убедили нас

практически в полном отсутствии климаксовых лесов (представление о климаксовом живом покрове лесного пояса с популяционных позиций изложено в главе 1) на этой территории. В качестве одного из признаков климаксового сообщества мы рассматриваем устойчивый поток поколений в популяциях всех ключевых видов, обитающих на этой территории, поэтому сообщества, в которых устойчиво существует только часть ключевых видов, оцениваем как квазиклимаксовые (см. главу 1).

Анализ исторической, археологической и палеонтологической литературы привел к заключению, что хозяйственная деятельность была (и остается) важнейшим фактором развития живого покрова Восточной Европы в течение всего голоцена. Осознание этого определило необходимость обобщения фактов истории развития живого покрова Восточной Европы по палеонтологическим и археологическим данным и оценки вклада природных и антропогенных факторов в его формирование с конца плейстоцена, когда стало заметно влияние человека на спонтанные потоки поколений ключевых видов животных.

Подробное изучение популяционной биологии видов растений – эдификаторов восточноевропейских лесов, изложенное в главе 3, позволило заново рассмотреть существующие гипотезы динамики растительного покрова в плейстоцене и голоцене, используя для их оценки фактические данные о видоспецифичных скоростях смен поколений. Эти и другие сведения о популяционной биологии растений и животных, обитающих на территории Восточной Европы с плейстоцена, особенно сведения о популяционной биологии ключевых видов, стимулировали пересмотр гипотетических реконструкций природной обстановки плейстоцена в целом как этапа развития живого покрова Северной Евразии, определившего его историю в голоцене. На этой же основе предложена и серия реконструкций облика живого покрова в голоцене и дан анализ причин его изменений на протяжении этого периода.

Рассмотрение живого покрова восточноевропейских лесов как активной средообразующей части биогеоценотического покрова в целом позволило не только сформировать представления о потенциальной растительности и выявить основные проявления популяционной жизни ключевых видов животных, но и представить развитие облика потенциального почвенного покрова как результат преобразования среды в процессе популяционной жизни растений, животных и представителей других царств.

Разработка и совершенствование представлений о потенциальном облике современного растительного и почвенного покрова лесного пояса в целом и его частей – одна из основных задач авторов книги. Сравнение этого потенциального облика на разных этапах голоцена с современным состоянием живого покрова и почв лесного пояса и тщательное изучение истории природопользования на этой территории позволили авторам книги рассматривать современные зоны и полосы растительности как природно-антропогенные.

Специфика современной зональной структуры лесного пояса Восточной Европы в том, что в центральной полосе, названной нами, вслед за Г. Вальтером (1968), неморально-бореальной, в большей степени сохранились особенности лесов среднего голоцена, в то время как неморальная и бореальная полосы сохранили их в меньшей степени. В связи с этим,

при обсуждении современной лесной растительности сначала рассматривается полоса неморально-бореальных лесов, а затем, в сравнении, две остальные.

Причины принятого в книге членения растительности лесного пояса на три полосы по Г. Вальтеру состоят в том, что на настоящий момент, несмотря на длительные исследования, нет достаточно хорошо проработанных вербальных моделей региональной потенциальной растительности. Те материалы, которые есть в нашем распоряжении, позволяют реконструировать этот облик только в общих чертах, применительно к перечисленным полосам растительности. В связи с этим, при описании наименее нарушенных лесов полученные результаты распространяются на всю полосу, а при описании конкретных сукцессионных вариантов, помимо членения на полосы, иногда используется членение на зоны или подзоны, принятое теми или иными авторами. К сожалению, наименее нарушенные лесные сообщества в разных полосах лесного пояса исследованы в разной степени. Объективная причина этого – их практическое отсутствие и необходимость восстанавливать потенциальный облик растительности наименее нарушенных лесов по сохранившимся фрагментам, что в значительной мере напоминает работу археологов, собирающих амфору из тысяч осколков. А субъективная причина – долгая ориентация научного сообщества на исследование «типичных», то есть наиболее часто повторяющихся или занимающих наибольшие площади лесных сообществ и существовавшая иллюзия, что «типичные» сообщества в наибольшей степени соответствуют природным особенностям местобитаний. В то же время современный уровень изучения природопользования на территории Европы в целом дает возможность заключить, что облик «типичных» лесных сообществ в большей степени отражает предшествующий этап природопользования, чем природные особенности территории.

Сознавая, что синтаксономия растительности лесного пояса находится в стадии формирования и существует множество подходов и способов классификации, мы попытались обобщить существующие эколого-флористические классификации разных авторов и оценить значимость выделенных ассоциаций с позиций представлений о потенциальной растительности того или иного региона. В то же время, осознавая целесообразность использования доминантной классификации при описании сукцессионных сообществ и ее широкое распространение в отечественной литературе в недавнем прошлом, мы попытались установить соответствие между разными классификациями растительности, показывая преимущества того или иного подхода при решении разных задач.

Натурные исследования в течение нескольких десятилетий лесов европейской части СССР позволили авторам книги воспользоваться опытом многих специалистов: лесников, лесничих, сотрудников разных заповедников, научных и учебных учреждений. От лица всех авторов я сердечно благодарю их за постоянную помощь и поддержку. Многие годы основными участниками экспедиций были студенты МГПИ им. В.И. Ленина и других вузов Москвы и иных городов. Их добровольное и радостное сотрудничество поддерживало многих из нас в трудных условиях и в трудные времена, и мы всегда с благодарностью будем их помнить.

Я признательна всем авторам книги за совместный труд, неформальное сотрудничество, желание понять друг друга, доброжелательную и конструктивную критику.

Я обращаю слова любви и благодарности последней аспирантке А.А. Уранова, моему другу – Тороповой Наталье Александровне – за постоянную поддержку и помощь как в разрешении сложных проблем, так и в стремлении сделать наши тексты прозрачными и четкими.

Сбор, обработка материала и подготовка рукописи осуществлены при поддержке грантов РФФИ 01-04-49098, РФФИ 01-04-48949, РФФИ 01-04-48288, EU INTAS – 2001-06333; Программа фундаментальных исследований Президиума РАН «Научные основы сохранения биоразнообразия России».

Доктор биологических наук *О.В. Смирнова*
март 2004 года

ПРИРОДНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ БИОГЕОЦЕНОТИЧЕСКОГО ПОКРОВА ЛЕСНОГО ПОЯСА ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

1.1. Теоретические представления биогеоценологии и популяционной биологии

1.1.1. Общие представления об организации биогеоценотического покрова

Прежде всего необходимо акцентировать внимание читателей на представлении о том, что современный биогеоценотический покров лесного пояса Восточной Европы есть результат антропогенных преобразований разной длительности и интенсивности. Такое состояние биогеоценотического покрова рассматриваемой территории определяет необходимость модельной реконструкции его доагрикультурного состояния для решения любых задач охраны и использования природных ресурсов лесов. Модельная реконструкция биогеоценотического покрова исследуемой территории – это необходимый начальный этап для проведения следующих работ:

- оценки степени антропогенных преобразований;
- составления прогнозов развития при разных режимах использования;
- разработки методов сохранения и/или восстановления биоразнообразия.

Вербальная модель природной организации биогеоценотического покрова лесного пояса Восточной Европы основана на представлениях биогеоценологии, ландшафтоведения, фитоценологии, лесной экологии и популяционной биологии (обзоры этих представлений см.: Коротков, 1991; Remmert, 1991; Восточноевропейские..., 1994; Смирнова, 1998 а,б; Заугольнова, 1999; Оценка..., 2000; Vera, 2000).

Биогеоценотический покров можно рассматривать как множество биотических, биокосных и абиотических систем, связанных потоками вещества и энергии (Миркин и др., 1989). Каждая из этих систем – популяции разных видов, почвы, рельеф, подстилающие породы, гидрологическая сеть и другие – представлена множеством элементов, объединенных в иерархические ряды. На заре развития биогеоценологии предполагалось четкое соответствие абиотической, биокосной и биотической компонент биогеоценоза и совпадение их границ (Сукачев, 1949). Последующее изучение взаимного размещения в пространстве размерно-сопоставимых элементов перечисленных систем выявило несовпадение границ, выделенных по разным признакам сообществ и среды. Так, исследования в геоботанике (Ниценко, 1973; Миркин,

1998), почвоведении (Карпачевский, 1977; Дмитриев и др., 1978; Макаров и др., 1999) и геоэкологии (Ласточкин, 1995) показали, что растительные сообщества одного и того же типа могут занимать разное положение в рельефе, располагаться на разных подстилающих породах и на разных почвах. Полное совпадение границ элементов биотических, биокосных и абиотических систем в биогеоценозах, которое декларировалось и в некоторых случаях было показано на ранних этапах развития биогеоценологии и ландшафтоведения (Сукачев, 1928; Польшин, 1934; Перельман, 1947), представляет собой частный случай и действительно имеет место, но лишь в таких ландшафтах, где постоянные антропогенные воздействия усиливают экологические различия экотопов (Ласточкин, 1995).

Опыт исследования демутиаций (восстановительных сукцессий) в разных частях лесного пояса Восточной Европы (Восточноевропейские..., 1994; Сукцессионные процессы..., 1999; Оценка..., 2000, а также главы 6, 7, 8 этой книги) показал, что по мере восстановления природного биоразнообразия размеры и границы каждого элемента биотических и биокосных систем изменяются по-своему.

Анализ степени совпадения границ элементов биотических, биокосных и абиотических систем – одна из сложнейших современных задач биогеоценологии и ландшафтоведения, решение которой возможно с помощью современных ГИС-технологий (см. главу 4), но требует разработки новых подходов и методов.

Поскольку собственные времена жизни биотических, биокосных и абиотических систем различны, можно ожидать, что различны и времена деградации и восстановления разных систем биогеоценологического покрова после нарушений (природных или антропогенных). Некоторые сведения о временах восстановления разных биотических и биокосных систем лесного пояса Восточной Европы приведены в главах 5–8.

1.1.2. Популяционные подходы и методы членения биогеоценологического покрова на элементы

Популяционные мозаики и элементарные популяционные единицы. Сложная пространственно-временная организация биогеоценологического покрова в целом и отсутствие однозначных соответствий между элементами составляющих его систем (биотических, биокосных и абиотических) делает невозможным на современном уровне знаний однозначное расчленение биогеоценологического покрова на элементы (биогеоценозы). В зависимости от задач биоценологический покров можно делить на элементы, приняв за основу членение систем абиотических (например, по элементам рельефа), биокосных (например, по типам почв) или биотических (например, по доминантам того или иного яруса растительного покрова и пр.). Вполне правомерно одновременное существование нескольких (многих) способов членения биогеоценологического покрова (Миркин, Наумова, 1998).

Современные достижения популяционной биологии дают возможность сформировать новый подход к исследованию биогеоценологического покрова и выделению биогеоценозов. На первом этапе формирования концепции популяционной организации биогеоценологического покрова (именно ее мы и представляем в этой книге) полученные результаты относятся только к био-

тическим системам биогеоценоза. Основа современной концепции популяционной организации биоценологического покрова была заложена в недрах фитоценологии с появлением в качестве ее раздела демографии растений (Работнов, 1950а, 1975; Уранов, 1975; Ценопопуляции..., 1976, 1977, 1988; Динамика ценопопуляций, 1985). С самого начала возникновения отечественной демографии была сформулирована задача исследования фитоценоза как системы взаимодействующих популяций (Работнов, 1950б; Уранов, 1975).

Отличительная особенность отечественной демографии состоит в сочетании глубокого исследования морфологии, биологии и экологии популяций большинства видов, образующих фитоценоз, с разработкой универсальных методов оценки онтогенетической и пространственной структуры популяций и с построением иерархий популяционных единиц (Gatzuk et al., 1980; Shorina, Smirnova, 1985; Смирнова, 1987; Заугольнова, 1994). Применение популяционной парадигмы позволяет анализировать *биоценологический покров* и его составляющие – *биоценозы*, – используя общие подходы и методы популяционной биологии и трансформированные популяционным видением все иные методы. Популяционное видение биоценоза не отменяет всех предшествующих представлений классической геоботаники об его составе, структуре и взаимосвязях, а позволяет оценить их как «моментальные снимки» в жизни отдельных популяций и в их совместной жизни.

С позиций популяционной парадигмы определение минимальных площадей биоценозов и установление границ между разными биоценозами можно условно проводить на основе определения популяционных параметров наиболее значимых для данной территории эдификаторов (ключевых видов среди растений, животных или представителей других царств).

Концепция популяционных узоров (Watt, 1947; Whittaker, 1953; Whittaker, Levin, 1977; Forest Succession, 1981; Whitmore, 1988) базируется на детальном изучении пространственной структуры популяций растений и животных и пространственной структуры сообществ в целом. Она основывается на представлениях о видоспецифичной пространственной структуре популяций всех членов сообщества или видоспецифичном популяционном узоре (популяционной мозаике).

В большей части публикаций, посвященных популяционным мозаикам, отсутствуют прямые указания, к единицам какого ранга приложимо это понятие. В то же время описания конкретных видов позволяют предположить, что чаще всего исследователи рассматривают популяционные узоры как характерный признак элементарных популяций. Обобщение имеющихся в литературе характеристик позволяет дать определение элементарных популяций и выделить общие для растений и животных признаки этих популяций (Смирнова и др., 1988, 1989, 1990, 1993; Заугольнова и др., 1993).

Каждая элементарная популяция (ЭП) состоит из множества особей одного вида, необходимого и достаточного для устойчивого потока поколений в минимально возможном пространстве. Элементарные популяции могут быть охарактеризованы следующими признаками: 1) временем жизни одного поколения (T); 2) минимальным пространством, необходимым для устойчивого потока поколений (S); 3) специфическим уровнем плотности (N). В демографии растений (Заугольнова и др., 1992; Смирнова и др., 1993) эти единицы получили название элементарных демографических единиц. Ана-

логичная единица в популяционной экологии животных отсутствует, наиболее близкое по содержанию понятие – минимальная жизнеспособная популяция (Жизнеспособность популяций, 1989).

Потоки поколений в элементарных популяциях разных видов реализуются в каждый момент времени в пространстве в виде популяционных узоров или популяционных мозаик разной пространственной структуры.

Популяционные мозаики видов одной или разных трофических групп, сходные по размеру, частично или полностью совмещаются на конкретном участке территории. Из-за различий размеров этих популяционных мозаик формируется разномасштабная популяционно-ценотическая (или биотическая) мозаика фито-, зоо- и микогенного происхождения. Исследования биологии видов разных трофических групп и поиск элементарных популяционных единиц, в которых возможен устойчивый поток поколений в конкретных экотопических условиях (Смирнова и др, 1988, 1989, 1990, 1993; Жизнеспособность популяций, 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 популяция – это отражение (моментальный снимок) потока поколений в конкретном пространстве.

Представление об эдификаторах (средопреобразователях, ключевых видах). Существенное достижение популяционной биологии – наполнение конкретным биологическим содержанием представлений о разной ценотической роли видов. Вначале представление о ведущих видах – эдификаторах (Braun-Blanquet, Ravillard, 1925; Сукачев, 1975), виолентах (Раменский, 1935), средопреобразователях (Мирошниченко, 1986) – возникло в фитоценологии; затем в экологии сформировалось представление о ключевых видах – «key species» (The mosaic-cycle..., 1991). Позже аналогичные 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 соотношение этих понятий разными исследователями трактуется неоднозначно.

Для обозначения ведущих видов в отечественной литературе часто употребляется термин «эдификаторы», а в иностранной – «ключевые виды».

В этой книге мы используем понятия и термины «эдификатор», «средопреобразователь» и «ключевой вид» как синонимы. Поскольку представление о *ключевых видах* еще не в полной степени сформировано, ниже дана их краткая характеристика.

1. К ним относятся виды разных трофических групп и разного 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 именно эти виды производят значительные преобразования биотической и абиотической среды жизни подчиненных видов, ведущие к изменению гидрологического, температурного, светового режимов; микро-, мезо-, макро рельефа; строения почвенного покрова и пр.

2. Результат их популяционной жизни – создание гетерогенной среды на микро-, мезо- и макроуровнях. На локальном (микро- и мезо-) уровне это

определяет возможность совместного обитания популяций экологически различных подчиненных видов. На региональном уровне и выше (макроуровень) преобразования среды, производимые наиболее крупными эдификаторами, по масштабам и характеру изменений сопоставимы с изменениями среды, обусловленными влиянием климата.

3. Виды-эдификаторы, как правило, характеризуются большими диапазонами экологической толерантности (высокой валентностью) и имеют обширные ареалы.

4. Средообразующий эффект их жизнедеятельности в большой мере определяется размерами их популяционных мозаик и в зависимости от этого проявляется на разных уровнях – от локального до континентального. Размеры и время существования популяционных мозаик разных видов-эдификаторов различаются на несколько порядков.

5. По особенностям воздействия на среду виды-эдификаторы можно объединить в небольшое число функциональных групп. В настоящее время описаны функциональные группы видов-эдификаторов детритных и пастбищных биогеоценозов (экосистем) водораздельных ландшафтов и биогеоценозов пойменных ландшафтов.

Формирование представлений о видах-эдификаторах из разных трофических групп и разных царств сделало очевидным искусственность выделения растительного покрова из биогеоценологического покрова в целом, поскольку реально на любой территории одновременно взаимодействуют друг с другом и с экотопом популяции растений, животных и представителей других царств. По этой причине в качестве объекта анализа в нашей книге рассматривается биоценологический покров как сочетание множества популяционных мозаик (Смирнова и др., 1993; Смирнова, 1998), объединенных популяционными потоками эдификаторов (средообразователей, ключевых видов).

Развитие представлений о роли популяционных мозаик эдификаторов в организации биоценологического покрова существенным образом дополняет успешно распространяющуюся в экологии концепцию мозаично-циклической организации экосистем (The mosaic-cycle..., 1991). Суть ее заключается в том, что устойчивое существование многих видов в одной экосистеме (т.е. поддержание видового разнообразия) достигается за счет постоянно происходящих в ней естественных локальных нарушений местообитаний в результате жизни (жизнедеятельности) и смерти отдельных особей и их групп (смерть и падение старых деревьев, уничтожение подроста деревьев и перерывание почвы животными и пр.). Следует отметить, что трактовка понятия «экосистема» в пределах рассматриваемой концепции аналогична трактовке понятия «биогеоценоз» с популяционных позиций. В таком случае эти понятия можно рассматривать как синонимы. Последовательное применение представлений о популяционных мозаиках к концепции мозаично-циклической организации экосистем позволит

1) считать разноразмерность имманентным свойством экосистем или биогеоценозов, обусловленным разными размерами популяционных мозаик видов-эдификаторов;

2) рассчитывать минимальные площади выявления биогеоценозов на основании определения параметров популяционных мозаик видов-эдификаторов;

3) развивать представление о климаксе как о состоянии биогеоценоза (экосистемы), которое характеризуется устойчивыми потоками поколений в популяциях всех потенциальных обитателей данной территории, как эдификаторов, так и ассектаторов (подчиненных видов);

4) формировать представления о сукцессиях как о процессах разрушения или восстановления в первую очередь популяционных мозаик эдификаторов.

Представление о популяционно-ценотических мозаиках. Совместное присутствие в биогеоценозах популяционных мозаик видов-эдификаторов и подчиненных видов приводит к формированию популяционно-ценотических (или биотических) мозаик. Они представляют собой совокупность популяционных мозаик подчиненных видов и, как правило, одного элемента популяционной мозаики вида-эдификатора. Разные элементы популяционных мозаик эдификаторов обычно включают в себя популяционные мозаики разных подчиненных видов. Это связано с тем, что в разных частях популяционных мозаик эдификаторов среда преобразуется по-разному и, следовательно, создаются разные условия для существования подчиненных видов. Так, например, популяционная мозаика бобра (эдификатора биоценотического покрова малых водотоков) включает такие экологически различные местообитания как бобровые пруды, возникшие в результате постройки плотин бобрами, и бобровые лесосеки – поляны с множеством поваленных бобрами деревьев и луговыми травами (более подробно см. раздел 1.2).

Виды-эдификаторы одной функциональной группы (например, виды широколиственных деревьев) могут создавать сходные условия обитания для подчиненных видов, поэтому мы можем видеть одинаковые по видовому составу популяционные мозаики подчиненных видов в сообществах с разными видами-эдификаторами. Популяционные мозаики подчиненных видов постоянно возникают, поддерживаются и разрушаются вследствие преобразования среды, которое осуществляется потоками поколений видов-эдификаторов.

Физиономически хорошо различающиеся популяционно-ценотические мозаики, сформированные в пределах одного элемента популяционной мозаики эдификатора («бобровые пруды» и «бобровые лесосеки»; «окна» в лесу и участки сомкнутого полога), часто рассматривают как самостоятельные элементы биогеоценотического покрова и присваивают им статус биогеоценоза или экосистемы.

Присвоение отдельным элементам популяционных мозаик эдификаторов (и сопутствующих подчиненных видов) ранга биоценозов не приемлемо в рамках популяционной парадигмы по многим причинам. Во-первых, элемент популяционной мозаики эдификатора представляет собой лишь часть популяционной мозаики в целом и не может характеризовать все особенности популяционной жизни эдификатора. Во-вторых, отдельный элемент популяционной мозаики эдификатора создает условия обитания лишь для некоторых подчиненных видов, поскольку другие подчиненные виды могут обитать только в среде, созданной в других элементах популяционной мозаики эдификатора. В-третьих, отдельный элемент популяционной мозаики является неустойчивой структурой, и только наличие всего разнообразия элементов популяционной мозаики эдификатора обеспечивает устойчивый поток его поколений и, следовательно, спонтанное развитие биоценоза как множества взаимодействующих популяций разных видов.

Использование отдельных элементов популяционных мозаик эдификаторов для выделения биоценозов вызвано современным состоянием биоценотического покрова. В связи с очень сильными антропогенными преобразованиями большей части суши трудно найти территории, где популяции видов-эдификаторов существуют в спонтанном режиме. Обычно мы находим фрагменты популяционных мозаик этих видов, состав и структура которых в значительной степени определяются антропогенной деятельностью. Это очень осложняет определение параметров популяционных мозаик эдификаторов и выявление взаимосвязей популяционных мозаик эдификаторов и подчиненных видов.

В условиях антропогенного пресса совокупности популяционных мозаик подчиненных видов могут формироваться и в отсутствие природных эдификаторов. Это достигается в случае, если антропогенные воздействия заменяют отдельные аспекты средообразующей деятельности видов-эдификаторов: выпас скота и сенокосение имитируют воздействие диких копытных.

1.1.3. Перманентная гетерогенность среды биоценозов как результат популяционной жизни видов-эдификаторов

Представление о том, что биоценоз в результате жизнедеятельности составляющих его видов преобразует экотоп («энтопий» по Раменскому, 1935), создавая биотоп, принято научным сообществом и не вызывает возражений. Исследование потоков поколений в популяциях видов-эдификаторов позволяет понять механизмы формирования гетерогенной среды биоценоза и поддержания ее в перманентно-динамическом состоянии. Основа этих представлений заложена в двух концепциях: «*gap mosaic concept*» и «*mosaic cycle concept*» (The mosaic cycle..., 1991; Смирнова, 1998а, б).

Суть названных концепций состоит в том, что растения и животные в процессе жизнедеятельности производят преобразования среды (названные в англоязычной литературе нарушениями – «*disturbance*»). Поскольку этот термин широко используется, необходимо сделать следующие пояснения. В общем, нарушение рассматривается как любое дискретное событие, которое приводит к разрушению экосистемы в целом или сообщества, или к изменению популяционной структуры конкретного вида (видов), или изменяет доступность ресурсов и физическую среду (Disturbance..., 2002).

При этом необходимо четко различать эндогенные по отношению к биогеоценозу (экосистеме) нарушения и экзогенные. Эндогенные нарушения – это результат жизни и смерти особей или групп особей эдификаторов (видов деревьев, крупных стадных копытных, бобров, листогрызущих насекомых и древоразрушающих грибов). Эти нарушения локальны и формируют мозаики микроместообитаний (*microsites* – в англоязычной литературе) относительно небольших (по сравнению с площадью биоценоза в целом) размеров, где есть необходимые условия для устойчивого существования всех природных видов-ценозообразователей и, следовательно, для поддержания высокого уровня природного биоразнообразия (структурного и таксономического). Именно мозаика малых размеров определяет возможность постоянного заноса (и приживания) зачатков во вновь возникающие микросайты большинства или всех видов – членов сообщества.

Экзогенные нарушения – это результат воздействия на биогеоценозы природных катастроф (крупных пожаров, штормов и наводнений, извержения вулканов и пр.) или сильных антропогенных воздействий (регулируемых палов, рубок, распашки, выпаса скота, добычи полезных ископаемых, строительства крупных сооружений и пр.). В результате экзогенных нарушений обычно появляются мозаики крупных размеров, сравнимые или большие, чем размеры природных сообществ. При этом природная гетерогенность, определяемая эндогенными процессами в биоценозе, исчезает, и живой (биоценотический) покров становится относительно гомогенным. Именно крупные размеры экзогенно возникающих мозаик представляют собой одну из основных причин неполного восстановления биоразнообразия в течение длительного периода после экзогенных нарушений, поскольку возможности видов расселяться невелики (см. главу 3).

1.1.4. Трактовка климакса и сукцессий с популяционных позиций

Представление о биоценотическом покрове как разномасштабной, иерархически структурированной мозаике популяций привело к уточнению представлений о климаксе и сукцессиях. Климаксовое сообщество можно рассматривать как множество мозаик популяций ключевых видов и связанных с ними мозаик популяций подчиненных видов, циклически развивающихся в спонтанном режиме (Смирнова, 1998). Сильные экзогенные воздействия (антропогенные или природные катастрофы), уничтожая отдельные элементы мозаик (или мозаику в целом), разрывают циклы оборотов поколений в популяциях ключевых видов и, вплоть до восстановления естественной мозаики развитие становится однонаправленным – сукцессионным.

Представления о популяционной организации биогеоценозов и оценка популяционных параметров основных ценозообразователей дает возможность 1) реконструировать потенциальную структуру биоценотического покрова модельных территорий; 2) оценить степень нарушенности конкретных сообществ и их комплексов; 3) ранжировать сукцессионные сообщества на основе оценки онтогенетического состава и структуры популяций видов-эдификаторов и полноты видового набора подчиненных видов, устойчиво существующих в разных элементах популяционных мозаик эдификаторов.

Отсутствие представлений о структуре и размерах популяционных мозаик эдификаторов (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. обзор: Уиттекер, 1980) отмечали, что видовое разнообразие растений (или растений и животных), высокое на начальных этапах сукцессий, постепенно падает. Анализ фактических материалов показывает, что падение видового разнообразия обычно совпадает с максимальным развитием взрослых растений первого поколения позднесукцессионных или климаксовых древесных видов (Сукцессионные процессы..., 1999; Оценка..., 2000). Они обычно теневыносливы и образуют сомкнутый затеняющий полог. Однако этот промежуточный этап восстановительных сукцессий еще не приводит к формированию устойчивых популяционных мозаик ключевых видов, определяющих возможность существова-

ния многих подчиненных видов. В связи с этим становится понятным так долго обсуждавшийся в лесной экологии парадокс падения видового разнообразия при достижении «климакса» (Andel, 1994).

Представление климаксового биоценоза как множества устойчиво существующих мозаик популяций разных видов дает возможность выявить взаимосвязь между структурным и таксономическим разнообразием: максимальное таксономическое разнообразие проявляется в климаксе вследствие структурного разнообразия популяционных мозаик всех членов биоценоза 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), где удовлетворяются экологические потребности разных видов.

Представление климаксового биоценоза как множества устойчиво существующих мозаик популяций разных видов позволяет одновременно увидеть проявления дискретности и континуальности биоценотического покрова в целом. Его континуальность обусловлена разными размерами популяционных мозаик всех существующих на данной территории видов (ключевых и подчиненных), а относительная дискретность условно выделяемых единиц (биоценозов) связана с тем, что мозаики подчиненных видов могут иметь близкие пространственно-временные характеристики и образовывать физиономически выделяемые совокупности видов, сосуществующих в мозаичной среде, созданной в результате жизнедеятельности ключевых видов тех или иных функциональных групп. Размеры элементарных популяционных единиц ключевых видов разных трофических групп могут различаться на порядок величин и более (Смирнова, 1998). В связи с этим, в биоценотическом покрове целесообразно выделять ряды ценотических систем, отражающих иерархию мозаик видов-эдификаторов. Однако построение таких систем задерживается из-за недостатка количественных данных о параметрах популяционных мозаик видов-эдификаторов разных природных зон.

* * *

Современный этап развития биогеоценологии может быть охарактеризован как этап развития популяционных представлений. Концепция популяционной организации биоценотического 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, соответствующие экологическим потребностям разных видов растений, животных и представителей других царств, способных обитать на данной территории.

Количественная и качественные характеристики средообразующих воздействий ключевых видов и определение наборов подчиненных видов позволяют реконструировать потенциальный состав и структуру биогеоценотического покрова модельных территорий. Сравнивая видовой состав и

структуру конкретных сообществ и реконструированного биогеоценоза, принятого за «эталон», можно количественно оценить степень сукцессионной нарушенности конкретных сообществ и установить уровень видовых потерь.

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

Внедрение популяционных представлений в теоретические разработки и их применение в разработке практических мер по использованию природных ресурсов представляется весьма перспективным, поскольку все меры воздействия на растительность и животный мир (включая и природоохранные мероприятия) можно свести к воздействиям на потоки поколений в популяциях.

1.2. Популяционная организация ненарушенного биогеоценозического покрова лесных территорий лесного пояса Восточной Европы

1.2.1. Виды-эдификаторы лесного пояса Восточной Европы

Вербальная реконструкция доагрикультурного (ненарушенного) состояния биогеоценозического покрова лесного пояса Восточной Европы с популяционных позиций основана на синтезе литературных данных и на собственных исследованиях популяционных мозаик эдификаторов (ключевых видов) растений, животных и древоразрушающих грибов; популяционно-ценозических мозаик, образуемых эдификаторами и ассектаторами совместно; на модельных расчетах или ориентировочных данных о размерах элементарных популяционных единиц эдификаторов и о размерах минимальных площадей выявления биоценозов с тем или иным набором эдификаторов.

Существующие сведения неполны, по многим видам даже отрывочны, поэтому предлагаемая реконструкция биогеоценозического покрова рассматривается нами как сугубо предварительная. Существующее положение объясняется тем, что в результате длительной истории природопользования (обзоры см.: Восточноевропейские..., 1994; Lepart, Debuche, 1992; Vera, 2000; Смирнова и др., 2001) часть видов-эдификаторов была полностью уничтожена, а подчиненные виды, существовавшие ранее благодаря наличию популяционных мозаик ныне вымерших эдификаторов, стали членами сообществ, созданных или регулируемых человеком (см. главу 2). В результате многие сохранившиеся до настоящего времени виды-эдификаторы существуют или благодаря антропогенному поддержанию их популяционных потоков, или вследствие сочетания антропогенных и природных механизмов поддержания популяций. Только незначительная часть этих видов способна в настоящее время к спонтанному развитию и устойчивому самоподдержанию популяций.

Ниже рассматриваются виды-эдификаторы, которые обитают или обитали на территории лесного пояса Восточной Европы в историческом прошлом и определяли возможность естественного устойчивого поддержания всех видов потенциальной флоры, включая и тех, которые сейчас сохраняются только в сообществах, регулируемых человеком. Следует заметить, что в связи с задачами исследования при сборе и анализе материала по видам-эдификаторам животных, мы уделяли внимание только тем сторонам их жизнедеятельности, которые наиболее тесно связаны с лесными растениями.

Функциональные группы видов-эдификаторов лесных сообществ (детритных экосистем): *деревья, листогрызущие насекомые и грибы.*

Функциональные воздействия деревьев проявляются

- в создании взрослыми деревьями затененных местообитаний с выровненным режимом влажности и температуры, обеспечивающим устойчивое существование теневой флоры и фауны;
- в появлении прорывов в пологе леса вследствие смерти и падения старых деревьев, сопровождающихся педотурбациями; эти воздействия обеспечивают развитие молодого поколения деревьев, постоянное присутствие видов полуоткрытых местообитаний и приводят к созданию гетерогенной среды микро- и мезомасштаба.

Функциональные воздействия листо- и хвоегрызущих насекомых проявляются в создании прорывов в пологе леса вследствие повреждения листвы и хвои деревьев. Эти повреждения могут быть кратковременными, и иметь 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.

Воздействие древоразрушающих грибов имеет необратимые последствия, так как приводит к смерти групп деревьев. Они также меняют экологическую обстановку в сформированных прорывах в пологе леса, способствуя развитию светолюбивых видов (Стороженко, 1992; 2001).

Функциональные группы видов-эдификаторов луговых и луго-стенных сообществ (пастбищных экосистем): *крупные стадные копытные, сохранившиеся до настоящего времени в отдельных рефугиумах или под опекой человека – зубры, и вымершие в исторические времена – туры, тарпаны и др.*

Включение в анализ таких видов-эдификаторов, как крупные стадные копытные, необходимо, поскольку именно они определяли в доагрикультурный период существование светолюбивой флоры и фауны лесного пояса Восточной Европы. Их постепенная замена стадами домашних животных, выпасаемых в лесах (Vera, 2000; Смирнова и др., 2001), и определила сохранность большинства светолюбивых видов трав, регистрируемых уже в отложениях среднего плейстоцена (Дорофеев, 1964).

В настоящее время в связи с прекращением выпаса в лесу и практически полным отсутствием в большинстве лесов диких стадных копытных светолюбивая флора исчезает, не находя для себя благоприятных условий обитания в лесах с господством зональных эдификаторов (широколиственных или темнохвойных видов) как на заповедных территориях, так и вне их.

Функциональное воздействие крупных стадных копытных имеет разнообразные формы проявления (Смирнова, 1998):

- формирование полуоткрытых или открытых ландшафтов вследствие образования разрывов мезомасштаба в древесной растительности и развития в них травянистых сообществ;
- обеспечение устойчивого существования светолюбивой флоры и фауны;
- формирование высокопродуктивных пастбищ вследствие пастьбы и удобрения почв;
- стравливание растительности при пастьбе, формирование обнаженных субстратов и возникновение эрозионных процессов микро- и мезомасштаба;
- роющая деятельность, регулирующая гидрологический и почвенный режим.

Вид-эдификатор биоценотического покрова малых водотоков: *бобр*.
Функциональные воздействия этого вида:

- регулирование гидрологического режима на мезо- и макроуровне вследствие постройки плотин, каналов и прудов;
- затопление лесов, образование низинных болот и лугов;
- уничтожение древесной растительности по берегам малых водотоков и формирование травяных экосистем (Скалон, 1951; Смирнова, 1998)

1.2.2. Реконструкция состава и структуры популяционных мозаик эдификаторов и формирующихся на их основе биогенных мозаик ассектаторов

Мозаики автотрофов

Леса относят к экосистемам детритного типа (Одум, 1975; Borman, Likens, 1979; Forest succession..., 1981; The mosaic-cycle..., 1991), в которых основные эдификаторы (средообразователи, ключевые виды) – виды деревьев конкурентной или стресс-толерантной стратегии (см. главу 3). В процессе онтогенеза – индивидуального развития от рождения до смерти – особи деревьев всех видов значительно преобразуют среду, включая изменения режима фотосинтетически активной радиации (ФАР), гидрологического и температурного режимов, микро- и мезорельефа, строения почвенного покрова и пр. Наиболее сильно среду преобразуют эдификаторы. Гетерогенность среды, создаваемая в результате непрерывной смены поколений в популяциях эдификаторов, определяет возможность устойчивого существования подчиненных видов с разными ценотическими и экологическими свойствами. Подчиненные виды усиливают гетерогенность среды.

Краткое описание онтогенеза дерева. Описание онтогенезов разных видов деревьев восточноевропейских лесов опубликованы ранее (Диагнозы и ключи..., 1989; Восточноевропейские..., 1994; Smirnova et al., 1999; Смирнова и др., 2002), здесь приводятся краткие обобщенные диагнозы. Поскольку средообразующее воздействие дерева зависит от того, в каком ярусе оно находится в данный момент онтогенеза, для каждого онтогенетического состояния указан ярус. Выделение ярусов проведено в соответствии с крупными подразделениями жизненных форм растений (Корчагин, 1976). Выделены следующие ярусы: А – ярус взрослых деревьев, В – ярус взрослых кустарников, С – ярус трав и кустарничков, D – ярус напочвенных мхов и лишайников. В каждом ярусе по высоте растений возможно выделение подъярусов.

Проростки (pl) – неветвящиеся растения, сформировавшиеся из семени в год его прорастания; имеют первичные корень и побег с семядолями, которые могут располагаться как над землей (у большинства видов), так и под землей (у дуба).

Ювенильные растения (j) обычно уже не имеют семядолей, но обладают детскими (инфантильными) структурами. Первичный побег (стволик) неветвящийся; листья ювенильной формы; корневая система состоит из первичного корня и небольшого числа боковых корней. Проростки и ювенильные особи последовательно входят в состав яруса напочвенных мхов и лишайников (если он выражен) и травяно-кустарничкового яруса; они характеризуются высокой теневыносливостью.

Имматурные растения (im) занимают промежуточное положение между ювенильными и взрослыми растениями. Побеговая система состоит из ветвей 2–4 (5)-го порядков, крона еще не сформирована; общее число ветвей невелико и диаметр стволика не более чем в два раза превышает диаметр крупных ветвей. Приросты стволика по длине и диаметру незначительно превышают приросты ветвей, в результате деревце имеет округлую или широкопирамидальную форму кроны. Листья или иглы имеют взрослую структуру, за исключением деревьев со сложными листьями (ясень). Корневая система включает первичный корень или его базальную часть и боковые корни; у некоторых видов развиваются придаточные корни. Имматурные растения выходят в ярус кустарников, у них увеличивается потребность в свете. Если освещенность оказывается ниже необходимой, то особи задерживаются в развитии и отмирают.

Виргинильные деревья (v) имеют почти полностью сформированные черты взрослого дерева, но еще не приступили к семеношению. У них хорошо развиты ствол и крона, а прирост в высоту максимальный за весь онтогенез. Годичный прирост ствола по длине значительно превышает таковой у крупных ветвей, что определяет удлиненную форму кроны с заостренной вершиной. Диаметр ствола превышает диаметр скелетных ветвей в 3 раза и более. Побеговая система состоит из ветвей 4–7 (8)-го порядков. Ствол покрыт перидермой (корка обычно еще не начала развиваться). Корневая система включает главный корень (или его основание), боковые корни разных порядков и придаточные корни. В начале своего развития виргинильные деревья находятся в ярусе кустарников, в конце – входят в древесный ярус. В этом онтогенетическом состоянии у всех деревьев потребности в свете максимальные.

Молодые генеративные деревья (g₁) имеют взрослый облик и впервые приступают к семеношению. Органы семеношения локализованы в верхней части кроны, семян мало. Рост ствола в высоту интенсивный, порядок ветвления достигает 7–9 (10) порядков и более. В нижней части ствола начинает формироваться корка.

Средневозрастные генеративные деревья (g₂) имеют форму кроны от овальной или конусовидной с заостренной вершиной до округлой или тупоконусовидной. Порядок ветвления, размеры кроны и корневой системы максимальны. Корка становится более грубой и покрывает значительную часть ствола. Семена развиваются в верхней и в средней частях кроны; число их максимально. Уменьшается прирост ствола в высоту, прекращается верхушечный рост некоторых крупных ветвей, пробуждаются спящие почки на стволе и/или скелетных ветвях, отмирает часть якорных корней.

Старые генеративные деревья (g_3) практически прекращают рост в высоту, а прирост ствола по диаметру заметно уменьшается. Размеры кроны и корневой системы сокращаются из-за отмирания части скелетных ветвей и якорных корней. Особенно четко это проявляется у лиственных деревьев и сосны, у темнохвойных видов (ели, пихты) оно менее заметно, так как у них спящие почки пробуждаются по всей длине скелетных ветвей, образуя много охвоенных побегов. У лиственных деревьев спящие почки пробуждаются только на стволе или в основании скелетных ветвей. В некоторых случаях вторичная крона может полностью заменить первичную. Семена появляются нерегулярно, их число невелико.

Сенильные деревья (s) у большинства видов имеют только вторичную крону, листья или хвоя могут быть ювенильного типа. Верхняя часть кроны и ствола отмирает, у лиственных деревьев и сосны часто остается живой нижняя половина или треть ствола, корневая система в значительной степени разрушена. Дерево не способно к образованию семян. Генеративные и сенильные деревья образуют разные подъярусы древесного яруса.

Формирование гетерогенной структуры почвенного покрова как результат жизни и смерти деревьев. Процесс формирования растительного и почвенного покрова как результат поселения деревьев на обнаженной почвообразующей породе наиболее детально прослежен в процессе формирования почв на суглинистых субстратах (Геннадиев и др., 1987; Пономаренко, 1988, 1999; Рубилина, Холопова, 1991; Бобровский, 1998). Поселение растений после формирования обнаженного суглинистого субстрата становится возможным, когда в результате иссушения верхнего слоя в нем появляются трещины, которые играют роль каналов миграции минеральных веществ и влаги. После образования травяного покрова направляющими процессами дифференциации субстрата становятся:

- отчуждение веществ корнями растений;
- поступление веществ с опадом и влагой на поверхность субстрата;
- вертикальное перемещение веществ мезофауной и миграция их в растворах.

В первые несколько лет основная часть опада поступает от трав, поскольку особи пионерных видов деревьев (*Betula pendula*, *Populus tremula*, *Salix caprea*, *Pinus sylvestris* и др.) первого поколения находятся на начальных этапах развития (ювенильном, имматурном), их средообразующее воздействие минимально. Они последовательно преодолевают ярусы мохового покрова (D), трав и кустарничков (C), кустарников (B) и накапливают ассимиляты для построения древесного яруса (A).

После оформления кроны (виргинильное состояние) проявляется влияние фитогенного поля дерева на подкroновую растительность – здесь древесный опад начинает доминировать над травяным (Кожевникова, 1982; Демьянов, 1983). Сосредоточение опада в подкroновом пространстве дерева обуславливает появление и развитие лесных видов трав и кустарничков и специфической почвенной мезофауны, тем самым значительно увеличивается мозаичность растительного покрова. В это же время активизируется деятельность дождевых червей, осуществляющих первичную переработку древесного опада. Скорость роста гумусового горизонта значительно различна в разных частях поверхности субстрата: она минимальна под комлем (основанием) дерева и отходящими от него крупными корнями, и макси-

мальна в периферической части проекции кроны. Дифференциация скорости роста гумусового горизонта – начало формирования мозаичности почвенного покрова (Пономаренко, 1999; Бобровский, 2000, 2001, 2002). Подробно этот процесс рассмотрен в главе 5 (раздел 5.5).

Ко времени достижения деревом середины генеративного периода (средневозрастное генеративное состояние) в его подкроновом пространстве в результате затенения, опада, изменения режима влажности и т.д. окончательно оформляется фитогенное поле, которое представляют собой специфический микросайт для многих подчиненных видов растений и почвенной фауны. Сокращение ассимилирующей поверхности дерева (в результате ослабления интенсивности ветвления и отмирания части ветвей) в старом генеративном и сенильном состояниях усиливает освещенность в подкроновом пространстве и изменяет другие экологические параметры. Это приводит к изменению набора и численности популяций подчиненных видов.

Деревья первого поколения пионерных видов имеют короткий онтогенез, стареют и отмирают в средневозрастном или в старом генеративном состоянии, приблизительно через 40–60 лет после поселения на обнаженном субстрате. В результате смерти и падения одного или нескольких старых деревьев в пологе леса формируется окно (см. ранее). Длительность онтогенеза в годах у особей даже одного поколения не одинакова, не все старые деревья отмирают одновременно. В результате уже на ранних этапах формирования лесного сообщества, когда завершается жизнь первого поколения пионерных видов, появляется мозаика окон разного возраста и размеров.

Довольно часто падение дерева сопровождается педотурбацией – почва начинает оборачиваться вывалом и формируется ветровально-почвенный комплекс – ВПК (Скворцова и др., 1983). В это время в окне в пологе леса можно выделить следующие микросайты:

- область вне вывала – травяно-кустарничковый покров и почва не нарушены;
- вывальный ком – не гумусированный или слабо гумусированный обнаженный субстрат;
- вывальная яма – первичный субстрат, не преобразованный процессами почвообразования, часто является резервуаром для осадков и снеговых вод, местом развития локального оглеения почвы;
- валежина (упавший ствол) – новый биогенный субстрат, который по мере разложения сильно увеличивает локальную гумусированность субстрата.

К началу формирования вывальной мозаики под пологом пионерных видов деревьев развивается первое поколение деревьев конкурентных и толерантных видов (*Quercus robur*, *Tilia cordata*, виды родов *Abies*, *Acer*, *Fagus*, *Picea* и др.). Развитие этого и следующих поколений сопровождается появлением новых окон в пологе леса и ВПК. Ко времени завершения существования на данной территории третьего-четвертого поколений конкурентных и толерантных видов деревьев, т.е. через 400–600 лет после начала освоения субстрата, большая часть поверхности будет пройдена вывалами, и сформируется мозаика почвенного покрова – комбинация комплексов разновозрастных вывалов с резко различающейся мощностью гумусового горизонта, с разными характеристиками влажности, порозности, механического состава почв (Карпачевский, 1981; Пономаренко, 1988, 1999; Бобровский, 1998).

Формирование гетерогенной структуры растительного покрова как результат развития окон и ВПК. Постоянные потоки поколений в популяциях видов деревьев-эдификаторов обуславливают постоянное образование окон и элементов ВПК.

Размеры и конфигурация окон определяются многими причинами, в том числе особенностями размещения отмирающих и соседних с ними особей, формой их крон, микро- и мезорельефом территории и пр. В тех случаях, когда окна формируются в результате эндогенных нарушений (см. главу 1, раздел 1.1) размеры их в восточноевропейских лесах варьируют от десятков–сотен до одной–двух тысяч квадратных метров (Смирнова и др., 1990; Восточноевропейские..., 1994; Smirnova et al., 1995; Popadyuk et al., 1995; Сукцессионные процессы..., 1999). Линейные размеры таких окон сопоставимы с дальностью разноса семян большинства видов (см. главу 3, раздел 3.2), следовательно, возможно поступление семян во вновь образующиеся окна. Успешное развитие подроста тех или иных видов деревьев определяется экологическими условиями в пределах окна и, в первую очередь, режимом ФАР. Более подробно особенности развития возобновления древесных видов и травяного покрова в окнах рассмотрены в главах 6–8 при описании структуры и динамики наиболее хорошо сохранившихся лесов разных климатических зон.

Развитие нового поколения деревьев в окнах от момента образования окна до развития древесного полога и последующего разрушения его хорошо маркируется онтогенетическим состоянием господствующих особей деревьев (например, окно с господством иматурных особей или средневозрастных генеративных особей и пр.). В связи с этим, для характеристики разных этапов развития окна (gap) целесообразно использовать термин Н.В. Дылиса (1978) «возрастная парцелла». Этот термин хорошо отражает биогеоценотическое своеобразие участка сообщества, где господствуют деревья того или иного онтогенетического состояния. Термин «окно» целесообразно использовать только для обозначения начальных этапов формирования возрастных парцелл, когда в них отсутствует сомкнутый древесный ярус.

Еще один результат спонтанного оборота поколений в популяциях деревьев – развитие популяционно-ценотических мозаик на элементах ВПК. Подробно стадии формирования этих мозаик на элементах ВПК рассмотрены в главах 6–8. Здесь отметим, что каждый элемент ВПК представляет экологически специфическое микроместообитание (микросайт) с особым набором подчиненных видов, состав и структура которого меняются по мере развития микроместообитания.

Постоянное появление новых окон и ВПК определяет перманентную динамичность лесных сообществ: каждое новое окно и ВПК (из-за асинхронности развития деревьев одного поколения и множества других факторов) возникают на новом месте, в результате каждый участок биоценоза за время жизни нескольких (многих) поколений деревьев может пройти все стадии развития возрастных парцелл и ВПК. Облик лесного сообщества с хорошо развитой мозаикой возрастных парцелл представлен на рис. 1.1.

Развитие возрастных парцелл и элементов ВПК можно рассматривать как микро- или наносукцессии (The mosaic cycle..., 1991; Восточноевропейские..., 1994; Parviainen et al., 1994), инициированные процессом смены поко-

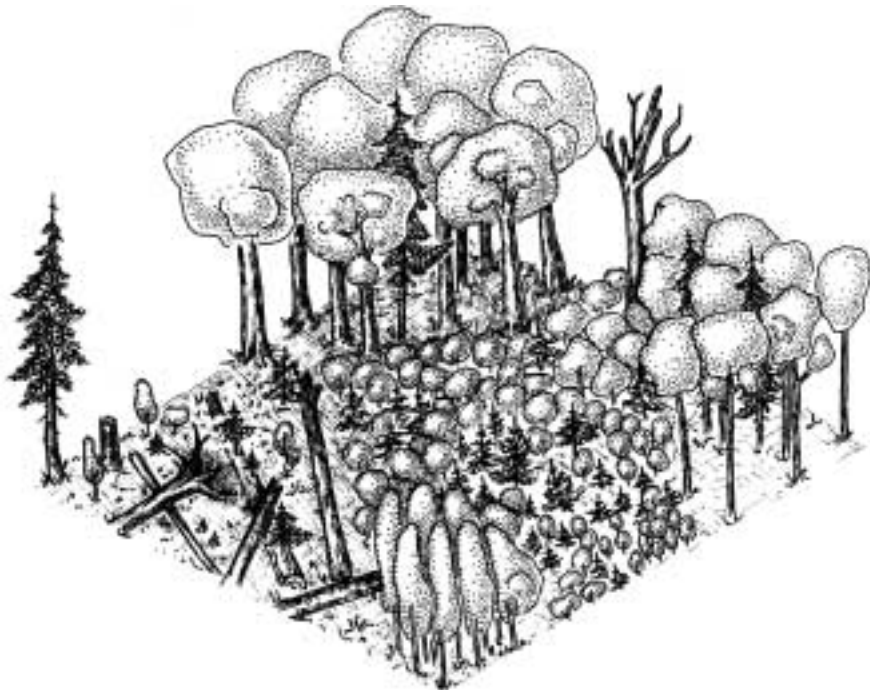


Рис. 1.1. Схематический рисунок *gap mosaic* (мозаики возрастных парцелл) в хвойно-широколиственных лесах

лений в популяциях деревьев-эдификаторов. Этот процесс – один из основных механизмов поддержания устойчивого состава, структуры и высокого уровня биологического разнообразия в климаксовых биоценозах.

Аналогичный процесс был выявлен в результате анализа пространственной организации сообществ остепненных лугов и получил название «карусельная модель» (*carousel model*) (van der Maarel, Sykes, 1993; Маслов, 2001).

Наличие разновозрастных парцелл и элементов ВПК разных стадий развития определяют мозаичность лесного биоценоза и существенно влияют на жизнь гетеротрофов (Forest succession..., 1981; Showalter, 1985, Schaetzl, 1989; Восточноевропейские..., 1994). Изменение ресурсов в сукцессионной мозаике окон – возрастных парцелл (Denslow, 1987; Mladenoff, 1987) – определяет распределение животных в биоценозе (Фридман, 1995; Хлебосолов, 1995).

Природные катастрофы и деятельность человека существенно изменяют размеры и характер эндогенно обусловленных популяционных и популяционно-ценотических мозаик. Элементы антропогенных мозаик в лесных ландшафтах значительно крупнее, чем элементы природных мозаик, поскольку вырубка, выпас, распашка занимают пространства, превосходящие по площади окна в древесном пологе. 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 преодоления 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 мозаики)

Роль мозаик гетеротрофов в поддержании светолюбивых видов. Несмотря на крупные достижения «gar mosaic concert», представления о фитогенных мозаиках недостаточны для реконструкции биогеоценотического покрова лесных территорий в целом. В рамках этой концепции гетеротрофы – это пассивная часть биогеоценоза, использующая существующие мозаики, но активно их не создающая. В то же время в экологии давно обсуждается активное влияние гетеротрофов на структуру и динамику сообществ (Динесман, 1961; Злотин, Ходашева, 1974; Stumpel, Kalkhoven, 1978; Абатуров, 1979, 1986; Naiman, 1988; Абатуров, Смирнов, 1992; Восточноевропейские..., 1994; Евстигнеев, 1995). Отчасти это нашло отражение в концепции мозаично-циклической организации экосистем (The mosaic cycle..., 1991; Van der Maarel, 1993).

Подход к биогеоценотическому покрову лесных территорий как ко множеству взаимодействующих популяций видов разных трофических групп заставляет заново пересмотреть представление о лесах как экосистемах, где эдификаторная (средообразующая) функция принадлежит исключительно деревьям. Необходимость такого подхода становится еще более 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. Светолюбивая автохтонная флора открытых местообитаний (луговая, опушечная, рудеральная), в настоящее время поддерживаемая только выпасом или сенокосением, исчезает при заповедании (Смирнова и др., 1997; Vera, 2000). Как установлено при исследовании судьбы светолюбивой флоры, в доагрикультурных ландшафтах ее устойчивое существование определялось, в первую очередь, крупными фитофагами (Абатуров, 1979, 1986, Верещагин, Русанов, 1979; Пучков, 1991, 1992, 1993; Восточноевропейские..., 1994; Vera, 2000). Особенности питания и территориального поведения этих животных предполагают наличие в непосредственной близости как сомкнутых лесных, так и открытых травяных сообществ и экотонов. В связи с этим актуальной задачей является реконструкция природных мозаик гетеротрофов, ответственных за поддержание светолюбивой флоры и фауны подчиненных видов в доагрикультурный период. 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 (см. главу 2).

Мозаики, создаваемые зубрами и некоторыми другими копытными в доисторические времена. Поскольку в восточноевропейских лесах крупные

фитофаги (зубр, тур, тарпан и др.) почти полностью уничтожены (Кириков, 1960, 1979; Цалкин, 1961; Алексеева, 1977; Верещагин, Русанов, 1986; Пучков, 1991, 1992, 1993), возможна только реконструкция их ареалов (по археологическим и палеозоологическим данным) и популяционных мозаик (по результатам реинтродукции в отдельных заповедниках лесной зоны). Эти данные не так полны, как сведения о популяционных мозаиках деревьев, сохранившихся в естественной среде обитания.

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 Восточной Европы ареал его доходил до Балтийского моря, на юге – до Черного и Азовского морей (Кириков, 1960; Гепнер и др., 1961; Соколов, Темботов, 1993). До XVI–XVIII веков зубры были обычными обитателями лесов от Прибалтики до Кавказа и во множестве уничтожались во время охот. История уничтожения и реинтродукции зубра подробно изучена, что делает обоснованным заключение о повсеместном его распространении в лесах умеренного пояса в прошлом и о его первостепенном значении в создании зоогенных мозаик (Русский, 1898; Кулагин, 1918; Башкиров, 1940; Заблоцкий, 1948, 1960; Верещагин, Русанов, 1979; Krasinski et al., 1995).

Данные о размерах площадей, необходимых для устойчивого существования элементарных популяций (ЭП) зубра, сильно различаются. Так, в равнинных условиях стадо зубров, включающее от 5 до 15 особей, имеет стационарный участок площадью от 500 до 1000 га, в то время как отдельные особи кочуют на большие расстояния – несколько десятков километров. В связи с тем, что зубры существуют сейчас в антропогенно преобразованных ландшафтах, количественные характеристики ЭП этого вида надо рассматривать как сугубо приблизительные. Можно только отметить, что и на Русской равнине, и на Кавказе они значительно превышают площадь выявления ЭП самых крупных деревьев и составляют десятки – сотни квадратных километров (Корочкина, 1958, 1973; Вейнберг, 1986; Жескова, 1988).

Как показывают опыты по реинтродукции зубров в разных (Приокско-Террасном, Центрально-кавказском, Хоперском, «Беловежской пуще») заповедниках (Корочкина, 1969, 1971, 1972, 1973, 1974; Киселева, 1974), в местах стоянок этих стадных животных, на водопоях и тропах, вследствие уничтожения древесной растительности возникают сообщества лугово-опушечных и лугово-степных видов. Размеры таких зоогенных полей с луговой флорой составляют от 0,1 до 3–5 га. Использование стоянок в течение одного–двух десятков лет приводит к сильному уплотнению почвы и развитию дерновинных злаков. Повреждение зубрами крупных деревьев и использование подроста в качестве корма вызывает гибель деревьев и кустарников. В лесах появляются крупные прогалины, которые соединяются широкими тропами с водопоями и кормовыми участками (Башкиров, 1940; Корочкина, 1973; Буневич, 1991; Вейнберг, 1986; Буневич, Кочко, 1988; Казьмин, Смирнов, 1992). В летнем питании зубров преобладают луговые травы: злаки, сложноцветные и бобовые (Заблоцкая, 1957; Александров, 1958; Калугин, 1958; Александров, Голгофская, 1965; Корочкина, 1969, 1971, 1972; Киселева, 1974; Жескова, 1988). Сопоставление списков кормовых растений зубров из «Беловежской пущи» и Приокско-Террасно-



Рис. 1.2. Схематический рисунок лесного ландшафта в хвойно-широколиственных лесах с зоогенными полями, сформированными зубрами и бобровым прудом

го заповедника (Заблоцкая, 1957; Корочкина, 1969) с современной флорой сенокосов и пастбищ выявило 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 (в северной части лесного пояса – виды рода *Betula*, *Salix*, *Pinus sylvestris*, *Populus tremula* и др.) и/или кустарников (в южной части лесного пояса – *Malus sylvestris*, *Pyrus communis*, *Prunus spinosa*, *Acer campestre*, *A. tataricum*, виды родов *Rosa*, *Crataegus* и др.). Зоогенные поляны на разных стадиях развития и повсеместно распространенные экотонные сообщества были основными местообитаниями для приживания подроста светолюбивых видов деревьев и кустарников в доагрикультурных европейских лесах (Olf et al., 1999).

Места обитания зубров охватывают разные элементы катен: от мест стоянок на хорошо прогреваемых водоразделах и верхних частях склонов до водопойных приречных полян. В результате лес пронизывается сетью дорог и полян, которые служат каналами миграции луговой и опушечной флоры и фауны. Следует особо подчеркнуть значимость этих местообитаний для приживания подроста эдификатора европейских широколиственных лесов – дуба черешчатого, который в современных теневых лесах практически не возобновляется (Смирнова, Чистякова, 1988). Облик лесного ландшафта с участками сомкнутых лесов и зоогенных полян представлен на рис. 1.2.

В пределах полян выделяются более мелкие биогенные мозаики: индивидуальные «стойла» зубров, «каталки» – места особо сильного нарушения напочвенного покрова и верхних слоев почвы. Такие места обычно располагаются на относительно крутых склонах, они лишены растительности, и здесь часто регистрируются эрозионные процессы (Корочкина, 1973; Зубр, 1979; Соколов, Темботов, 1993). Кроме того, биогенные мозаики образуются вдоль троп этих животных, на солонцах и пр. В целом популяционная мо-

заика зубров определяет возможность устойчивого существования и циклического развития большого разнообразия биогенных мозаик.

Сходное распространение и близкие кормовые предпочтения, видимо, были свойственны и другим стадным фитофагам, образующим «зубровый комплекс», в первую очередь турам, тарпанам (Верещагин, Русанов, 1979; Пучков, 1991, 1992 а,б, 1993 а, б; Olf et al., 1999).

Постоянное присутствие видов зубрового комплекса в лесных ландшафтах определяло в доагрикультурный период принципиально иную, чем ныне, структуру биоценотического покрова: собственно лесные участки со свойственной им мозаикой возрастных парцелл чередовались с зоогенными полянами, в результате очень широко были представлены экотонные сообщества. Полное истребление в Восточной Европе к XVI–XIX вв. зубров и других мощных фитофагов привело к серьезным последствиям: крупные зоогенные мозаики исчезли, начали преобладать теневыносливые лесные виды. В результате, светолюбивая флора и фауна были вытеснены из леса и занимают теперь антропогенные местообитания: опушки, сенокосы, пастбища, поля, обочины дорог и пр. Некогда единый биогеоценотический покров лесных ландшафтов распался на фрагменты (лесные, луговые и пр.), которые в настоящее время многими исследователями рассматриваются как самостоятельные сообщества.

Мозаики, создаваемые современными копытными. Лоси, косули, олени и кабаны в связи со значительно меньшими размерами и не выраженной стадностью являются не такими мощными средообразователями, как зубры и подобные им виды. Они не образуют хорошо выраженных зоогенных полей, где могут устойчиво существовать комплексы дерновинных «пастбищных» трав (Александров, Голгофская, 1965; Корочкина, 1973; Абатуров, 1986). Их средообразующее влияние отмечается внутри лесных сообществ. Лоси, олени, косули регулируют плотность и видовой состав подрастающих деревьев и кустарников, видовой состав и биомассу кустарничков, трав, мхов и пр., определяя направление сукцессий современных лесных сообществ (Башкиров, 1940; Динесман, 1961; Реймерс, 1972; Верещагин, Русанов, 1979; Гусев, 1983; Бородин, Потапов, 1986; Экология, морфология..., 1989; Абатуров, Смирнов, 1992).

Среди массовых видов копытных с огромным восстановленным ареалом, превышающим в Европе современный лесной пояс (Кириков, 1960, 1979; Гепнер и др., 1961), большое влияние на соотношение видов растений, мелких позвоночных и беспозвоночных оказывает также кабан (*Sus scrofa* L.). Ландшафты, в которых устойчиво обитает кабан, включают лесные, нелесные сообщества и экотоны. В спонтанно развивающихся лесных сообществах с хорошо выраженной мозаикой окон возобновления и ВПК на перерывных участках почвы образуются биогенные мозаики площадью 20–30 м² и более, где почти полностью уничтожена травянистая растительность и сильно сокращена почвенная мезофауна (Динесман, 1961; Верещагин, Русанов, 1979; Экологическая оценка..., 1987; Экология, морфология..., 1989). Заращение таких мозаик представляет собой микросукцессию.

Дополнительные более мелкие мозаики создаются на лежках и тропинках этих зверей. В производных лесных, а также в луговых, опушечных, прибрежно-водных сообществах отмечены и значительно более крупные мозаики. Четко выраженная мозаичность может и не проявляться, если пло-

щадь пороев менее 0,1 м². В этом случае меняется только плотность и видовой состав растений, мелких позвоночных и беспозвоночных. В частности, поедая желуди, буковые и грабовые орешки, кабаны препятствуют возобновлению деревьев-эдикаторов. Наиболее часто кабаны группируются в стада по 4–8 особей, большие скопления образуются только в осенне-зимний период. Площадь МЖП у этого вида (как у всех рассмотренных копытных) выявить чрезвычайно трудно, в первую очередь, вследствие обитания в ландшафтах с разной степенью антропогенной нагрузки, а также из-за изменения числа особей в стаде по сезонам.

Анализ литературы, посвященной деятельности копытных (Млекопитающие..., 1985; Растительоядные животные..., 1986; Экологическая оценка..., 1987; Экология, морфология..., 1989), позволяет составить практически непрерывные ряды зоогенных мозаик от самых мелких до крупных. Однако элементы мозаики копытных, сохранившихся в современных лесных ландшафтах, малы по сравнению с таковыми зубров и не способны поддерживать светолюбивую флору и фауну. Отсутствие природных механизмов поддержания такой флоры и фауны приводит к тому, что лесные европейские заповедники, организованные на давно освоенных территориях, теряют ее быстрее, чем территории с традиционным природопользованием (Восточноевропейские..., 1994; Смирнова и др., 1997).

Мозаики, созданные бобрами. Виды рода *Castor* были самыми мощными средообразователями в доисторических лесах Северной Америки (Ives, 1942; Johnston, Naiman, 1987, 1990; Naiman, 1988; Naiman et al., 1988, 1994; Hammerson, 1994) и большей части Евразии (Скалон, 1951; Гепнер и др., 1961; Данилов, 1970; Дьяков, 1975; Верещагин, Русанов, 1979; Лавров, 1981; Дежкин и др., 1986). 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. На отдельных участках в лесных областях Восточной Европы бобры сохранились на протяжении последнего тысячелетия (Барабаш-Никифоров, 1950; Синицин, Русанов, 1989; Балодис, 1990), а в середине XX в. они были реинтродуцированы на большей части доисторического ареала. Средообразующая деятельность этих животных так велика, что места их современного обитания получили название «бобровые ландшафты». Среди всех средообразующих воздействий бобра (как евразийского, так и канадского) наибольшее значение имеет мелиорация (Ives, 1942; Дьяков, 1975; Barnes, Dibble, 1986; Johnston, Naiman, 1987, 1990; 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; Naiman et al., 1994).

Данные исследователей о длительности жизни семей бобров на одной и той же территории различны; она в первую очередь зависит от предшествующей истории «бобрового ландшафта». В слабо преобразованных североамериканских ландшафтах поселения бобров могут десятилетиями существовать на одном и том же участке реки (Ives, 1942; Barnes, Dibble, 1986;

Naiman et al., 1994). В сильно преобразованных лесных восточноевропейских ландшафтах поселения реинтродуцированных бобров очень динамичны и существуют на одном месте сравнительно недолго (5–10 лет). Предельный срок существования бобрового поселения определяется временем, в течение которого они полностью уничтожают деревья, составляющие их кормовую базу на освоенной территории. Размер участка реки, контролируемого одним поселением бобров, по данным разных авторов составляет от 1–2 до 10 километров и более (Скалон, 1951; Феклистов, 1984; Ставровский, 1986; Синицин, Русанов, 1989).

Пример деятельности одной семьи (поселения) бобров в хвойно-широколиственных лесах (Дьяков, 1975): длина каналов или участка реки, принадлежащих семье, составляет от 100 до 1000 м; протяженность вырытых в земле ходов – от 100 до 200 м; длина плотины равняется 15–30 м, встречаются и плотины длиной до 170 м. Площадь участков леса с поваленными деревьями (порубок) в зависимости от величины семьи и длительности ее жизни на одном месте варьирует от 0,1 до 3,0 га. Особый режим береговой полосы формируется вдоль рек и ручьев, где бобры валят деревья в первую очередь. До 80% погрызов бобров обычно сосредоточено в 10–20-метровой полосе. Здесь формируются прирусловые поляны размером примерно 25 × 300 м, на которых начинают преобладать лугово-опушечные травы (Дворникова, Коробейникова, 1983; Феклистов, 1984; Синицин, Русанов, 1989). Соотношение деревьев и кустарников на освоенной бобрами территории изменяется в связи с их избирательной поедаемостью бобрами (Барабаш-Никифоров, 1950; Воронин, 1970; Фадеев, 1981; Феклистов, 1984; Каньшиев, 1986, 1987).

Довольно часто берега, подрытые ходами бобров, оседают и проваливаются, образуя сплавины, русло реки делится на протоки. Каналы, вырытые бобрами, их дорожки к воде используются как транспортные магистрали сухопутными, околководными и водными животными. Бобровые пруды во время засух служат водопоями для птиц и зверей. Поляны порубок и окольцованные деревья дают дополнительный корм диким копытным, зайцам, мышевидным грызунам; зимой некоторые млекопитающие концентрируются вокруг бобровых «лесосек».

Созданный деятельностью бобров особый «бобровый ландшафт» (Фадеев, 1981) осваивают птицы, ранее здесь не жившие: чирки, крохали, кряквы. Мелководье и пруды обеспечивают отличные условия для нереста рыб и земноводных (Верещагин, Русанов, 1979; Балодис, 1990). Домики (хатки) и многочисленные ходы и норы бобров используются как постоянное жилье или временное убежище от врагов и неблагоприятных условий многими животными. По наблюдениям И.И. Барабаш-Никифорова (1950) за 190 норами и домиками бобров в Воронежском заповеднике, оказалось, что чаще всего в них встречаются водяная крыса (40% всех встреченных животных), прочие мышевидные (16,8%), ужи (17,4%). Обычными обитателями покинутых бобрами нор, ходов и хаток являются выхухоль, кутора, лесной хорек, гадюка, веретеница, медянка, болотная черепаха и др.

Оценивая разнообразную 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 сукцессионных процессов в

долинах малых рек в отличие от водоразделов выступает популяционная жизнь бобра. Наиболее значимы здесь:

- строительство запруд, при котором изменяется почвенно- гидрологический режим территории и создается наиболее крупная мозаика растительного покрова;

- использование территории по «переложной» системе, определяющее циклическое развитие сообществ и их пространственное перераспределение вдоль реки.

При восстановлении популяций бобра на малых водотоках возрождается циклический путь развития растительности – от водно-болотных и опушечных сообществ на месте действующих поселений к луговым и лесным на месте заброшенных поселений. В результате поддерживается высокое цено- тическое и видовое разнообразие в долинах ручьев и малых рек.

Мозаики, формируемые листо- и хвоегрызущими насекомыми и грибами.

Другая крупная группа видов, ответственная за организацию мозаик в лесах, – хвое- и листогрызущие насекомые. Так, при массовых вспышках численности зеленой дубовой листовертки (*Tortrix viridana* L.) деревья подвергаются столь сильным повреждениям, что это отражается на абиотическом режиме и продукционных процессах. Зоогенная дефолиация и последующее изменение режима и интенсивности биоцено- тических 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; Домников, 1979а, б). Поступление в подстилку богатых азотом экскрементов листогрызущих насекомых влияет на газовый режим припочвенного слоя воздуха. Экскременты – центры массового развития микроорганизмов, поэтому интенсивность выделения углекислого газа с поверхности подстилки увеличивается в 2–3 раза. У деревьев с объединенной кроной резко уменьшается транспирация, расход воды из корнеобитаемого слоя замедляется, что ослабляет конкуренцию трав и деревьев за влагу. В годы массового размножения насекомых усиленно развиваются лесные и опушечные травы. Так, по данным Р.И. Злотина и К.С. Ходашевой (1974), в Курском заповеднике на участках, где листовертка создает прорывы в пологе леса, *Aegopodium podagraria* и *Clematis recta* цветут обильнее, чем на неповрежденных участках, у них больше высота, средняя масса, суммарная листовая поверхность. Видовое разнообразие трав при повреждениях деревьев насекомыми возрастает в основном за счет светолюбивых и нитрофильных видов.

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. Локальное размножение видов листогрызущих насекомых и само служит причиной образования окон. В нарушенных лесах с однородной структурой верхнего полога размеры мозаик этих насекомых в первую очередь определяются размерами выровненных участков.

Сходную по размерам мозаику образуют древоразрушающие грибы (Сукцессионные процессы..., 1999). Причина появления локальных окон площадью от 100–300 м² 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; 2001). Эти грибы вызывают массовое усыхание пихты и ели, что приводит к усиленному развитию видов лиственных деревьев: в основном липы сердцевидной, а также вяза шершавого, клена остролистного и березы повислой. После формирования листового 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 локусов 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 крупнее окон возобновления.

Мозаики ассектаторов

Мозаики, образованные мелкими роющими позвоночными. Большую роль в образовании мозаик играют и виды роющих животных (Гиляров, 1951; Абатуров, 1966, 1968, 1973, 1979, 1986), формирующие зоогенный микрорельеф. В местах выбросов почвы этими животными она становится более рыхлой, улучшается ее аэрация, меняется режим влажности. В результате деятельности землероев на поверхность выносятся материалы нижних почвенных горизонтов, в них идут активные почвообразовательные процессы (Наумов, 1950; Абатуров, Карпачевский, 1965; Бородин, 1983; Абатуров, 1986; Дмитриев, 1988; Дворников и др. 1994). Изменения физико-химических свойств почвы способствуют изменению видового состава и обогащению педофауны, в том числе видами позвоночных (роющими амфибиями, мышевидными грызунами, ящерицами, желтобрюхами) и беспозвоночных животных. По этим проявлениям деятельность роющих животных в какой-то степени можно сопоставить с образованием вывалов.

Рассмотрим некоторые факты средообразующей деятельности роющих животных: крота (*Talpa europea Linnaeus*, 1759) и барсука (*Meles meles Linnaeus*, 1758). Порои кротов имеют относительно небольшие размеры. Так, в пойменных широколиственных лесах диаметр выброса равен 36 см, а высота 11 см; за один год на 1 га кроты делают около $3 \cdot 10^4$ выбросов, что составляет примерно 10 м³; площадь выбросов 220 м² или около 2% обследованной территории (Вейнберг, 1986; Пахомов и др., 1987). Тем не менее, в результате многолетней деятельности кротов почти вся территория оказывается перерытой. Несмотря на небольшие размеры пороев, на них приживается подрост некоторых деревьев, кустарников и лугово-опушечные травы (Наумов, 1955).

Колониальные поселения барсуков в широколиственных и хвойно-широколиственных лесах занимают площадь от 130 до 600 м². Они включают утопанные площадки с системой входных отверстий, тропы и холмики выброшенного грунта. Число покопок барсука колеблется от 80 до 270 тыс. на 1 га, средний объем около 400 м³. Наличие разных микроместообитаний,

связанных с жизнедеятельностью этого вида, приводит к развитию на них не только обычных для данного сообщества растений, но и рудеральных и зоохорных видов (Бородин, 1983; Дворников и др., 1994).

Кроме этих двух видов, в лесных ландшафтах встречается значительное число видов различных землероев как среди мелких позвоночных (грызунов и насекомоядных), так и беспозвоночных (Растительоядные животные..., 1986; Экологическая оценка..., 1987). Отдельные порои, почвенные ходы и выбросы – это локальные явления, но совокупность их усиливает гетерогенность среды, что имеет последствия в масштабах всего биогеоценоза (The mosaic cycle..., 1991; Восточноевропейские..., 1994).

Сравнение популяционных мозаик автотрофов и гетеротрофов по средообразующему воздействию

Представленные примеры показывают, что зоо- и микогенная мозаичность – столь же характерное свойство лесных ландшафтов, как и фитогенная мозаичность. Размеры пространственных изменений, вызванных жизнедеятельностью гетеротрофов, весьма различны и образуют практически непрерывные ряды от сантиметров до сотен и тысяч метров, а площади их популяционных мозаик сравнимы с крупными ландшафтными подразделениями (Смирнова, 1998а, б). Для исследований структурно-функциональной организации лесных биогеоценозов наибольшее значение имеют мозаики, сопоставимые по размерам с мозаиками, возникающими в процессе популяционной жизни деревьев. Наиболее близки по размерам и отчасти по средообразующему эффекту:

- элементы ВПК, с одной стороны, и кротовины, порои кабанов, выбросы барсуков и пр., с другой;
- окна возобновления, окна, образованные листо- и хвоегрызущими насекомыми и грибами, разные элементы бобрового ландшафта, стояночные зубровые поляны и пр.

Несомненно, фитогенные и зоогенные воздействия не тождественны. Специфические воздействия животных на почву – вытаптывание, унавоживание, уплотнение или разрыхление и т.д. – вызывают иные изменения субстрата, чем при образовании ВПК и окон возобновления. Это приводит и 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, среди ключевых видов – средообразователей мозаики гетеротрофов по размерам значительно больше, чем мозаики фитотрофов. Именно существование крупных популяционных мозаик гетеротрофов определяло в прошлом интеграцию отдельных элементов лесного биоценотического покрова в сложное климатическое сообщество.

* * *

Развиваемые подходы позволяют представить облик биогеоценотического покрова лесного пояса Восточной Европы. Близкое понимание проблемы (но не основанные на популяционном видении) содержится в капитальном труде Ф. Вера (Vera, 2000), посвященном взаимодействию лесной растительности, диких и домашних фитофагов.

Для целей реконструкции биогеоценотического покрова лесного пояса Восточной Европы принципиально важно выбрать единицу, отражающую основные особенности биогеоценотического покрова. В соответствии с изложенными в разделе 1.1 популяционными принципами, выбор этой единицы сделан на основе представлений о размерах элементарных популяций эдификаторов. Среди потенциальных эдификаторов лесного покрова выбран вид, имеющий наиболее крупные популяционные мозаики – зубр. По предварительным данным площадь его элементарных популяций составляет сотни квадратных километров и включает как водораздельные участки, так и долины ручьев и речек. Территории таких размеров включают один или несколько элементарных речных бассейнов и в достаточно полной мере отражают разнообразие экотопических ситуаций. Именно поэтому они и содержат большую часть потенциальной флоры и фауны физико-географического района.

Ориентируясь на размеры элементарной популяции зубров и их потребности в разных экотопических условиях, можно представить следующий облик биогеоценотического покрова лесного пояса. На водоразделах располагались сообщества теневых лесов с *gap mosaic*, пронизанные многочисленными тропами, соединяющими зоогенные поляны, созданными зубрами, турами, тарпанами и пр. Большая часть территории была занята экотонными сообществами, где создавались условия для успешного возобновления требовательных к свету видов деревьев и кустарников. В современном лесном покрове эти сообщества практически полностью отсутствуют. В долинах небольших ручьев и речек чередовались участки пойменных лесов, низинных лугов и болот, бобровых прудов и бобровых полей, образующих «бобровый ландшафт». Водораздельные и долинные ландшафты в потенциальном биогеоценотическом покрове совместно образовывали устойчивую систему. Реконструированный климаксовый лесной покров в целом можно представить как комплекс водораздельных и долинных сообществ.

Анализ особенностей биологии ключевых видов (эдификаторов), в первую очередь, деревьев, показал, что устойчивое поддержание даже древесной флоры невозможно без перманентно возникающих зоогенных преобразований лесного покрова. В связи с этим минимальной устойчивой единицей биоценотического покрова или климаксовым биоценозом следует признать именно мозаику из лесных, в узком смысле, участков (с присущей ей мозаикой возрастных парцелл), зоогенных полей и троп, зоогенных переувлажненных и водных местообитаний («бобровых ландшафтов»).

Представление биогеоценотического покрова как разномасштабной, иерархически структурированной мозаики популяционно-видовых сочетаний привело к уточнению представлений о климаксе и сукцессиях. Климаксовый биоценоз рассматривается как множество мозаик ключевых видов и связанных с ними мозаик подчиненных видов, циклически развивающихся в спонтанном режиме. Каждая из биотических мозаик, объединяющая элементы популяционных мозаик ключевых видов и популяционные мозаики подчиненных видов, представляет собой относительно самостоятельный элемент и может рассматриваться как отдельное сообщество, но необходимо четко сознавать, что его устойчивое существование, с полным набором потенциальных ценозообразователей, возможно лишь в составе сложного климаксового биоценоза.

Проведенный анализ литературы и собственные исследования позволяют составить перечень основных признаков климаксовых биоценозов доагрикультурного типа в лесном поясе:

1) наличие всех видов данного физико-географического района, экологические потребности которых удовлетворяются в тех или иных микроместообитаниях;

2) максимальная внутриценотическая гетерогенность, обусловленная постоянно существующими в динамическом режиме популяционными мозаиками ключевых видов животных, растений и грибов;

3) абсолютная разновозрастность особей в популяциях деревьев-эдификаторов;

4) наличие разнообразных микроместообитаний (*microsites*), обусловленное мозаикой окон возобновления (*gap mosaic*), ветровально-почвенных комплексов (*tree fall*), зоогенных и микогенных нарушений и определяющая возможность сообитания в пределах сообщества экологически различных групп видов;

5) дифференциация возобновления древесных видов по микроместообитаниям;

6) отсутствие следов антропогенных воздействий (рубки, распахки, пожаров) в растительности и почве.

Сильные экзогенные воздействия (антропогенные или природные катастрофы), уничтожая отдельные элементы популяционных мозаик (или мозаику в целом), разрывают циклы оборотов поколений ключевых видов и, до восстановления естественной мозаики, развитие становится односторонним – сукцессионным. Представления о популяционной организации биогеоценозов и количественная оценка популяционных параметров основных ценозообразователей дают возможность реконструировать потенциальную структуру биоценотического покрова модельных территорий, количественно оценить степень нарушенности конкретных сообществ и их комплексов и упорядочить существующие сукцессионные системы.

1.3. Имитационная модель динамики древесной синузии лесного ценоза

1.3.1. Математическое моделирование как метод экологических и фитоценологических исследований лесных ценозов

В предыдущих разделах этой главы показано, что современные концепции лесной экологии (*gap mosaic concept, mosaic cycle concept of ecosystem*) имеют огромное фактическое оснащение и могут быть использованы для решения основополагающих проблем экологии. Среди них наиболее значимы сохранение биоразнообразия, составления прогнозов развития природных и природно-антропогенных систем разных уровней при разного рода воздействиях, разработка методов устойчивого природопользования лесных территорий и пр. В то же время неисчерпаемое разнообразие экосистемных параметров и несопоставимость собственных времен природных систем со временем наблюдения за ними не позволяют исследователям в обозримые

времена получить необходимую количественную информацию для решения перечисленных проблем. В связи с этим, в лесной экологии все более широкое распространение получают методы математического моделирования и, в частности, модельные эксперименты.

Математическое моделирование структуры и функционирования лесных биоценозов (или их элементов) позволяет решать следующие задачи: среди множества имеющихся параметров выбрать наиболее значимые для решения конкретных проблем; обратить внимание исследователей на еще не решенные задачи и на необходимость натуральных исследований и получение новых параметров для их решения; провести множество экспериментов, в которых время моделирования во много раз превышает собственные времена моделируемого объекта.

В связи с внедрением компьютеров и различных математических методов в экологические исследования в последнее время как в нашей стране, так и за рубежом экспоненциально возрос поток публикаций по моделям реальных биосистем (Porte, Bartelink, 2002). Большое число и разнообразие моделей, их различное целевое назначение, а также отличие друг от друга по способам построения и качественной специфике (моделей и исследуемых биосистем) делает практически невозможным даже краткий обзор всех существующих моделей на страницах одной работы.

Одни из самых распространенных моделей в мире – гар-модели. Предлагаемая модель – их функциональный аналог. Первая из гар-моделей – это модель (Leak, 1970), которая имитирует сукцессию при помощи вероятностного учета процессов возобновления и отмирания. Из множества гар-моделей наибольшее распространение получили модели, разработанные Боткиным (Botkin et al., 1972) и Шугартом (Shugart, 1984). Они, по сути дела, установили стандарт для моделирования динамики лесного сообщества.

Оригинальная гар-модель JABOWA (Botkin et al., 1972) состоит из ряда ключевых блоков, которые имитируют динамику развития лесного сообщества с учетом параметров внешней среды, в их числе: блок, учитывающий диапазон влажности почвы для каждого вида; блоки, учитывающие абиотическое окружение (высоту над уровнем моря, толщину почвенного слоя и его свойства: механический состав, способность удерживать влагу, набор среднемесячных температур, уровень осадков); блок засева семян и учета количества подроста, который может располагаться в тени или на свету; блок расчета светового режима и учета световой конкуренции (крона моделируемого дерева имитируется горизонтальным экраном, в последующих моделях – цилиндром); блок расчета смертности деревьев вследствие предельного возраста или конкуренции.

Рост особи описан уравнением, один из членов которого учитывает максимально возможную и текущую биомассы древостоя. Влияние внешних факторов учитывается с помощью безразмерных коэффициентов.

Модель имеет прогностический характер. Шаг времени расчета – один год. В каждый момент времени каждое дерево характеризуется определенным набором рассчитываемых параметров: календарным возрастом, высотой, диаметром на высоте 1,3 м, суммарной листовой поверхностью. Поэтому на каждом шаге расчета известны возрастная структура и таксационные характеристики древостоя.

Технология применения гар-моделей предусматривает формирование в пределах моделируемого массива независимых друг от друга окон (gaps) фиксированной площади, где растет некоторое число деревьев, возможно, разного возраста (в начальный момент моделирования в окнах может не быть деревьев). Общая картина состояния лесного массива получается в результате расчета и усреднения динамики всех окон данного массива.

Достоинство JABOWA состоит в том, что эту модель можно применить (незначительно модифицировав) к разным лесам. На ее основе разработано много моделей, в том числе:

FORET (Shugart, West, 1977) – используется для изучения изменения нормального хода сукцессии под влиянием грибкового заболевания, который уничтожил один вид американского каштана; а также для анализа влияния загрязнения воздуха, по-разному уменьшающего прирост разных видов деревьев (McLaughlin et al., 1978; West et al., 1980);

KIAMBRA (Shugart et al., 1980) – имитирует сукцессии в субтропических лесах Австралии;

FORSKA (Leemans, Prentice, 1990) – имитирует сукцессии в бореальных лесах северной Америки.

Есть еще ряд гар-моделей, имеющих «общее ядро» и отличающихся друг от друга блоками, более детально учитывающими условия окружающей среды. Например, одна из моделей (Bonan, 1988) подробно учитывает климатический режим местности, другая (Pastor, Post, 1985) – циклические процессы питания.

Несомненное достоинство гар-моделей – это их адекватность биологическим свойствам моделируемых объектов. Кроме того, они не требуют сложной теории и математического аппарата для разработки и освоения. Однако им присущи и некоторые недостатки, связанные с недооценкой биологических закономерностей популяционной организации лесных ценозов:

- отсутствует представление о биологическом возрасте деревьев (возрастных или онтогенетических состояниях), что не позволяет учитывать возрастные изменения основных биологических параметров видов в ходе онтогенеза;

- не учтены представления о мозаично-ярусной организации древесной синузии (как системы разновозрастных популяционных локусов разных видов), что не дает возможности оценить влияние соседних элементов структуры древостоя на основные биологические параметры;

- не приняты во внимание видоспецифичность размеров окон и их закономерные изменения по мере развития особей в онтогенезе; в связи с тем, что для моделирования гар задается площадь диаметром до 30 м, внутри которых световые и прочие условия развития особей одинаковые, не могут «сформироваться» окна разных размеров, необходимых для осуществления циклов оборотов поколений в популяциях деревьев (циклов оборотов gaps);

- значительно упрощены представления о пространственной структуре древесной синузии (представление крон в виде плоских экранов или простых тел вращения), что приводит к значительному искажению реальной картины освещенности в ценозе, особенно в нижних ярусах, где реально существует ярко выраженная мозаика световых пятен, определяющая принципиально разные условия для жизни подроста и растений других синузий.

1.3.2. Концептуальная модель древесной синустии лесного ценоза

Анализ основной структуры популяционной организации лесных ценозов позволил выделить положения, которые необходимо учитывать при разработке модели древесной синустии многовидового ценоза (Чумаченко, 1992, Смирнова, Чумаченко, 1993):

- устойчивое существование любого лесного ценоза определяется прежде всего возможностью устойчивого оборота поколений всех обитающих в нем видов деревьев;

- особенности пространственной структуры популяций древесных видов (размеры возрастных локусов популяций и их компоновка в пространстве) обуславливают мозаично-ярусную организацию лесного ценоза в целом, а также специфику светового режима в разных ярусах;

- элементы мозаично-ярусной организации лесных ценозов претерпевают однонаправленное развитие, которое мы рассматриваем как микросукцессию (она начинается формированием молодых популяционных локусов деревьев во вновь возникшем окне и заканчивается разрушением этих локусов после завершения онтогенеза составляющих ее особей);

- число особей каждого вида, появляющихся (но необязательно живущих долгое время) в молодых локусах, зависит от интенсивности потока семян, что определяется числом и дальностью расположения плодоносящих особей, или от активности вегетативного размножения.

- возможность нормального прохождения полного онтогенеза древесными растениями объясняется условиями, создаваемыми в окнах возобновления; эти условия должны соответствовать меняющимся в ходе онтогенеза биологическим характеристикам видов: скорости роста, теневыносливости, светолюбию, ажурности крон и пр.;

- смерть особей происходит в результате старения, дефицита ресурсов (света, элементов минерального питания) и экзогенных процессов (ветровалов, рубок и пр.).

Конкурентные отношения между особями и их следствия (в частности такие таксационные характеристики, как средние высоты, диаметры, площади крон, плотности крон и пр.) зависят от взаимного положения особей и их групп в пространстве, что в свою очередь предопределяет особенности светового режима, доступность влаги и элементов минерального питания.

Учет этих положений позволяет сделать более адекватной реальным лесным сообществам довольно простую формальную схему (концептуальную модель). Основу модели составляют следующие положения (Чумаченко, 1992, 1993, Восточноевропейские..., 1994):

- 1) эколого-физиологические свойства, темпы роста и развития древесных особей, изменяющиеся во времени постепенно, могут быть описаны дискретно в соответствии с периодизацией онтогенеза;

- 2) в модели пространство древостоя расчленяется на трехмерные ячейки конечного размера;

- 3) переход каждой ячейки из одного состояния в другое определяется текущим состоянием ячейки и состоянием смежных с ней ячеек;

- 4) основные лимитирующие факторы – фотосинтетически активная радиация (ФАР) и пространство роста особей.

Первое положение основано на периодизации онтогенеза древесных растений, подробно рассмотренной в разделе 1.2.

Второе утверждение подразумевает деление пространства на дискретные объекты – ячейки, соответствующие условно синхронно развивающимся группам молодых особей иматурного и виргинильного онтогенетических состояний, или отдельным особям, или их частям для других состояний. Каждая ячейка представляет собой прямоугольный параллелепипед. Рассмотрение группы молодых особей как синхронно развивающегося объекта вполне допустимо. В прорывах полога создаются более благоприятные условия внешней среды для сотен и тысяч молодых особей. Они сильно отличаются от условий, в которых существует угнетенный подрост под пологом взрослых особей. Проведенная дискретизация пространства – одна из основных особенностей описываемой модели. Это позволяет учитывать взаиморасположение особей или групп деревьев при расчете их влияния друг на друга (очень ярко это проявляется при расчете ФАР). Вертикальный ряд ячеек образует элемент модели.

При описании третьего положения необходимо иметь в виду, что в лесах любого типа успешное возобновление древесных видов и дальнейшее развитие молодого поколения происходит, в основном, в прорывах полога (в окнах). В этих окнах формируются скопления особей (возрастные популяционные локусы) одного вида или одновозрастные микрогруппировки нескольких видов (см. раздел 1.2). Размеры окна определяют видовой состав скопления, темпы роста и развития молодых деревьев. Постоянное образование в лесном пологе окон разных размеров обеспечивает возможность успешного самоподдержания древесных видов с разными экологическими потребностями. Любое устойчивое лесное сообщество характеризуется мозаикой скоплений популяционных локусов древесных растений, сменяющих друг друга во времени и пространстве. Именно поэтому принципы динамики структуры ненарушенных лесов одинаковы для разных зон и разного видового состава (см. раздел 1.2). Следовательно, с точки зрения моделирования, состояние соседних ячеек определяет степень угнетения особей. Действительно, от их состояния (занятости другими деревьями) зависят световой режим, возможность увеличения площади кроны и изменения яруса, в котором они находятся. А это напрямую определяет дальнейшую судьбу деревьев.

Мозаично-ярусная структура древостоя существенно трансформирует основные характеристики экотопа, в первую очередь это касается светового режима. С одной стороны, свет определяет пространственную структуру сообщества, а с другой – геометрическая структура многоярусного сообщества определяет режим светового обеспечения в разных элементах структуры. Такая взаимосвязь проявляется в специфике локальных условий возобновления, развития и отмирания особей молодого поколения (Смирнова и др., 1989). Режимы влажности, температуры, богатства почв выступают в лесных сообществах как факторы, определяющие характерный для данного района флористический состав и, в некоторой степени, количественное участие видов в биомассе сообщества.

Системообразующая роль взаимовлияния элементов мозаично-ярусной структуры сообщества и динамики популяций древесных растений проявляется в локальном изменении конкурентных отношений. Горизонтальная мозаика ярусов обеспечивает в окнах локальное ослабление конкуренции за

свет между молодым и материнским поколением. Боковое смещение тени от взрослых особей распространяется на расстояние до двойной высоты взрослых особей (Алексеев, 1975), а поглощение влаги и минеральных элементов локализуется только в объеме ризосферы. В результате световой режим сказывается на конкурентных отношениях между взрослым и молодым поколением сильнее, чем действие остальных факторов. Микрорельеф, ярко выраженный в разновозрастных ценозах, усиливает неоднородность режимов влаги, температуры и минерального питания, но режим освещенности в динамике внутри сообщества остается главным фактором (Pacala et al., 1995).

1.3.3. Алгоритм имитационной модели древесной синузии лесного ценоза

Набор положений оказался достаточным для получения в модели непрерывно меняющейся во времени мозаики локальных неоднородностей пространства. Характер этой мозаики (узор) и ее динамичность зависят от ограничений, которые накладываются на линейные размеры ячеек, длительность существования каждого состояния, величины циклов, направления переходов из одного состояния в другое. Именно в таких ограничениях отражаются видоспецифичные различия онтогенетических и экологических параметров древесных видов.

Для исследования динамики многовидовой разновозрастной древесной синузии целесообразно использовать метод имитационного моделирования. Выбор метода обусловлен тем, что закономерности развития древесной синузии описываются большим числом параметров, представленных в таблицах, графиках и элементарных математических зависимостях. Кроме того, учет межвидового биологического и экологического взаимодействия плохо подвергается формализации и требует проверки многочисленных логических условий и ограничений. Выбору данного метода способствует также и то обстоятельство, что модель предопределяет рекуррентность алгоритма расчета параметров прогноза развития древесной синузии.

Большинство моделей динамики лесных ценозов состоят из двух подмоделей: особи и ценоза в целом (Оя, 1985). Это определяется тем, что часть параметров зависит от индивидуальных свойств растений, а часть – от их взаиморасположения. Предлагаемая модель не является исключением.

Составлен алгоритм модели многовидовой разновозрастной древесной синузии (рис. 1.3, 1.4), на основе которого написана моделирующая программа. Для работы модели необходимо задать эмпирические видоспецифичные функции онтогенетического состояния, такие как прирост в высоту за один шаг моделирования; диапазон фотосинтетической активности; изменение площади кроны; коэффициенты прозрачности кроны; а также возрастные и габитуальные ограничения (предельный возраст перехода в следующее онтогенетическое состояние, максимальный и минимальный радиусы кроны).

Необходимо отметить, что для каждого элемента могут быть заданы параметры, изменяющие темпы роста произрастающих в них особей. Этим самым можно моделировать разнообразные почвенные и гидрологические условия, а также возможные изменения структуры и плодородия почвы, кото-

рые очень тесно связаны с сукцессиями растительности.

В предлагаемой модели рассчитываются прямая и рассеянная солнечная радиации. При движении солнца по небосводу его положение однозначно описывается его высотой и азимутом, временем стояния и интенсивностью прямой радиации (P_i), поступающей на горизонтальную поверхность. При этом следует учитывать число солнечных дней в течение вегетационного периода. Для определения влияния рассеянной радиации солнца весь небосвод делится на фиксированное число зон с одинаковой светимостью и предполагается, что рассеянная радиация (R_j) поступает к земле из центра этих зон.

Освещенность исследуемой ячейки определяется по формулам

$$P = \sum_{i=1}^{NP} P_i \cdot T_i \cdot \prod_{m=1}^{NJP} K_m^{L_m},$$

$$R = \sum_{j=1}^{NR} R_j \cdot T_D \cdot \prod_{m=1}^{NJR} K_m^{L_m},$$

где K_m – коэффициент прозрачности m -й ячейки, через которую проходит свет; L_m – длина пути, проходимая лучом в этой ячейке; T_i – время, в течение которого солнце находится в каждой точке небосвода при расчете прямой радиации; T_D – средняя длительность светового дня в течение вегетационного периода; NP – число положений солнца, для которых рассчитывается прямая радиация; NR – число зон небосклона, для расчета рассеянной радиации; NJP , NJR – число ячеек, через которые проходит свет при расчете прямой и рассеянной радиаций, соответственно.

Суммарное дневное поступление солнечной радиации к ячейке определяется по формуле

$$St = P + R.$$

Более подробно алгоритм расчета фотосинтетически активной радиации и результаты пробных расчетов представлены в работе С.И. Чумаченко (1993).

После расчета доступной ФАР для всех ячеек осуществляется последовательная их обработка с использованием модели развития особи в условиях конкуренции. Счет начинается с самых высоких деревьев, так как они в большей степени влияют на формирование светового режима.

Алгоритм развития особи в условиях конкуренции позволяет моделировать следующие процессы (см. рис. 1.4):

а) рост дерева в зависимости от доступной ФАР, от заданных в модели видоспецифичных возрастных темпов роста и от возможности занять более высокий слой ячеек;

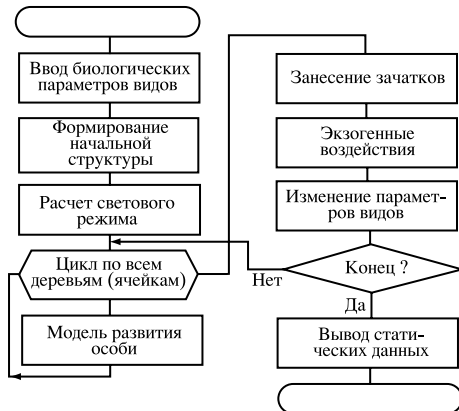


Рис. 1.3. Структура модели древесной синузии

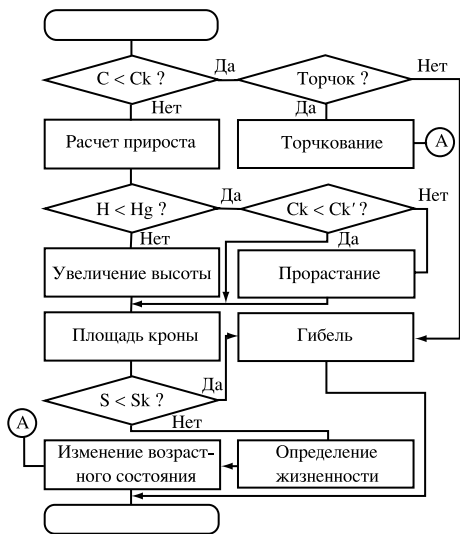


Рис. 1.4. Структура модели развития особи в условиях конкуренции:

C – доступная ФАР рассматриваемого дерева; C_k – значение ФАР в точке компенсации на кривой фотосинтеза; C_k' – то же для рядом стоящего дерева; H – ожидаемая высота особи; H_g – высота нижних ветвей дерева, занимающего верхнюю ячейку над рассматриваемым; S – площадь кроны; S_k – предельно допустимая площадь кроны

Кроме того, в модель заложена возможность изменения биологических характеристик моделируемых видов, например, для моделирования глобальных и региональных изменений экологической обстановки (загрязнения атмосферы и почвы), мощных антропогенных воздействий (осушения болот, изменения уровня грунтовых вод и т.д.), изменения климата, влияния последствий болезней леса.

В качестве результатов моделирования исследователь получает статистические данные по контролируемым в модели параметрам: онтогенетическому состоянию и абсолютному возрасту; суммарной площади, занимаемой каждым видом в любом онтогенетическом состоянии; средней площади кроны в генеративном состоянии; высоте особи и пр.

1.3.4. Вычислительные эксперименты

Объекты и методы экспериментов. На основе описанного алгоритма разработана имитационная модель динамики древесной синузии лесного ценоза, которая позволяет проводить вычислительные (машинные) эксперименты с различными наборами исходных данных. В рассматриваемой модели максимальный размер моделируемой площади 28×28 ячеек (при площади ячейки 5×5 м моделируемая площадь составляет 1,96 га).

Эксперименты с шагом моделирования в 10 лет проведены с одно-, дву- и трехвидовыми синузиями деревьев. В модели были использованы

б) изменение площади кроны при наличии свободного пространства в непосредственной близости от особи;

в) смерть особи, которая может наступить в случае снижения освещенности кроны ниже точки компенсации на кривой фотосинтеза, при недостатке площади питания (заданной минимальной площади кроны) и при длительном угнетении.

После обработки всех ячеек моделируемого пространства имитируется процесс заноса зачатков. Учет пространственной структуры позволяет рассчитать число зачатков, достигающих заданной ячейки в зависимости от наличия генеративных особей и расстояния до них.

После этого моделируется отмирание особей как в экстремальных условиях (массовое размножение различных фитофагов, болезни, сильные морозы, засухи и т.д.), так и при антропогенных воздействиях, например при разнообразных рубках.

параметры наиболее ярких представителей разных популяционных стратегий: дуба черешчатого (*Quercus robur*) – конкурентный вид, клена остролистного (*Acer platanoides*) – толерантный вид, березы бородавчатой (*Betula pendula*) – реактивный вид. Они имеют разную скорость роста, разную теневыносливость, разную длительность онтогенеза и другие параметры (см. раздел 3.3).

Следует отметить, что моделирование начинается с безлесного пространства (пашни) путем заселения семенами всех видов всей исследуемой территории. На каждом шаге моделирования осуществляется подсев семян всех видов на всю моделируемую территорию при наличии генеративных особей.

В процессе проведения вычислительных экспериментов делалась проверка модели, как на качественном, так и на количественном уровне путем сравнения отдельных результатов с имеющимися натурными данными. Здесь следует отметить, что имитационное моделирование позволяет исследовать поведение объекта при разных значениях входных параметров. Однако лишь отдельные комбинации параметров имеют натурные аналоги, что позволяет проверять правильность работы модели только по опорным точкам.

Результаты вычислительных экспериментов сравнивали по одному показателю – по площади, занимаемой кронами каждого вида в разных онтогенетических состояниях. Такой подход кажется правомерным, так как позволяет более точно определить степень влияния вида на процессы, происходящие в ценозе. Обычно лесные насаждения сравнивают по соотношению числа стволов или биомассы (запасов) видов деревьев, что допустимо и необходимо при их хозяйственной оценке. В том случае, когда необходимо сравнить степень влияния особей разных видов на внутриценотическую обстановку и, в частности, на использование света как основного формообразующего ресурса в лесных сообществах, использование площади крон представляется правомерным.

Эксперименты с одновидовыми синузиями проводились с целью выявления типов онтогенетических спектров в стационарном (или близком к нему) состоянии популяций каждого из трех модельных видов. Спектры построены на основе определения суммарных площадей крон каждого вида в каждом возрастном состоянии, начиная с виргинильного состояния (рис. 1.5).

Результаты экспериментов показали, что в стационарном состоянии онтогенетические спектры модельных видов отличаются друг от друга очень незначительно и проявляют практически полное сходство с таковыми, построенными на основе натурных исследований (Восточноевропейские..., 1994). Одна из основных причин сходства стационарных онтогенетических спектров разных видов, полученных в модельном эксперименте, состоит в том, что (по имеющимся натурным данным) относительная длительность отдельных онтогенетических состояний одинакова или близка у видов с разной стратегией и разным отношением к свету. Это утверждение носит предварительный характер; его подтверждение или опровержение требуют дополнительных натурных исследований.

Эксперименты с двувидовыми и многовидовыми синузиями проводились в двух вариантах.

Первый вариант включал эксперименты, в которых древесная синузия не испытывала каких-либо внешних (экзогенных) по отношению к ней природных или антропогенных воздействий. Следует пояснить использование в

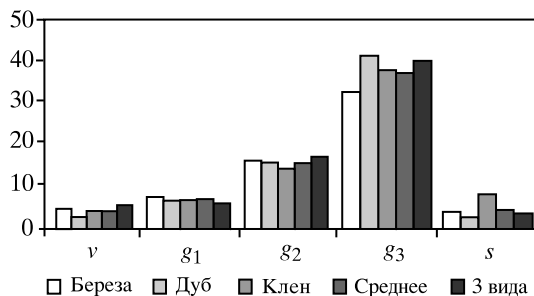


Рис. 1.5. Возрастные спектры популяций видов, формирующих одновидовые синузии (стационарное состояние синузии)

По оси абсцисс – онтогенетические (возрастные состояния): v – виргинильное, g_1 – молодое генеративное, g_2 – средневозрастное генеративное, g_3 – старое генеративное, s – сенильное

данном разделе понятия «экзогенные воздействия». В разделе 1.1 подробно рассмотрены экзогенные и эндогенные воздействия применительно к биоценозу в целом. Очевидно, что воздействия, эндогенные по отношению к биоценозу в целом, могут быть экзогенными по отношению к одной из его подсистем, например, воздействия той или иной группы животных или отдельных видов животных на синузии деревьев.

Как показано ранее, природные воздействия, экзогенные по отношению к одной из подсистем биоценоза, могут выступать в качестве механизма его устойчивого существования в целом.

В связи с этим, моделирование развития синузий деревьев при отсутствии внешних воздействий или при внешних воздействиях с разной интенсивностью позволяет акцентировать внимание биологов на выяснении конкретных механизмов поддержания устойчивых потоков поколений в популяциях видов деревьев разных стратегий и разной теневыносливости в природных биоценозах. Это, в свою очередь, может быть полезным при разработке методов устойчивого лесопользования.

В обсуждаемой серии экспериментов под экзогенными воздействиями понимаются любые воздействия, приводящие к гибели деревьев, за исключением естественного изреживания.

Второй вариант включал эксперименты, в которых древесная синузия подвергалась экзогенным воздействиям. Исследовались влияние параметров теневыносливости, скорости роста и интенсивности воздействий на структуру синузии в стационарном и переходном состояниях.

Вычислительные эксперименты без воздействий природного или антропогенного характера на синузию деревьев. Эксперименты с участием березы и клены (как диаметрально противоположных по отношению к свету видов) были поставлены с целью исследования влияния параметров теневыносливости и темпов роста на структуру формирующейся синузии. Были проведены два вычислительных эксперимента. В первом эксперименте скорость роста березы была в два раза меньше нормальной, а скорость роста клена – нормальной (береза–05, клен, рис. 1.6). Во втором эксперименте скорость роста березы была нормальной, а клена – в два раза меньше нормальной (береза, клен–05, рис. 1.6), т.е. скорость роста теневыносливого вида на начальных этапах онтогенеза была приблизительно равна скорости роста светолюбиво-

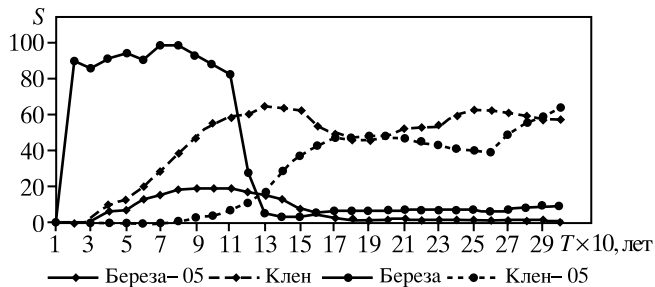


Рис. 1.6. Изменение долей площади генеративных особей березы и клена в процессе моделирования при разной скорости роста (пояснения см. в тексте)

го вида. Нормальные значения скоростей роста были взяты из таблиц хода роста чистых насаждений (Нормативы для таксации лесов..., 1992).

Первый эксперимент показал, что в течение жизни первого поколения деревьев, различающихся по теневыносливости, будет абсолютно преобладать вид, биологические свойства которого позволяют ему наиболее быстро (по сравнению с остальными членами синузии) расти в высоту в молодости и получить достаточное для нормального развития количество солнечной энергии. Обычно такими возможностями обладают пионерные виды (в наших экспериментах – береза) (см. рис. 1.6, 1–11 шаги моделирования).

Иная структура древесной синузии формируется во втором эксперименте, где скорость роста светолюбивого вида равна скорости роста теневыносливого. В этом случае с самого начала формируется смешанное насаждение, однако большая теневыносливость клена дает ему преимущество в процессе конкуренции. Тем самым к концу жизни первого поколения березы клен занимает лидирующее положение в синузии.

К 17 шагу моделирования структура древесной синузии в обоих экспериментах очень похожа – абсолютное доминирование теневыносливого вида. Это объясняется тем, что ко времени окончания жизни первого поколения светолюбивого вида (березы), при условии постоянного подсева семян других видов, под его пологом формируется ярус из более теневыносливых видов (в наших экспериментах – клена). Это не позволяет в достаточном количестве нормально развиваться молодым особям светолюбивого вида, а молодые деревья теневыносливого вида, способные расти под материнским пологом, образуют следующие поколения. Однако следует отметить (как особо интересный) следующий результат моделирования: несмотря на полное доминирование клена, в модельных экспериментах всегда присутствуют, пусть в очень небольшом количестве, особи березы. Это говорит о том, что в модели, при формировании “gap mosaic”, возникают условия, достаточные для развития и устойчивого существования популяции светолюбивых видов, хотя и на очень низком уровне численности.

Таким образом, при отсутствии экзогенных (по отношению к популяциям моделируемых видов) воздействий преобладание в модельном эксперименте наиболее теневыносливого вида в стационарном режиме неизбежно (Чумаченко, 1993).

Отношение площадей, занимаемых светолюбивым (числитель) и теневыносливым (знаменатель) видами в стационарном состоянии при различной (0,5; 1,0; 2,0) скорости роста светолюбивого вида и разных интенсивностях экзогенных воздействий

Интенсивность экзогенных воздействий, %	Отношение площадей при различной скорости роста светолюбивого вида		
	0,5	1,0	2,0
0	3,1/96,9	6,8/93,2	11,7/88,3
20	11,9/88,1	15,5/84,5	23,6/76,4
45	34,6/65,4	39,9/60,1	43,9/56,1
47	38,9/61,1	42,1/57,9	47,2/52,8
48	41,8/58,2	43,0/57,0	53,2/46,8
50	45,3/54,7	43,0/57,0	54,0/46,0
52	47,3/52,7	51,4/48,6	54,8/45,2
55	54,6/45,4	53,8/46,2	65,4/34,6
70	81,0/19,0	73,9/26,1	83,0/17,0
85	94,4/5,6	93,1/6,9	95,9/4,1

Примечание. Сомкнутость древесного полога (59,7±3,4)%.

Вычислительные эксперименты с воздействиями природного или антропогенного характера на синузию деревьев.

Эксперименты с двувидовыми синузиями. Известно, что экзогенные воздействия оказывают существенное влияние на структуру насаждения. Эксперимент с участием березы и клена (как диаметрально противоположных по отношению к свету видов) был поставлен с целью исследования влияния параметров теневыносливости, темпов роста и интенсивности экзогенных воздействий на структуру формирующейся синузии. В этой серии экспериментов исследовалось влияние интенсивности экзогенных воздействий и скорости роста светолюбивого вида на состав синузии в стационарном состоянии.

Моделировались три варианта. В первом варианте расчетом скорость роста березы была в два раза меньше нормальной, во втором – нормальной, а в третьем – в два раза больше нормальной. Во всех вариантах моделирования скорость роста клена бралась нормальной. Нормальные значения скорости роста клена и нормальные значения скорости роста березы были взяты из таблиц хода роста чистых насаждений (Нормативы для таксации лесов..., 1992).

Одновременно для каждого из вариантов моделировалась гибель особей в результате экзогенных воздействий разной интенсивности. В табл. 1.1 представлено изменение долей участия березы и клена в синузии при разных интенсивностях экзогенных воздействий и разной скорости роста светолюбивого вида. При воздействиях малой интенсивности (до 20%) в древостое преобладает теневыносливый вид. При высокой интенсивности (свыше 70%) различия в скорости роста не изменяют абсолютного преобладания светолюбивого вида. Зона средних значений экзогенных воздействий (от 30 до 60%) наиболее интересна – в ней происходит постепенное изменение преобладания того или иного вида на модельной территории. Этот интервал исследовался более подробно. В таблице линиями показаны зоны преобладания клена, березы и переходная зона (от 45 до 55%). Здесь определенную

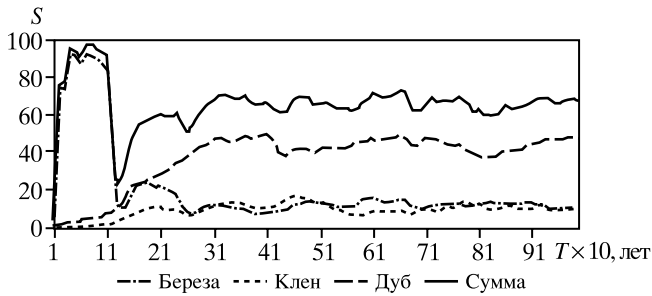


Рис. 1.7. Изменение долей площадей генеративных особей разных видов в процессе моделирования (береза, дуб, клен, сумма долей площадей генеративных особей всех видов)

роль играет скорость роста. Однако изменение скорости роста светолюбивого вида в четыре раза компенсирует всего ~5% интенсивности экзогенных воздействий. Можно сделать вывод, что в установившемся состоянии первостепенную роль играет не скорость роста отдельных видов, а число жизнеспособных особей, которые присутствуют на каждом шаге моделирования. Это число есть результат конкурентных отношений между моделируемыми видами.

Этот вывод распространяется только на стационарный режим. В течение переходного процесса (в данном случае в начальный период заселения территории) относительная скорость роста оказывает существенную роль.

Эксперименты с трехвидовыми древостоями. В настоящее время в литературе активно обсуждается проблема возобновления дуба и формирования естественных насаждений с преобладанием дуба. Была проведена серия модельных экспериментов, в которых меняли параметры экзогенного отчуждения особей клена (как самого теневыносливого вида) в разных возрастных состояниях. На рис. 1.7 представлены результаты одного из экспериментов, в котором были заданы следующие правила периодического (на каждом шаге) отчуждения особей: у березы и дуба удаляли 5% особей всех онтогенетических состояний (имитация случайного отпада деревьев), а у клена – 75% иматурных особей (имитация выедания молодых особей клена животными). Кроме графика изменения площади генеративных особей всех моделируемых видов по шагам моделирования (см. рис. 1.7) представлены аналогичные зависимости для площадей, занимаемых особями разных онтогенетических состояний каждого вида (рис. 1.8, а, б, в).

Рассмотрим последовательно изменение структуры древесной синузиды по шагам моделирования. Вначале территорию очень быстро захватывает береза. Она полностью доминирует в древесной синузиде и занимает более 90% территории (см. рис. 1.7, 1.8, а). Эта ситуация характеризует начальный этап сукцессий в березняках, развивающихся на заброшенных пашнях в условиях близкого нахождения многовидовых широколиственных лесов и возможности постоянного заноса зачатков.

Картина резко меняется после 11-го шага моделирования, когда начинается естественный распад березняка, практически завершающийся к 14-му шагу (см. рис. 1.7, 1.8, б). К этому времени уже хорошо развит подрост дуба,

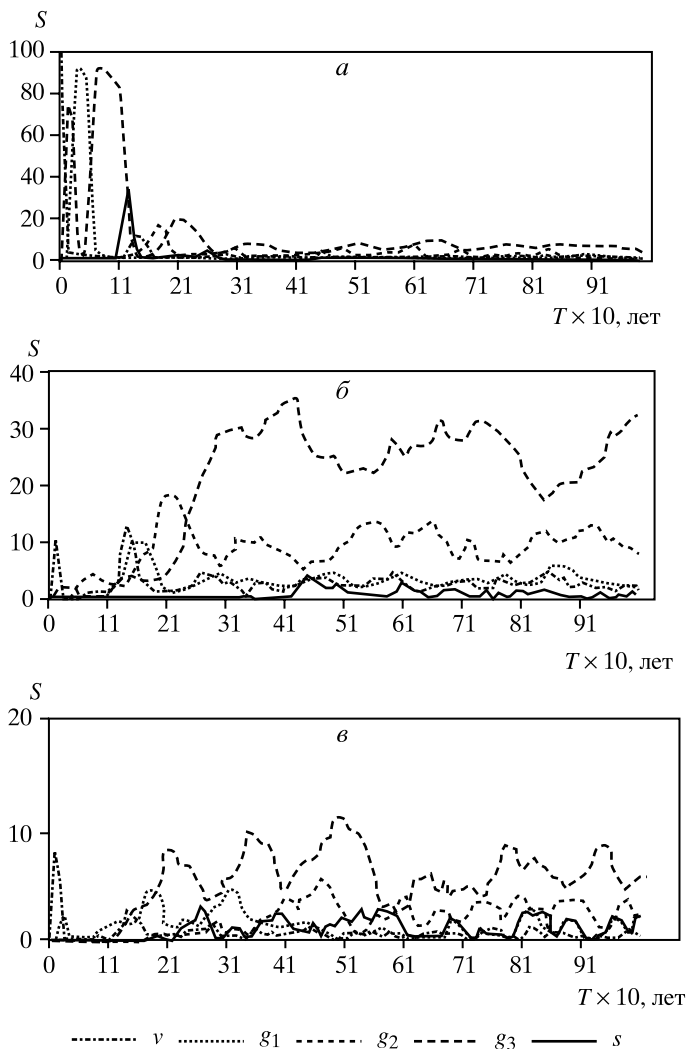


Рис. 1.8. Изменение долей площадей виргинильных, молодых, средневозрастных, старых генеративных и сенильных особей березы (*a*), дуба (*б*) и клена (*в*) в процессе моделирования

который начал активно развиваться после 10-го шага с момента начала перехода берез в сенильное состояние. Если бы моделировалась древесная синузия без экзогенных воздействий, то на его месте был бы клен (см. рис. 1.7, 1.8, *в*). Он через 2–3 шага занял бы доминирующее положение и не терял его до конца исследуемого периода. Однако периодические отчуждения поддерживают численность клена на допустимом уровне, тем самым искусственно формируя многовидовой древостой. Это позволяет развиваться популяции дуба. В результате уже к 35-му шагу формируется структура, которая практически дальше не меняется. В качестве примера стационарной структуры рассмотрим расположение деревьев березы, дуба и клена 1-, 2- и 3-го ярусов на 75-м шаге моделирования (рис. 1.9). В полученном древостое дуб занимает ведущее положение и контролирует 35–40% территории, а клен и бере-

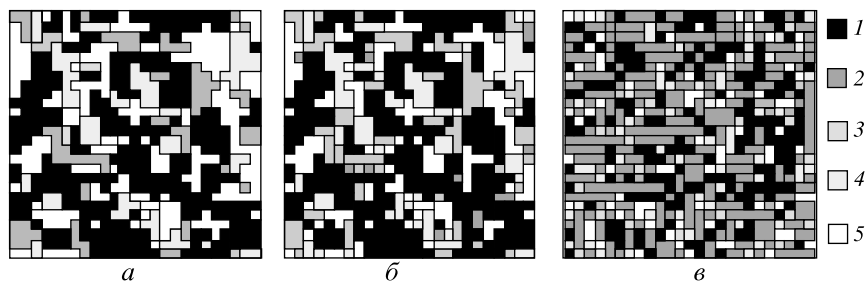


Рис. 1.9. Структура первого (а), второго (б) и третьего (в) ярусов трехвидового лесного сообщества на 75-м шаге моделирования
 1 – дуб; 2 – клен; 3 – береза; 4 – смесь видов; 5 – окна

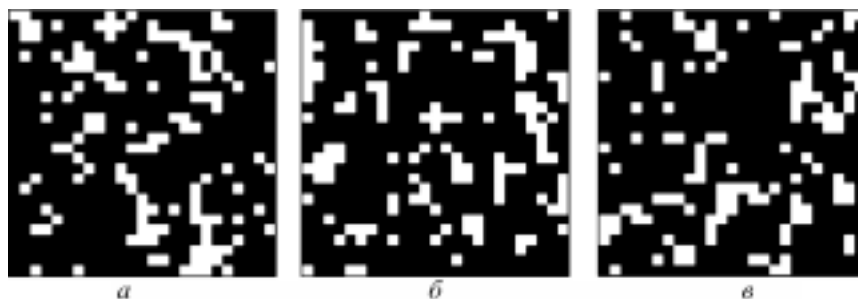


Рис. 1.10. Размещение окон (белые участки) в пологе 2-го яруса на 60-м, 75-м и 90-м шагах моделирования

за – по 10%. В сумме все виды в генеративном состоянии контролируют в среднем около 60% территории.

Случайное сочетание факторов, действующих на древостой, приводит к образованию окон размером от 25 до 450 м², что позволяет нормально развиваться даже светолюбивой березе. На рис. 1.10 представлены структуры древесного яруса на уровне 2-го яруса для шагов моделирования 60, 75 и 90. Конфигурация и размещение окон меняются, но общее их число и размеры остаются практически постоянными. Ниже показано распределение окон разных размеров в перерасчете на 1 га в трехвидовом разновозрастном древостое, достигшем стационарного состояния: среднее число окон площадью около 25 м² составляет 15,2 шт.; 50–100 м² – 7,6 шт.; 100–200 м² – 3,9 шт.; 200–450 м² – 1,2 шт.

Согласно классификации, данной А.А. Чистяковой (Восточноевропейские..., 1994), окна до 200 м² отнесены к малым окнам, от 200 до 600 м² – к средним, более 600 м² – к большим. При этом подчеркивается, что большие окна образуются обычно в результате экзогенных по отношению к популяционной жизни деревьев воздействий катастрофического характера. В настоящих вычислительных экспериментах не ставилась задача исследования подобных воздействий. Размеры окон, полученные в процессе моделирования, соответствуют реально наблюдаемым в ненарушенных лесах.

Структуры, возникшие на этом этапе вычислительных экспериментов в процессе моделирования разновозрастной многовидовой древесной синузии, в основном правильно воспроизводят особенности мозаично-ярусной орга-

низации ненарушенных лесных ценозов. Это становится очевидным при сравнении результатов моделирования с общими чертами структуры таких ценозов, полученными из литературных источников, и с конкретными параметрами одного из ценозов в разновозрастных широколиственных лесах Калужских заповедников (Смирнова и др., 1991; Восточноевропейские..., 1994).

Проведенные модельные эксперименты показывают возможности модели не только адекватно отразить природные объекты, но и проанализировать влияние эндогенной и экзогенной регуляции на устойчивость организации древесной синузии и лесных сообществ в целом.

* * *

Данную имитационную биоэкологическую модель развития многовидового разновозрастного лесного ценоза можно считать базовой. Основная ее особенность – это представление пространства набором ячеек, каждая из которых, с точки зрения расчета доступной ФАР, является полупрозрачным объектом. Изменяя размеры ячейки можно получить целый ряд моделей, имитирующих развитие насаждений на разных пространственных уровнях и зависящих от задач, поставленных перед исследователями (Чумаченко, 1992). Алгоритм расчета доступной ФАР при этом меняется незначительно. Уменьшение размера ячеек позволяет более подробно моделировать крону деревьев и конкуренцию за пространство.

Так, например, уменьшив размеры ячейки до 3–5 м², можно исследовать динамику древесной синузии с учетом ветровально-почвенного комплекса. В этом варианте алгоритм модели не потребует значительных доработок по сравнению с базовой моделью и позволит изучить влияние условий микроместообитания на возобновление видов в конкретных условиях произрастания.

Дальнейшее уменьшение размеров ячейки до 0,1–0,25 м² по площади и 0,5–2,0 м по высоте позволяет производить достаточно тонкие расчеты световых характеристик в древесной синузии и внутри кроны и рассчитать пространственное распределение фракций фитомассы древесных видов в лесном ценозе (Носова и др., 1995).

Увеличение размера ячеек до размеров, превышающих площадь кроны взрослого дерева, не позволяет моделировать пространственное размещение отдельных особей – особи не имеют точной пространственной привязки, а считаются случайно расположенными в пределах ячейки. Такой подход позволяет моделировать большие участки, но основные характеристики получаются усредненными по когортам отдельных древесных видов.

Если увеличить размеры ячеек в 3–5 раз (до 100–200 м²), можно моделировать динамику крупных лесных массивов площадью в сотни и тысячи гектаров. При этом можно моделировать неоднородности условий местопроизрастания, зависимость разноса семян как функцию расстояния до генеративных особей.

Представленная модель послужила основой для разработки целой серии моделей, одна из которых представлена в разделе 10.1. Учет пространственной, видовой, возрастной структуры конкретных лесных насаждений и возможность моделирования разнообразных антропогенных воздействий позволили разработать прикладную модель динамики лесных насаждений на локальном уровне.

ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ ЛЕСНОГО ПОЯСА ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ С КОНЦА ПЛЕЙСТОЦЕНА ДО СОВРЕМЕННОСТИ

2.1. Природные условия позднего плейстоцена

2.1.1. Специфические особенности живого покрова Северной Евразии в конце плейстоцена и роль крупных фитофагов в его формировании

Громадный материал, накопленный к настоящему времени, свидетельствует о том, что в течение плейстоцена произошла существенная перестройка флоры и фауны на большей части внетропических областей Евразии и Северной Америки. Если в плиоцене флора и фауна средних широт в значительной мере была субтропической, с включением в их состав ряда тропических экзотов, то на протяжении плейстоцена, за 0,7–0,8 млн лет, они обрели современный вид. При этом многочисленные палеоботанические и палеозоологические данные (Тугаринов, 1929; Громов, 1948; Пидопличко, 1951, 1954, 1956; Дорофеев, 1963; Гричук, 1989; Жегалло и др., 2001, 2002 и мн. др.) свидетельствуют о том, что трансформация флоры и фауны Голарктики на протяжении плейстоцена происходила весьма постепенно, а их современный состав сформировался совсем недавно, лишь в голоцене. Наиболее заметные изменения живого покрова произошли на рубеже плейстоцена и голоцена, а на некоторых территориях они еще не завершены (Anderson, 1984; Quaternary..., 1984; Petit-Maire, 1993).

Для позднеплейстоценовой фауны млекопитающих характерно одновременное присутствие в одних и тех же местонахождениях костных остатков видов, которые в настоящее время обитают в основном в разных климатических зонах: в лесотундре и тундре – лемминги, песец, северный олень, овцебык, в степях и полупустынях – малая пищуха, тушканчики, обыкновенная слепушонка, желтая пеструшка, сайга, кулан, лошади, в лесах – бобр, лесные полевки, лось, благородный олень, косуля. Эта особенность фауны млекопитающих позволила назвать ее «смешаной» (Черский, 1891; Тугаринов, 1929; Браунер, 1934; Кузнецов-Угамский, 1934; Пидопличко, 1934; Шарлемань, 1934). Ряд авторов, начиная с В.И. Громова (1948), к видам ныне тундрового комплекса присоединяет вымерших мамонта и шерстистого носорога, и даже зайца-беляка, причем зачастую эти виды рассматриваются в качестве «арктического элемента».

Состав позднеплейстоценовой (поздневюрмской) фауны млекопитающих и экологические адаптации входящих в ее состав видов использовались для моделирования климатических условий и растительности того времени. Результаты у разных исследователей различные. Наиболее широко распространенная точка зрения о природных условиях позднего вюрма – господство на протяжении большей части Северной Евразии открытых ландшафтов с суровым или даже экстремальным климатом. В отечественной литературе эту территорию называют тундростепью или перигляциальной гиперзоной и считают характерным для неё широчайшее распространение многолетнемерзлых почвогрунтов и резко континентальный климат (Величко, 1973; Пуннинг, Раукас, 1985 и др.). Однако, еще И.Д. Черский (1891), на основе изучения богатейшей фауны конца плейстоцена на острове Б. Ляховский (Новосибирские острова), считал, что климатические условия ее обитания были благоприятнее современных. А.Я. Тугаринов (1929) полагал, что экологические потребности видов смешаной поздневюрмской фауны удовлетворялись в травяных экосистемах открытых ландшафтов в условиях криоаридного климата; лесные экосистемы занимали речные долины. В качестве ближайшего аналога условиям позднего вюрма им приводился пример севера Центральной Азии, где степи смыкаются с альпийской тундрой, а лес распространен мозаично лишь по отдельным участкам. Сходные взгляды высказывались и значительно позже (Формозов, 1969 и др.). Несмотря на то, что данных о продуктивности растительного покрова в позднем вюрме нет, ряд авторов проводили прямые аналогии между продуктивностью «мамонтных» пастбищ и продуктивностью современных африканских саванн (Верховская, 1988; Пучков, 1992).

Смешанный или гетерогенный характер отмечался также и для позднеплейстоценовой флоры. В одних и тех же спорово-пыльцевых спектрах позднего плейстоцена зарегистрированы современные тундровые, степные и лесные виды (Дорофеев, 1957, 1963; Юрцев, 1976; Гричук, 1989; Украинцева, 1982, 1996). Для этого периода характерна малая доля пыльцы деревьев и кустарников и большая доля пыльцы трав, главным образом, из семейств злаков, маревых и гвоздичных, из рода полыней, а также кустарничков из родов *Ephedra* и *Dryas*. Причем среди древесных видов максимальная доля пыльцы в спорово-пыльцевых спектрах приходится на г-стратеги: представителей родов береза, ива и сосна (Гричук, 1989 и др.).

Смешанный характер флоры и фауны конца плейстоцена, доминирование крупных фитофагов, ограниченное развитие древесных видов и господство трав привело исследователей к некоторому уточнению представлений об особенностях «гиперзоны». В качестве ее наиболее существенной черты они отмечали наличие открытых нелесных ландшафтов и господство злаков, которые и в большинстве современных травяных экосистем создают наибольшую первичную продукцию (Абатуров, 1986). Эти ландшафты получали разные названия, воссоздающие физиономически сходный образ открытых пространств: «тундростепи» (Марков и др., 1965; Величко, 1973; Долуханов, Пашкевич, 1977), «лесолугостепи» (Левковская, 1974), «вюрмские криогенные степи и лесостепи» (Калякин, 1979, 2001).

Представления о степени воздействия видов-эдификаторов позднего вюрма на растительный покров, об их роли в формировании позднеплейстоценовых ландшафтов развивались в результате использования метода био-

логических и экологических аналогов (Owen-Smith, 1987; Пучков, 1989, 1992 а,б; Антипина, Маслов, 1994; Калякин, 1997, 1999, 2001; Смирнова и др., 2001а, б), что стало возможным в результате углубленного изучения средообразующей деятельности современных африканских слонов и других обитателей саванн (Гржимек, Гржимек, 1976; Насимович, 1975; Африканские..., 1997 и др.). Слонов и других хоботных относят к ключевым видам или даже к суперключевым видам («ecological key stone, or superkeystone species») пастбищных экосистем (Shoshani et al. 2001), а Г. Хайнес (Haynes, 2001), одновременно широко использует термин «elephant landscape» – «слоновый ландшафт» (The World of Elephants, 2001).

Мамонты, как и современные слоны, уничтожали кустарники, подрост и взрослые деревья (по р. Саронера в Серенгети слоны ежегодно уничтожают и повреждают до 30% деревьев). Совместно с другими видами крупных фитофагов – бизонами, турами, сайгаками, овцебыками, шерстистыми носорогами, лошадьми, куланами, а также различными видами оленей – мамонты постоянно воздействовали на травяной покров и почву, а в зимнее время и на снежный покров. Их стада при сезонных миграциях расселяли зоохорные виды растений. Селективное воздействие выпаса различных видов фитофагов, неравномерность вытаптывания, предпочтение ими различных местообитаний и миграционных маршрутов способствовали интенсификации биогенных процессов и увеличению мозаичности вюрмских степей. В результате растительность позднего плейстоцена на большей части Северной Евразии не имела четко выраженного лесного пояса в привычном для нас виде. Огромное средообразующее воздействие растительоядных видов мамонтового комплекса (и в первую очередь, самого мамонта) подавляло развитие древесных видов на плакорах, создавая преимущества для травяных сообществ. Необходимо иметь в виду, что поздний вюрм – это время максимальной за весь плейстоцен регрессии океана, до – (130÷140) м (Геологическое..., 1969; Брэкер, Ку, 1974; Дервянко, 1984; Пуннинг, Раукас, 1985; История гидросферы, 1998), и максимального же эрозионного вреза гидросети и расчлененности рельефа, что также обуславливало увеличение мозаичности поздневюрмских ландшафтов. Позднеплейстоценовый растительный покров не был похож на современный: открытые пространства плакоров сочетались с лесными участками, были широко представлены экотонные сообщества.

2.1.2. Основные события плейстоцена и гипотеза покровных оледенений

Уже почти два столетия существуют две версии причин природных изменений, произошедших в плейстоцене: дрейфовая гипотеза Ч. Ляйеля и гипотеза гигантских покровных оледенений Л. Агассиса (об истории их возникновения см.: Пидопличко, 1946; Марков и др., 1965; Троицкий, 1975; Имбри, Имбри, 1988). М.В. Ломоносов в 1763 г. (1949, с. 48) так формулировал суть дрейфовой гипотезы: «морозы и льды показывают силы свои паче над каменной твердостью, и земля от них, а паче от льдов, много чувствует перемены. Надменные преизобилием вешних вод великие реки поднимают тяжкие свои зимние кровли и, отрывая части от берегов, тянут на себе вниз бы-

стриною. Упирая, отираясь и ударяя в берега безмерными силами, подрывают и опровергают крутые яры, и немалые островки сдирают, ломаясь при том и сами с великим шумом. Отставая от берегов, отрывают от гор и далеко с собою вниз относят вмерзлые в них зимою камни». По наблюдениям 1771 г. на р. Курье (притоке Северной Двины) И.И. Лепехин писал: «Если посмотреть на берега и окружающие их низменные места, то великое множество увидим на них камней, которые тут родиться не могли. Такими пришельцами снабждает большую частью весенний лед, который вмерзшие в него камни, иногда и великой тяжести, с природного уносит места по отдаленным раскидывает берегам» (1814, с. 304).

Эти публикации остаются неизвестными на Западе и там «отцом» дрифтовой теории признается Ч. Ляйель, выдвинувший ее в 1833 г. В противовес ему Л. Агассис в 1837 г. выдвигает другую гипотезу, которая дает иное объяснение разному эрратическим (т.е., блуждающих, чужеродных) валунов и их исчерченности. В своем докладе (Невшательском трактате) он утверждает, что такие валуны «представляют собой одно из главных доказательств и прошлого оледенения гор, и специфического – ледникового – периода в истории Земли» (Имбри, Имбри, 1988).

Таким образом, основа и исходный пункт этих гипотез – разная трактовка образования и разнеса эрратических валунов (и иного эрратического материала) и появления на них штриховки:

- дрифтовая гипотеза основным фактором разнеса (или дрифта) признает айсберги, морские, озерные и речные льды;
- ледниковая гипотеза – ледники, причем не только горные, но и покровные, которые доставляли в прошлом эрратический материал вплоть до юга Русской равнины, т.е. на сотни километров от Скандинавского щита (Марков и др. 1965 и др.) или даже на многие сотни километров от Новой Земли (Величко, 1980, 1989; Грибченко, 1980; Гросвальд, 1983, 1999).

«Еще каких-то двадцать тысяч лет назад Земля пребывала в жестоких объятиях ледникового периода. Гигантские массы льда, получавшие непрерывное пополнение из арктических бастионов холода, медленно наступали на юг, безжалостно погребая под собой леса, равнины и горы. Действие льда наложило неизгладимый отпечаток на земную поверхность, так что и сейчас, через тысячи лет после конца оледенения, его следы безошибочно распознаются в облике ландшафтов. Температура воздуха тогда резко снижалась, а земная кора районов, на которые надвигались ледниковые покровы, испытывала прогибание. В то же время количество воды, изымавшейся из гидросферы для формирования этих покровов, было столь велико, что уровень Мирового океана снизился более чем на сто метров, превращая в сушу огромные пространства континентальных шельфов, ...древнее оледенение охватывало не только области и районы, в которых ледники существуют и сегодня, но еще не менее тридцати миллионов квадратных километров суши, лежащей за их пределами...» (Имбри, Имбри, 1988, с. 11–12). Цитированный отрывок очень типично для представителей сторонников ледниковой гипотезы реконструирует в общих чертах обстановку 20-тысячелетней давности, т.е. обстановку последнего наименее мощного вюрмского (или валдайского) оледенения (Марков и др., 1965; Флинт, 1967; Величко, 1973; Гросвальд, 1999 и др.). Хотя объемы, площади, длительность существования и число оледенений, по представлениям разных авторов различно (от одного –

по Громову, 1948, до семнадцати – по Боуэну, 1981), все же большинство гляциалистов описывают на протяжении плейстоцена четыре оледенения для Западной Европы («альпийская» схема А. Пенка и Э. Брюкнера, разработанная в начале XX в. для Альп) и три – для Русской равнины (Марков и др., 1965; Величко, 1973, 1980 и др.). Альпийская последовательность оледенений – гюнц, миндель, рисс, вюрм – многими авторами экстраполируется и на другие территории, где они получили иные названия. Для Европейской России «трем последним соответствуют окское, днепровское (с московской стадией) и валдайское (с двумя или более стадиями) оледенения» (Данилов, 1998, с. 190).

Известно, что уровень Мирового океана подвержен периодическим колебаниям с различной амплитудой, причем максимальная регрессивная фаза за весь плейстоцен (0,7–0,8 млн лет назад) приходилась на 22–21 тыс. лет назад, когда уровень океана снижался в среднем на 130 м (от 100 до 140 м) (Пуннинг, Раукас, 1984; Данилов, 1989; Геологическое..., 1968 и др.). Приведенная выше реконструкция площади поздневюрмских покровных ледников (не менее 30 млн км²) опирается в своих расчетах на минимальную оценку регрессии (100 м). Другие расчеты исходят из максимальной оценки (140 м), и, согласно им, площадь поздневюрмских покровных оледенений должна была составлять около 36 млн км² в Северном полушарии. Это так называемый Панарктический ледниковый покров, занимавший Арктический бассейн и напозлавший оттуда на северные материки (Гросвальд, 1999; Hughes et al., 1977). Расчеты проводятся очень просто. Поскольку, по представлениям сторонников ледниковой гипотезы, уровень океана снижается только за счет аккумуляции воды дополнительными к современным ледниками, то на основе этих данных определяется объем льда (при 140-метровой регрессии он составляет 56,7 млн км³), а затем, исходя из того, что мощность ледовых покровов составляет около 2–3 км, рассчитывается площадь ледников. По результатам таких расчетов примерно 76% территории Европы во время рисского оледенения находилось под покровом льда (Марков и др., 1965; Флинт, 1967), а при последнем вюрмском оледенении все острова Арктики и Арктический бассейн (21–17 тыс. л.н.) находились под куполом Панарктического ледника (Гросвальд, 1999 и др.). Исходя же из размеров конкретных ледников (вернее, соответствующих виртуальных моделей), рассчитываются необходимые для их формирования и последующего распада климатические параметры (Изменение..., 1999 и др.).

Широчайшее применение для реконструкции палеоклимата получил изотопно-кислородный метод (Emiliani, 1958). Параллельно нарастающему разнообразию методов исследования плейстоцена, прослеживается явная тенденция все более дробной его периодизации (Боуэн, 1981 и др.). Согласно современным палеорекострукциям (Зубаков, 1990; Изменение..., 1999), последнее оледенение конца плейстоцена имело место между 20–18 и 16–15 тыс.л.н. И.Д. Данилов (1998, с. 198) резонно указывает, что в этом «случае предполагается, что огромные ледниковые покровы возникали, развивались и деградировали за невероятно короткое время – порядка всего 5 тыс. лет», к тому же «площадь древнего оледенения Северной Америки предполагается сверхогромной – 18 млн км². И оно должно было в силу непонятных причин развиваться и исчезать многократно, тогда как рядом ста-

было существовал сравнительно небольшой Гренландский ледниковый покров несоизмеримо меньших размеров (1,8 млн км²), и он почему-то ни разу существенно не деградировал и полностью не растаял. Нелогичность этого сочетания очевидна».

2.1.3. Основные противоречия ледниковой гипотезы

Главные вопросы, стоящие перед ледниковой гипотезой:

- как формировались столь громадные ледниковые покровы за незначительные промежутки времени;
- как в условиях расчлененного рельефа покровные (!) ледники перемещали на колоссальные расстояния моренный материал.

В рамках ледниковой гипотезы ответов на эти вопросы нет, поскольку многочисленные попытки связать развитие покровных ледников с галоупирующим в последней половине плейстоцена климатом (Зимы..., 1982; Зубаков, 1990 и др.) неизменно упираются в столь же неразрешимый вопрос о причинах этого климатического галоупирования. Последний вопрос к настоящему времени не имеет корректного решения.

Представления о гигантских покровных оледенениях исходно основаны на следующих допущениях:

- любой эрратический (чужеродный, приносной с другой территории, не местный по своему происхождению) материал (валуны, гравий и т. д.), обнаруживаемый, например, на равнинах Европы, мог транспортироваться туда только при движении покровных ледников;
- поскольку образование ледника невозможно без соответствующих климатических условий, допускается, что во времена формирования гигантских покровных оледенений (ледниковые эпохи, ледниковья) климат испытывал катастрофические изменения в сторону похолодания;
- на образование гигантских покровных оледенений требовались соответствующие объемы воды, которые изымались из Мирового океана, вследствие чего его уровень понижался (регрессии); при разрушениях этих оледенений вода пополняла Мировой океан и его уровень повышался (трансгрессии, межледниковья), климат становился теплее.

1. Гипотеза гигантских покровных оледенений опирается на представления о катастрофических изменениях климата на земном шаре в ледниковые эпохи.

Представление о возможности катастрофических колебаний климата зиждется на допущении, что в плейстоцене глобальный климат достигал некоего «ледникового порога» и находился в крайне неустойчивом состоянии; достаточно было малейших флуктуаций (например, в рамках астрономических ритмов Миланковича, суммарный эффект которых меньше обычных межсезонных колебаний; Джон, 1982 и др.) для его поворота на очередное то «ледниковье», то «межледниковье» (Зимы..., 1982; Зубаков, 1990 и др.). Не говоря об необоснованно виртуальном характере подобных моделей, необходимо рассмотреть те реальные механизмы, которые объективно противостоят такого рода сценарию.

Для образования любого ледника необходим определенный баланс между температурой и влагой, от конкретного соотношения которых зависят приход и расход (таяние) твердых осадков. Водяной пар, содержащийся в

земной атмосфере, имеет различную концентрацию при разных условиях. Содержание его у земной поверхности может колебаться от 3% в тропиках до $2 \times 10^{-5}\%$ в Антарктиде, причем с высотой оно быстро убывает. К тому же формирующийся ледник становится мощным фактором иссушения проходящих над ним воздушных масс, поскольку он становится ядром кристаллизации влаги. Уже по этой причине формирование даже весьма ограниченных по площади горных ледников на островах евразийской Арктики носило асинхронный характер (Говоруха, 1981), так как для их питания всех разом просто не хватало атмосферной влаги. Именно поэтому в Гренландии (а также в Антарктиде и на Гималаях) среди окружающих льдов сохраняются нунатаки – свободные ото льда и снега вершины. Снеговая граница – это та изогипса в конкретном пункте, выше которой приход твердых осадков превышает их расход за счет их таяния, испарения и сдувания. Высота снеговой границы колеблется в условиях Земли от уровня моря (некоторые прибрежные районы Антарктиды) до 7 тыс. м над уровнем моря на Тибете. Даже в Арктике высота снеговой линии заметно варьирует. В высокоширотной Арктике она составляет 280–350 м на Земле Франца-Иосифа, 350 м на о-ве Виктория, 300–450 м на Северо-Восточной Земле, от 300 до 600 м на Северной Земле (Короткевич, 1972), тогда как в низкоширотной Арктике (на юге Гренландии) уже более 1000 м над уровнем моря (Атлас Арктики, 1985). На 48° с.ш. (широта Киева, лежащего почти на уровне моря) снеговая линия по законам радиационной зональности должна располагаться между 1-м и 7-м км над уровнем моря, поэтому для того чтобы здесь существовал ледник, необходим был ультраантарктический климат, которого на месте в Киеве никогда не было даже по представлениям гляциалистов.

Сколь мощным фактором резкой континентализации климата выступают даже ограниченные по площади ледники, показывают следующие примеры. Узкой полосы Гималайских ледников (средняя ширина лишь 16 км) достаточно для того, чтобы проходящие над ними воздушные массы тропического муссона с акватории Индийского океана теряли практически всю содержащуюся в них влагу. Если в ряде районов западного макросклона Гималаев годовая сумма осадков превышает 20 000 мм (максимальная на Земле), то на Тибете она не выше 60 мм.

Даже крайне малые по площади горные леднички в Норвегии являются причиной резких перепадов суммы осадков (Хольтедаль, 1958) на небольшой территории.

Так почему же при катастрофическом похолодании климата в любое ледниковье и при естественном снижении испарения воды в северной Атлантике возникавшие ледники утрачивали функцию континентализации и могли разрастаться благодаря этому до невообразимых размеров? Подобное явление представляется совершенно противоестественным.

2. По расчетам А.И. Воейкова (1884) для того, чтобы край Скандинавского ледника мог достигать юга Русской равнины, ему был необходим купол высотой в 18 км (только при этом условии достигалось бы необходимое давление, при котором ледник способен был бы «дотекать» до Русской равнины). Образование подобного ледникового купола, невозможно по той причине, что на значительно меньшей высоте (даже на Гималаях) в атмосфере уже нет влаги.

3. Не известно ни одного исследования, в котором бы объяснялось, каким образом покровный ледник может транспортировать эрратический материал по пересеченной местности на многие сотни километров, ведь и фронтальная часть ледника и его подошва представляют собой зоны абляции, т.е. разрушения ледника. Реальный пример – «донской ледниковый язык». Его границы проводятся по наличию в суглинках донской морены мелкой эрратической гальки новоземельского, тиманского или уральского происхождения, хотя ее объемное содержание в «морене» в среднем не более 0,01%. Породы такого типа, по замечанию Ю.Н. Грибченко (1980), не могут быть руководящими, но несмотря на это, и он сам, и А.А. Величко (1980), интерпретируют их как морену новоземельского (!) ледника. С гляциалистических позиций наличие эрратической гальки в суглинках «донской морены» остается необъяснимым.

4. С позиций ледниковой гипотезы считается, что именно экзарация (т.е. разрушительно-механическое воздействие ледника на его ложе) – причина активизации седиментационных процессов (осадконакопления) на дне морей и океанов. Так, усиление седиментогенеза в позднем вюрме, фиксируемое при изучении колонок донного грунта из северо-западной Атлантики, трактуется как свидетельство деятельности Лаврентийского ледникового щита (Бараш и др., 1987). Но такого же порядка усиление седиментогенеза для этого же периода отмечено и на подводных конусах выноса Амазонки, Конго и Нигера, что не может быть связано с работой ледников.

5. Для определения направления движения последнего ледника сторонники ледниковой гипотезы используют данные об ориентации гальки, содержащейся в слоях соответствующей ему «морены» и по результатам таких исследований публикуют карты (Астахов, 1976; Пуннинг, Раукас, 1985). Предметное знакомство с реальными ледниками (в отличие от виртуально моделируемых сторонниками ледниковой гипотезы) на Шпицбергене, Земле Франца-Иосифа и на Новой Земле дает основание утверждать, что их морены состоят из гравелистой гальки, не имеющей длинных осей: она имеют форму, промежуточную между кубической и сферической. Более того, морена ледника в губе Архангельской (западное побережье Северного острова Новой Земли) представляет собой настолько неправильное холмистое образование, что даже если бы ледник и формировал по какой-то неизвестной причине гальку вытянутой формы, ее хаотическое расположение не могло бы указывать направление ее движения. Этот ледник интересен еще в одном отношении. В отличие от иных известных ледников Новой Земли, он не «ныряет» в море и не оканчивается перед ним, а располагается на суше, которая дальше переходит в полуостров Личутина. Его конечная морена, от которой его фронтальная часть отстоит на 1,0–1,5 км, – это морена его максимального (!) на запад продвижения, т.к. ни малейших следов остатков морены, ни следов деятельности ледника на п-ве Личутина нет.

Это с очевидностью показывает, что никакого невероятного по мощности ледникового купола на Новой Земле, как и мифического Панарктического ледникового покрова, не было. В пользу этого заключения можно привести данные донных съемок Печорского моря (Матишов, 1977) об отсутствии там каких-либо ледниковых отложений.

6. Фиксируемые во многих северных районах современные поднятия суши однозначно трактуются сторонниками ледниковой гипотезы как гляцио-

эвстатические (Серебрянный, 1980; Имбри, Имбри, 1988; Гросвальд, 1999), но вертикальные движения литосферных блоков происходят и в тропическом поясе (Кукал, 1987), что никак не может быть связано с воздействием ледников.

7. Поскольку по представлениям гляциалистов колебания уровня океана обусловлены формированием (при регрессиях) и распадом (при трансгрессиях) оледенений, наименьший по мощности вюрмский ледник, соответствовавший максимальной за плейстоцен регрессии (до -130 до -140 м), представляет собой в рамках ледниковой гипотезы неразрешимую загадку.

8. Для ледниковых эпох (особенно для позднего вюрма), климат которых по оценке А.А. Величко (1973, 1980) даже на Украине соответствовал современному центральнаякутскому, где среднеянварские температуры не выше -40 °С, было характерно формирование мощных толщ лёсса в полосе от 55° до 24° с.ш. (Кригер, 1965). В вюрме лёссовые частицы выпадали на ледяном щите Антарктиды в десятки раз интенсивнее, чем теперь (Котляков, 1994). В то же время установлено, что истинные лёссы, как правило, формируются в областях со средней январской температурой до -10 °С и никогда в тех районах, где она ниже -20 °С (Кригер, 1965), т.е. реконструкции климата, проводимые в рамках ледниковой гипотезы, не соответствуют условиям формирования лёсса, который активно формировался именно в позднем вюрме, что известно по громадному количеству разрезов на обширных территориях. Поэтому, необычайная суровость вюрмского климата в районах, лежащих к югу от 55° с.ш., сильно утрирована.

9. Один из доводов сторонников ледниковой гипотезы в пользу крайней суровости поздневюрмского климата – наличие максимально далекого продвижения на юг (почти до берегов Черного моря) многолетнемерзлых пород (Величко, 1973). Возникает резонный вопрос, почему при более ранних (окском и днепровском) и более мощных оледенениях, продвигавшихся на юг на несколько сот километров далее, чем валдайский ледник, мерзлота не продвигалась на юг хотя бы столь же далеко. Пытаясь объяснить это противоречие, А.А. Величко (1980, с. 17–18) утверждает: «...прямой причинной связи между степенью развития оледенения и интенсивностью похолодания во внеледниковой природе не было. Главный пик похолодания приходится на эпоху последнего наименее развитого валдайского (вюрмского) оледенения, к тому же на его вторую половину, когда ледник находился в стадии деградации». Далее он поясняет, что в условиях крайне континентального (центральнаякутского, как уже сказано выше) климата для образования более мощного вюрмского ледника не хватало влаги. Но это порождает новые вопросы:

- почему именно в позднем вюрме, при максимальной в плейстоцене регрессии, а, следовательно, при минимальном водо- и теплообмене между Арктическим бассейном и Атлантикой и, в силу этого, отеплении последней (Эндрюс, 1982) и активизации с ее поверхности испарения, создался вдруг особый дефицит влаги;

- как мог существовать днепровский ледник, достигавший 48° с.ш. при менее суровом климате, чем поздневюрмский (аналог центральнаякутского), на этой широте? Для его существования в столь южном радиационном поясе необходим был буквально ультраантарктический климат.

10. Присутствие в фауне позднего вюрма на Русской равнине видов, ныне обитающих в тундровой зоне (леммингов, песцов), многими авторами

расценивается как свидетельство крайне сурового приледникового климата в соответствующих районах, хотя в настоящее время южные границы ареалов этих животных далеко отстоят от собственно приледниковых районов высокой Арктики, а представители рода *Lemmus* и вообще не проникают в высокие широты. Существующая же специфически высокоарктическая фауна включает всего несколько видов мелких беспозвоночных. Весьма показательно при этом, что ни один из ее представителей фактически не выходит за пределы высокой Арктики. Их нет ни в наиболее северных материковых тундрах, ни в альпийско-гольцовом поясе (Бабенко, Булавиццев, 1997; Макарова, 2000).

11. Несмотря на неоднократно возникавшие гигантские покровные оледенения, в каждое последующее межледниковье на освободившихся от ледников пространствах весьма быстро формировался живой покров, состоявший, с минимальными потерями, из флоры и фауны предшествовавшего межледниковья (Дорофеев, 1963; Девятова, 1972; Гричук, 1989 и др.). Большинство гляциалистов считает, что флора и фауна восстанавливалась каждый раз за счет миграции видов из рефугиумов, сохранявшихся далеко на юге (Гроссет, 1979; Геологическое..., 1968; Троицкий, 1975; Гричук, 1989; Любин, 1989 и др.). При этом не учитываются два очень важных обстоятельства:

- даже современная, наиболее обедненная за плейстоцен, флора – это сотни видов с разными биологическими и экологическими особенностями, разными возможностями расселения

(Как такие сложнейшие системы, как флора и фауна, могли каждый раз и за минимальное время почти без потерь восстанавливаться, чем и обеспечивалось преемственное их развитие на протяжении всего плейстоцена, остается совершенно неясным. Сторонники ледниковой гипотезы приводят данные о скоростях расселения различных видов растений, совершенно не соответствующие их реальным возможностям. Г.А. Елина (1981) пишет о распространении лесной растительности со скоростью 0,4 км/год, С.Л. Троицкий (1975) – до 0,5 км/год, М.И. Нейштадт (1957) о распространении лещины со скоростью 1 км/год, Н.В. Кинд – о распространении дуба со скоростью до 10 км/год (!) и т.д., что никак не согласуется с данными о действительных темпах распространения растений. Необходимо особо подчеркнуть, что освоение нового пространства каждый раз осуществляется особями следующего поколения. Так, например, для развития особей большинства видов восточноевропейских лиственных и хвойных деревьев от прорастания семян до половозрелого состояния и формирования семян, проходит несколько (много) десятилетий. Учет этого неопровержимого факта существенно меняет приведенные выше расчеты и показывает, что скорости распространения лесных растений на порядки меньше (Удра, 1988; Коротков, 1992; Кожаринов, 1995), чем указывают сторонники гляциалистической гипотезы);

- необъяснимым в рамках ледниковой гипотезы остается факт существования десятков видов растений с реликтовыми ареалами (включая эндемиков) на территориях, якобы подвергавшихся сплошному оледенению (Хольтедаль, 1958; Васильев, 1963; Горчаковский, 1963; Юрцев, 1976)

(Само существование современных достаточно богатых флор (включая виды хвойных) на некоторых арктических и субарктических островах невозможно увязать с гипотезой сплошных оледенений на этих территориях (Толмачев, 1954; Клоков, 1963; Юрцев, 1972; Малахова, Серебрянный, 1993; Калякин и др., 1998)).

12. Представлениям о Панарктическом ледниковом щите (Гросвальд, 1983, 1999, и др.), существовавшем до конца плейстоцена и покрывавшем огромные территории северных материков, прямо противоречат многочисленные факты; степень оледенения Шпицбергена в вюрме принципиально не отличалась по мощности от современного оледенения этого архипелага

(Пуннинг, Раукас, 1985; Троицкий и др., 1985); оледенение Северной Земли в период обитания там мамонтов (24–11 тыс. л.н.) было менее мощным, чем в настоящее время (Макеев и др., 1979) и т.д.

В период предполагаемого существования Панарктического ледникового щита или даже минимального по объемам Новоземельского оледенения (по Величко и др., 1987) на территории предполагаемых ледников существовали достаточно разнообразные растительность и животный мир. Растительность о-ва Шпицбергена в позднем вюрме существенно не отличалась от современной (Троицкий и др., 1985). Растительный покров Новой Земли преемственно развивался с третичного времени (Малясова, Серебрянный, 1993; Калякин и др., 1997). На Северной Земле, помимо мамонтов и кустарниковой растительности (Макеев и др., 1979), в позднем вюрме встречались виды энтомофауны, которые в настоящее время обитают южнее, на материке (Макарова, 1999). Аналогичные данные имеются по о-ву Врангеля (Вартанян и др., 1992 и др.), Новосибирским и прилежащим мелким островам (Черский, 1891; Павлова, 1906; Колчак, 1907 и др.), о-ву Бегичева (Кузьмина, 1989) и прилежащей к последним участкам материковой суши – Таймыру и устью Лены – подтвержденные многочисленными радиоуглеродными датами (Kuznetsova et al., 2000, 2001; MacPhee et al., 2002; Sher et al., 2002). Особенно интересны данные по Новосибирским островам с их богатейшей для столь северного района мамонтовой фауной, непрерывно существовавшей здесь: с 55 тыс. л.н. до 9 тыс. л.н. – мамонт, до 2,4 тыс. л.н. – лошадь (Kuznetsova et al., 2001), до 2,9 тыс. л.н. – овцебык (Верещагин, 1971), по-видимому, сохранившийся на Таймыре до средневековья (Верещагин, 1959), как и лошадь в низовьях Колымы (Верещагин, 2002). В устье р. Оленек териофауна приобретает современный состав еще позже – в 17–18 веках (Калякин, 2002). Состав фауны конца плейстоцена на Новосибирских островах – мамонт, шерстистый носорог, бизон, овцебык, сайга, лошадь, лось, северный и благородный олени, пещерный лев, волк, песец, россомаха, белый и бурый медведи, сибирский и копытный лемминги, заяц (донской или беляк?) и, вероятно, як – а также найденные на них остатки растений – береза, ольха, кустарниковые ивы и ерник (Черский, 1891; Павлова, 1906) – свидетельствуют о существовании степей, в которых древесная растительность обитала в поймах рек. Недавно в дополнение к перечисленным видам млекопитающих на о. Б. Ляховский найдены костные остатки полевок Миддендорффа и красно-серой (Kuznetsova et al., 2000), причем наличие последней свидетельствует о произрастании на острове хотя бы разреженной лесной растительности.

13. Состав мамонтовой фауны был обусловлен не столько суровыми, сколько гетерогенными природными условиями. Смешанный характер флоры и растительности подчеркивался и сторонниками ледниковой гипотезы. В.П. Гричук (1989) выделял вокруг покровных ледников Восточной Европы три ландшафтные зоны: 1 – приледниковой растительности комплексного характера с участием элементов арктической, лесной и степной флоры, где имелись древесные виды; 2 – лесостепной растительности; 3 – ксерофитной растительности степного типа. Особое внимание обращает на себя первая из этих зон, поскольку в настоящее время, несмотря на многотысячекилометровую протяженность циркумполярной северной границы древесных видов, нет нигде ее непосредственного контакта с какими-либо покровными ледниками. Ситуацию, подобную описанной В.П. Гричуком, в настоящее время

можно наблюдать на крайнем юге и юго-западе Гренландии, где есть березовые редины между 60° и 61° с.ш., а ольха вдоль побережья поднимается на север до 65° с.ш. Однако вдоль этих берегов нет постоянного ледового покрова, и они даже в зимние месяцы испытывают отепляющее воздействие Атлантики. Снеговая граница проходит здесь на высоте более 1 тыс. м над уровнем моря, соответственно расположен и южный край Гренландского ледника. Кроме того, в настоящее время на равнинных территориях между северной границей древесных видов и ледниками высокой Арктики (даже они практически все горные) расположены зоны тундр и полярных пустынь, протяженность которых по меридиану достигает многих сотен километров, где древесные виды полностью отсутствуют. Почему 20 тыс. л.н. внутриматериковые покровные ледники на протяжении тысячелетий в значительно более южных широтах могли непосредственно соседствовать с «растительностью комплексного характера», «где имелись древесные виды», совершенно непонятно. Более того, пыльца и многочисленные макроостатки растений (Павлова, 1906) найдены в позднем вюрме не только у границ моделируемых ледников, но и на занимаемых ими площадях (северные острова Новосибирского архипелага), что, однако, не заставляет гляциалистов пересмотреть собственные представления.

14. Немалую «поддержку» сторонникам ледниковой гипотезы в создании ими соответствующих моделей оледенений оказывают, так называемые, «элементы арктической флоры и фауны», которые отнесены к этой группе видов ошибочно. Так, например, такие арктические элементы, как селягинелла остистая и в настоящее время распространена на юг до Карпат и до 56° с.ш. на Урале, виды рода дриада – до Карпат и Британских островов, карликовая березка – до Британии, Центральной Европы, Псковской, Московской, Нижегородской областей и Башкирии (Станков, Талиев, 1957; Wild Flowers..., 1996). Интересно отметить, что В.П. Гричук (1989) специально отметил отсутствие в пределах даже самой приледниковой зоны не только полярно-пустынных или арктических, но даже собственно тундровых группировок. Такие животные, как шерстистый носорог (Алексеева, 1990), мамонт (Калякин, Турубанова, 2001) и даже белый медведь (Верещагин, 1988) не могут быть индикаторами арктических условий (см. раздел 2.2.2); они так же, как песец и северный олень, регулярно совершают далекие зимние миграции (Пидопличко, 1954). Сохранившийся к настоящему времени только на крайнем севере Северной Америки овцебык во времена скифов был распространен и в южных степях (Жегалло и др., 2001; Калякин, 2001). Сказанное относится и к леммингам. В местонахождениях позднего вюрма Франции найдены остатки леммингов вместе с остатками не только сурков, сусликов и лесных полевок, но и садовой сони и сони-полчка, водяных полевок, мышовок и лесных мышей (Шалин, 1972). Аналогичные данные имеются по северу Украины (Пидопличко, 1954), Белоруссии (Калиновский, 1983; Мотузко, 1986), Владимирской области (Александрова, Цейтлин, 1965) и некоторых других районов (Громов, 1957; Алексеева, 1990; Калякин, 2001 и др.). Из спутников леммингов, в пределах поздневюрмского ареала последних, особый интерес представляет соня-полчок – обитатель широколиственных и смешанных лесов, основу питания которого составляют орешки бука и лещины, плоды диких плодовых деревьев (Огнев, 1947). На Среднем Урале вместе с другими видами позднепалеолитического комплекса, включая

леммингов сообитали дикобраз Виноградова (*Hystrix vinogradovi*) и, что особенно интересно, гималайский медведь (*Ursus thibetanus*) (Косинцев, Подопривора, 2003).

15. Широчайшее использование изотопно-кислородного метода при изучении донных осадков и стратиграфии гренландского и антарктического ледников привело к тому, что по изменению соотношений тяжелого и легкого изотопов кислорода за последние 0,7 млн лет выделяются 20 или 22 крупные изотопные стадии, а за последний млн лет – 24 или 25. «На основании особенностей отложения лёссов Центральной Европы в интервале последних 1,8 млн лет выделяется 18 оледенений. В результате климатический цикл оледенение–межледниковье (криохроны–термохроны) охватывает примерно 100 тыс. лет, соотношение между длительностью оледенения и межледниковья примерно 1:10» (Данилов, 1998, с. 191), т.е. на формирование и распад каждого гигантского ледника в среднем уходило по 10 тыс. лет. Такое положение должно существенным образом менять старые стратиграфические схемы. Однако при их корректировке сторонники гляциалистической гипотезы либо игнорируют новые представления, либо стараются непременно включить их в старые схемы, либо неподходящие для них факты просто игнорируют (гипотеза Панарктического оледенения совершенно не принимает во внимание множества известных биогеографических материалов).

Новейшие дробные классификации криохронов-термохронов плейстоцена, основанные на интерпретации изотопных данных, полученных по раковинам фораминифер из донных осадков, совершенно не согласуются с давно известным фактическим материалом, имеющимся по различным этапам плейстоцена. Согласно им, плиоцен-плейстоценовая трансгрессия океана сопровождалась существенным отеплением Арктического бассейна, о чем свидетельствует значительно более тепловодная фауна и проникновение далеко на запад тихоокеанских видов (Гурьянова, 1939; Полякова, 1997), наличие более разнообразной и теплолюбивой флоры на арктических островах (Павлова, 1906) и почти не трансформированные еще с позднего плиоцена флора и фауна на материке (Пидопличко, 1951, 1954; Гричук, 1989 и др.), что и давало основание В.И. Громову (1948) признавать только одно позднеплейстоценовое вюрмское оледенение, а другим авторам считать, что наиболее достоверные следы четвертичных оледенений северных материков имеются для последних 0,7–0,8 млн лет (Марков и др., 1965; Флинт, 1967).

Приведенные выше факты и соображения дают основание сомневаться в однозначности интерпретации данных изотопно-кислородных анализов. Вот что пишет по этому вопросу И.Д. Данилов (1998, с. 189): «Допущено, что соотношение O^{18} – O^{16} в раковинах планктонных и бентосных фораминифер отражает его содержание в морской воде времени обитания этих организмов. Лабораторными экспериментами установлено, что с понижением температуры воды в ней увеличивается содержание тяжелого изотопа кислорода O^{18} , и уменьшается легкого – O^{16} . Было сделано еще одно допущение, что в эпохи оледенений материков Северного полушария легкий изотоп O^{16} в больших количествах (быстрее) испарялся с поверхности океана и шел на постройку ледниковых покровов. Естественно, что в морской воде при этом должна была соответственно увеличиваться концентрация тяжелого

изотопа – O^{18} . Однако какой фактор был главным в определении изотопного состава морских вод: их температура или изъятие посредством испарения больших водных масс с легким изотопом – O^{16} остается неясным». (Далее мы еще вернемся к этому вопросу.) Он же указывает и на возможное воздействие многих других факторов (в частности, океанских течений) на содержание тяжелого изотопа кислорода.

Поскольку трассы и скорость течений на различных этапах трансгрессивно-регрессивных циклов океана не были постоянными, вряд ли можно всегда и однозначно судить о похолоданиях или потеплениях климата по содержанию в донных отложениях представителей холодноводной или тепловодной фауны. Не исключены и сценарии ингрессий холодных вод Арктического бассейна в Балтийско-Беломорский водоем (Пидопличко, 1956; Афанасьев, 1979), на Печорскую и Западно-Сибирскую низменность и прорыв вод из возникающих водоемов соответственно либо в Каспий, либо через Тургай в Арал, а далее в Каспий, что подтверждается как геологическими, так и биогеографическими данными (Гурьянова, 1939; Линдберг, 1955; Яхимович, 1962; Данилов, 1978, 1998).

Перечисленных противоречий вполне достаточно, чтобы подвергнуть сомнению правомочность ледниковой гипотезы. Существует и множество других вопросов, которые многократно высказывалось многими авторами (Пидопличко, 1951, 1954, 1956; Линдберг, 1955; Клоков, 1963; Васильев, 1963; Загорская и др., 1965; Афанасьев и др., 1979, Данилов, 1978, 1998; Удра, 1988; Чувардинский, 1998, 2001; Кузин, 2003 и др.) и пока не нашли удовлетворительного ответа в рамках ледниковой гипотезы.

2.1.4. Альтернатива гипотезе гигантских покровных оледенений

Далее изложены ответы на вопросы и противоречия в том же порядке, в котором они перечислены в 2.1.3. При этом представляется вполне достаточным опираться на твердо установленные данные, не подвергаемые сомнению и приверженцами гляциалистических представлений о периодических колебаниях уровня Мирового океана (История гидросферы, 1998).

1, 2 – ответы приведены на с. 64–65.

3. И.Г. Пидопличко (1956) приводит 32 фактора валунонакопления, включая «разрушение горных пород, перенос и накопление валунов ледниками»... и ...«перенос и накопление валунов гляциоаллювиальными водами». На стр. 195 он специально подчеркивает: «Так как в настоящее время нет ни одного ледника, который бы двигался при отсутствии уклона, т.е. по горизонтальной поверхности, то уже поэтому трудно предполагать, чтобы в прошлом были такие ледники, которые не зависели от этой физической закономерности». Большинство же факторов, так или иначе, связано с деятельностью различных природных вод, а наиболее дальние переносы осуществляются сезонными льдами (включая донный лед и береговой припай) рек, озер и морей при активном участии течений и ветров. Эти же факторы, а также прибойно-штормовые явления наиболее ответственны за окатку и штриховку валунного материала и за формирование различных форм, так называемого, ледникового рельефа, как экзарационного, так и аккумулятивного. По сравнению даже с наиболее активно скользящими горно-долинными ледниками (Кукал, 1987), ежегодно действующие перечисленные фа-

кторы производят значительно большую по объему и в пространственном отношении работу, поскольку горно-долинные ледники в подавляющем большинстве случаев не столько перерабатывают рельеф, сколько его консервируют.

Мелкая эрратическая галька, присутствующая в ничтожном количестве в «морене донского языка», скорее всего, принесена с Урала из бассейна Камы в один из тех периодов, когда камско-волжские воды по Манычу (или Хвалынскому проливу) скатывались с сезонными льдами и твердым стоком в низовья Дона. Подобные ситуации возникали неоднократно, а по указанному маршруту на юг могли прорываться воды Северного Ледовитого океана. С подобного события начинается, вероятно, акчагыльская трансгрессия Каспия (Яхимович, 1962; Данилов, 1998).

4. Аллювиальные процессы вообще (включая разнос валунов) и седиментогенез совершенно естественно и неизбежно значительно активизируются на регрессивных стадиях. Поскольку наиболее резкое за весь плейстоцен понижение базиса эрозии произошло в позднем вюрме, именно в это время наиболее сильно возрастала и энергия рельефа; активизировался эрозионный врез, образование и более дальний разнос валунного материала (в том числе и морскими льдами, поскольку возросший твердый сток в итоге поступает в береговые зоны морей), склоновые процессы и т.д. Несколько более активный седиментогенез в позднем вюрме на северо-западе Атлантики, чем в ее тропической зоне напротив устьев крупнейших рек (Бараш и др., 1987), также вполне закономерен, поскольку на северных территориях снос твердого стока обеспечивается и речными водами, и сезонными речными льдами, тогда как в тропиках последний фактор отсутствует. Кстати, если бы действительно существовал гигантский Лаврентийский ледник, твердый сток на тысячелетия позднего вюрма в значительной степени оказался бы в буквальном смысле замороженным.

5. Конечные морены ледников Шпицбергена, Земли Франца-Иосифа и Новой Земли состоят из гравелистой гальки довольно стандартного размера диаметром в несколько сантиметров, которая сформирована из обломочного материала, обработанного движущимися ледниками. Помимо отсутствия вытянутых галек, очень характерно отсутствие более крупного валунного материала (таковой характерен для боковых морен очень незначительного объема), тогда как обломочный материал, оказавшийся под ледником, перемалывается до состояния гравелистой гальки. Наличие же значительной доли вытянутой гальки весьма характерно для отложений, формирующихся речными и иными водными потоками, а их положение зачастую совпадает с направлением последних. Именно окатка текущими водами (временными и сезонными, в приливно-прибойно-штормовой зоне) идет весьма интенсивно и происходит очень быстро (Кукал, 1987), о чем свидетельствует наличие стеклянной гальки на многих пляжах.

6. О разнонаправленных и асинхронных вертикальных движениях различных блоков земной литосферы известно давно (Хольтедаль, 1958; Геологическое..., 1968; Кукал, 1987). Об этом же свидетельствует крайняя разноравненность морских террас на различных арктических островах: от 40–60–80 до 400 м и более (Четвертичный..., 1959). В немалой степени тектоника ответственна и за создание различных форм рельефа, которые гляциалистами однозначно трактуются как ледниковые, чему посвящена специ-

альная монография В.Г. Чувардинского (1998). И наконец, множество способов формирования якобы ледниковых форм рельефа и якобы ледниковых осадков описано значительно раньше, начиная с М.В. Ломоносова и И.Ф. Лепехина, до Г.У. Линдберга, И.Г. Пидопличко и более поздних авторов (Шукин, 1960; Кукал, 1987 и др.).

7. В течение мезозоя и раннего кайнозоя зафиксированы гораздо более мощные регрессии и трансгрессии океана, чем в плейстоцене: так регрессии в это время достигали –300 до–400 м (Афанасьев и др., 1979; Данилов, 1998). Нет абсолютно никаких данных о существовании за этот промежуток времени каких бы то ни было оледенений. Следовательно, колебания уровня океана происходили без какой-либо связи с гляциоизостазией, но развивались они значительно медленнее (Городницкий, 1985). Поскольку в течение плейстоцена наиболее мощная регрессия океана в позднем вюрме достигала –(130 ÷ 140) м, вполне логично допустить, что и она могла быть обусловлена не гляциоизостазией, а другими причинами. Наиболее вероятная причина более быстрых темпов трансгрессий–регрессий к концу кайнозоя – резкая активизация орогенеза (т.е. горообразования; см. Кукал, 1987), а, следовательно, вообще тектоники (Кривоуцкий, 1978; Афанасьев и др., 1988; История гидросферы, 1998). Но ведь и тектоника в первую очередь связана с процессами в земной мантии.

В связи с этим вопросом необходимо обратить внимание на следующий порядок величин, формирующих как мегаструктуру земной поверхности, так и емкость, а, следовательно, и уровень Мирового океана. При среднем земном радиусе 6371,032 км мощность континентальной коры варьирует от 35 до 70 км, океанической – от 5 до 10 км (в среднем 17,1 км), т.е. мощность земной коры составляет примерно 0,27% земного радиуса. Иными словами, земная кора – это тонкая пленка, покрывающая поверхность планеты. Объем Земного шара $1,083 \times 10^{12}$ км³, а объем Мирового океана $1,37 \times 10^9$ км³ (около 0,1% объема Земли). Объем современных ледников – почти 30 млн км³ (примерно 2% объема океана или 0,002% объема Земли). Сам порядок указанных величин и их соотношение дают основание полагать, что изменение емкости Мирового океана, как и процессы, протекающие в целом в земной коре, определяются в первую очередь теми процессами, которые происходят под границей Мохоровича, под которой сосредоточена масса вещества, более чем в 5 тысяч раз превосходящая массу вод Мирового океана и всех остальных вод земной поверхности, включая и ледники. К тому же на протяжении примерно 9/10 истории Мирового океана регулирование его объема и уровня происходило при полном отсутствии каких-либо ледниковых покровов.

О поведении земной мантии пока мы знаем явно недостаточно. Применение с 1992 г. дистанционной альтиметрии дало, однако, результаты, не ожидавшиеся еще 15 лет назад. Современный нулевой уровень Мирового океана оказался по данным Гаддардского космического центра США усредненной абстракцией. Наибольшие положительные отклонения от него – 66 и 68 м – в Северной Атлантике, максимально отрицательное (–112 м) – в экваториальной зоне Индийского океана к югу от Цейлона, что не может быть обусловлено гляциоизостазией. Но еще показательнее данные Гаддардского космического центра (История гидросферы, 1998) в том отношении, что согласно им, форма земного геоида и аномалии силы тяжести, вы-

численные для внетропической части Северного полушария, пространственно никак не коррелируют ни с размещением современных ледников, ни с площадями ледников смоделированных, ни с топографией морских глубин, ни с географией горных сооружений. Т.е. не тонкая пленка литосферы и особенности ее локальных участков, включая ледники, оказывая давление на глубинные слои, определяют рельеф океанического дна, его емкость и уровень океана, а глубинные процессы в недрах Земли оказываются в этом отношении неизмеримо более мощным фактором, что вполне согласуется и с новейшими представлениями геофизиков (Хаин, 2002 и др.).

8. Весьма показательно, что именно в позднем вюрме отмечается максимальная активизация процесса лёссовобразования: она является прямым следствием максимальной регрессии и максимального эрозионного вреза. При углублении гидросети на порядок на максимальной их фазе, объем материала рыхлых пород, доступный для лёссовобразования (Граман, 1932; Кийз, 1932; Кригер, 1965; см. также Ларичев, 1980 и Абрамова, 1994 – по многолетним данным Геологической службы Китая), возрастал только за счет углубления вреза на три порядка (за счет линейного роста и разветвления гидросети и расширения долин, поскольку имеется жесткая скоррелированность между глубиной и шириной долин равнинных рек, протекающих по рыхлым осадочным породам (Попов, 1977). Благодаря влиянию других факторов (усилению контрастности и континентальности климата, активизации склоновых процессов, неизбежно сопровождающих эрозионную фазу развития рельефа, меньшей закрепленности почвогрунтов в условиях пастбищных экосистем на громадных площадях плакоров вследствие постоянной жизнедеятельности многочисленных крупных фитофагов) условия для лёссовобразования становились еще более благоприятными. Поскольку сам этот процесс требует немало времени, к тому же сменившая регрессию трансгрессия развивалась в течение многих тысячелетий, совершенно естественна некая асинхронность между указанными событиями – регрессией и пиком лёссовобразования. Пик лёссовобразования несколько запаздывает и продолжается на различных территориях – от юга Русской равнины до юга Западной и Восточной Сибири – до начала атлантического периода голоцена (Колпаков, 1987; Пьявченко, 1983 и др.).

Естествен вопрос, почему же при более мощных регрессиях в более ранние времена не происходило столь мощного формирования лёссов, как в позднем вюрме. – По двум причинам: во-первых, в условиях значительно более влажного тропического или субтропического климата обнажающиеся вследствие эрозии участки очень быстро зарастали растительностью; во-вторых, само развитие регрессий шло гораздо медленнее, чем в позднем вюрме.

Псевдоморфозы, трактуемые как свидетельства наличия многолетне мерзлых пород на юге Украины и в значительно более северном районе (стоянка Сунгирь, Владимирская область) могут рассматриваться как последствия сезонных промерзаний (Гугалинская, Алифанов, 1998). Условия их формирования в позднем вюрме были более благоприятными. Этому способствовали: максимальный эрозионный врез и, как следствие, более активное появление трещин на береговых обрывах и усиление склоновых процессов; более континентальный климат, малоснежность которого усугублялась постоянным выпасом диких животных. Однако все это вовсе не свидетель-

ствуют об экстремально суровом климате, представлениям о котором явно противоречат многочисленные биогеографические данные.

9. На первый вопрос этого пункта частично уже дан ответ: более континентальный климат при максимуме регрессии просто неизбежен, но это вовсе не означает наличия какой-то ультразасушливой обстановки. Такого рода представлениям не соответствует и достаточное богатство фауны и имеющиеся данные по некоторым видам. Именно в позднем вюрме на Самарской луке, наряду с таким характерным для мамонтовой фауны видом, как желтая пеструшка (а немного севернее – и копытным леммингом), была наиболее многочисленна, по сравнению с более ранними и поздними временами, выхухоль. Поскольку этот зверек населяет обычно небольшие, хорошо прогреваемые водоемы с богатой фауной водных беспозвоночных животных, можно полагать, что недостатка в подобных местообитаниях не было. Более того, И.М. Громов (1957), изучавший эту поздневюрмскую фауну, считает, что именно в это время для выхухоли было весьма благоприятным отсутствие сильных и чрезмерно сильных паводков, которые для нее наиболее губительны. Показательно, что в позднем вюрме местная фауна включала и такие виды, как соню-полчка и степного удавчика, которые и сегодня в Саратовском Заволжье не проникают севернее, и что никак не согласуется с представлениями о каком-то невероятно суровом климате в этот период (дополнительно см. ниже пункт 12).

По второму вопросу можно лишь добавить, что представления о днепровском языке и о днепровском оледенении базируются исключительно на соответствующей, якобы, морене с определенным включением в нее эрратического материала скандинавского происхождения. Все же другие данные, даже по мнению сторонников ледниковой гипотезы, свидетельствуют о более мягких климатических условиях в это время по сравнению с поздним вюрмом (Величко, 1980 и мн. др.). Генезис днепровской «морены» на самом деле является водным и водно-ледовым (в плане транспортировки и накопления) и связан с громадным пульсирующим водоемом на месте современных Балтийского и Белого морей (Пидопличко, 1956; Афанасьев и др., 1978). На различных этапах своей истории этот водоем мог соединяться с океаном, либо становиться подпрудным (при возникновении последнего на регрессивной фазе Мирового океана, переполнявшие его воды при прорыве на запад сформировали типичную для водопадов ванну глубиной в 250 м, переходящую далее в Норвежский желоб – долину прорыва). Весьма вероятно, что сбросы или даже прорывы вод из указанного бассейна могли осуществляться и на юг в сторону Черного моря.

10. Именно на регрессивной фазе максимально углубленные и широкие речные долины были каналами проникновения на юг ныне более северных видов. Этому же способствовали господствовавшие на плакорах открытые и полуоткрытые ландшафты степей и лесостепей, а также расширение на юг границ Балтийско-Беломорского бассейна, имевшего на определенных этапах его истории в позднем плейстоцене субарктический гидрорежим. Его климатическое воздействие, однако, могло сказываться в относительно неширокой полосе (примерно до 100 км). В настоящее время значительно севернее, уже за 68° с.ш. аналогичное воздействие Карского моря проявляется на плакорах примерно в тех же пределах (Калякин, 1991).

11. При отказе от ледниковой гипотезы перестает быть необъяснимой преобладание развития флоры и фауны на протяжении всего плейстоцена. Обеднение палеоботанических данных за счет древесных видов по периодам «ледниковый» объясняется тем обстоятельством, что на соответствующих им регрессивных фазах и континентализации климата плакоры действительно еще более остепнялись, а лесная растительность сохранялась по поймам, значительно глубже (по сравнению с настоящим временем) врезанных речных долин. Поскольку при последующей трансгрессии еще более усиливались склоновые процессы, происходило активное погребение палеорусел на фоне все повышающегося базиса эрозии, снос и разрушение большей части фоссилий, а также их переотложение, поэтому даже при выявлении последних они малоинформативны. Следовательно, именно по регрессивным фазам (ледниковьям, по терминологии гляциалистов) мы преимущественно располагаем материалом, характеризующим лишь флору и фауну плакорных местообитаний. Искаженные фаунистические материалы дает и изучение палеолитических стоянок, так как на них в основном накапливались костные остатки видов, которые наиболее интенсивно добывались охотниками. Гораздо более представительны пещерные местонахождения, однако их нет на огромных по площади равнинных территориях. В пользу версии об успешном переживании лесных видов, включая и широколиственные виды деревьев, в течение вюрма на северных территориях свидетельствуют данные о том, что уже в раннем голоцене, около 9 тыс.л.н., на юге Норвегии были обычны смешанные дубовые леса (Хольтедаль, 1958), да и фауна моллюсков того времени у берегов северо-западной Норвегии не соответствовала более холодноводной, чем современная.

Однако помимо косвенных данных, появились непосредственные подтверждения того, что позднепалеолитический комплекс на Среднем Урале (пещера Махневская ледяная, 59°26' с.ш., 57° 41' в.д.) включал в своем составе такие виды, как дикобраз (*Histryx vinogradovi*) и гималайский медведь (*Ursus thibetanus*). Одновременно с ними найдены волк, пещерный лев, мамонт, лошадь, благородный олень, лось и бизон (Косинцев, Подопрigора, 2003), а сопутствующая фауна того же времени по всему Среднему Уралу включала также следующие виды: донской заяц, заяц-беляк, степной сурок, песец, лисица, бурый медведь, большой и малый пещерные медведи, *Martes sp.*, россомаха, горностай, ласка, европейская норка (?), хорь *Putorius sp.*, пещерная гиена, рысь, шерстистый носорог, северный олень, сайга и овцебык (Косинцев, 2001). В состав этого комплекса входили также мелкие млекопитающие: бурозубка (*Sorex*), пищуха (*Ochotona*), суслик (*Spermophilus*), тушканчики (*Allactaga* и *Allactagulus*), хомяки и хомячки (*Allocricetulus*, *Cricetulus* и *Cricetus*), лемминги (*Myopus*, *Lemmus* и *Dicrostonyx*), желтая и обыкновенная пеструшки, полевки – лесная, водяная, экономка, узкочерепная, темная и обыкновенная, – а также лесные мыши (*Apodemus*). П.А. Косинцев и И.Н. Подопрigора (2003) считают, что этот комплекс «в палеогеографическом отношении... соответствует широколиственным лесам» (с. 175). Добавим от себя, что исключительно смешанный характер этого комплекса свидетельствует о значительном разнообразии местообитаний Среднего Урала, несомненно включавшего и массивы широколиственных лесов. Авторы указывают также, что «географически ближайшей находкой позднеплейстоценового дикобраза является Алтай (Оводов, устное сообщение), а гима-

лайского медведя – Кавказ (Барышников, 1992)». Однако, недавно гималайский медведь найден в Иркутской области по верхнему течению р. Лена между 54° и 55° с.ш. и, по-видимому, на Алтае (Оводов, 2003). Совместное обитание леммингов вплоть до позднего плейстоцена с дикобразом и гималайским медведем – обитателем широколиственных лесов – ставит под сомнение правомочность использования леммингов как индикаторов чуть ли не арктических условий.

12. Впечатляющее разнообразие выявленной на Новосибирских островах позднеюрмской фауны представляется вполне естественным на фоне максимальной регрессии и максимального же расширения на север восточной части евразийского континента, сливавшегося широкой полосой суши с Северной Америкой, так как это создавало благоприятные возможности для расширения на север ареалов многих видов, о чем писал еще И.Д. Черский (1891). Действительно, континентализация климата в зимний период сочеталась с отеплением Северной Пацифики и усилением летних муссонов (Толмачев, 1954; Геологическое..., 1968; Feng et al., 1999; Калякин, 2003), что обуславливало наличие зимних пастбищ для крупных фитофагов и улучшало условия летней вегетации растительности. Более благоприятные условия на крайнем северо-востоке Евразии создавались и для водных обитателей: ряд видов облигатно-пресноводных рыб и моллюсков был распространен здесь в позднем вюрме значительно севернее, чем в настоящее время (Назаркин, 1992). Вероятно, в это же время аянская ель и лось достигают центра Камчатки, кедровый стланик – Командорских островов, ряд специфических для темнохвойной тайги растений распространяются на восток вплоть до Северной Америки; стеллерова корова получает возможность освоить побережья Северной Пацифики (в голоцене часть их трансформируется в острова – Командорские и Алеутские), а наземные животные через Берингию и по осушенным участкам материкового шельфа проникают на окраины Евразии, впоследствии ставшие многочисленными островами и архипелагами.

Позднее, уже в голоцене, в ареалах некоторых видов растений возникли прихотские разрывы (Толмачев, 1954), лось на Камчатке исчез, северные границы ареалов многих видов животных отступили на юг. Разумеется, что все это никак не сочетается не только с представлениями М.Г. Гросвальда (1983, 1999) о панарктическом ледниковом щите, но и с представлениями А.А. Величко с соавторами (1987) о новоземельском леднике.

13. Смешанный, гетерогенный характер позднеюрмской фауны вполне соответствует максимуму регрессивной фазы и наиболее расчлененному и разнообразному рельефу того времени, когда создавались наилучшие за плейстоцен условия для распространения по равнинным территориям таких исходно горных видов как, например, сурки, пищухи, серны, горные козлы и бараны, поползни, клушицы, альпийские галки. В течение голоцена ареалы большинства из них стали разорванными, мозаичными, и лишь немногие из них (степной сурок, малая пищуха, обыкновенный поползень) адаптировались в той или иной мере к равнинным территориям.

14. Фактически не нуждается в дополнительных комментариях.

15. При трактовке данных изотопно-кислородных анализов донных проб из Атлантики для обоснования соответствующих палеоклиматических реконструкций (Боуэн, 1981; Зимы..., 1982; Блюм, 1982; Величко, 1980; Бараш

и др., 1987; Зубаков, 1990; Изменение..., 1999 и др.) соотношение тяжелого и легкого изотопов кислорода всегда оценивается однозначно. Нам известна лишь одна работа (Данилов, 1998), в которой вполне обоснованно высказывается сомнение в оправданности подобного подхода. Представляется, что и в приложении к конкретному региону – Северной Атлантике – высказанные И.Д. Даниловым соображения также будут вполне уместны.

При максимуме позднеюрмской регрессии, который был достигнут примерно за 100-тысячелетний период – со 125 до 22 тыс.л.н. (Брэкер, Ку, 1974; Пуннинг, Раукас, 1985), водо- и теплообмен Северной Атлантики и Арктического бассейна становится за весь плейстоцен минимальным, чем и обуславливается максимальное выхолаживание Северного Ледовитого океана. В той же мере, в какой Северный Ледовитый океан (СЛО) недополучает тепло из Атлантики, ограничивается поступление в Атлантику арктических водных масс, что неизбежно должно вести к отеплению севера Атлантики, площадь акватории которой максимально сужается за счет осушения части окружающего шельфа (на отепление Атлантики в позднем вюрме обратил внимание Эндрюс, 1982). Указанные события неизбежно имели следующие основные последствия:

- активизацию испарения с акватории Северной Атлантики, при которой соотношение изотопов тоже неизбежно должно меняться за счет большего испарения легкого изотопа, вследствие чего концентрация тяжелого изотопа в водах Атлантики возрастала;

- изменение траекторий, а, вероятно, и скорости течений на стыке северной Атлантики и СЛО в силу существенно иной конфигурации северо-запада Европы: причленения к материк Британских и ряда мелких островов и осушения окружающего шельфа. В результате фораминиферы с холодными арктическими течениями возможно проникали дальше на юг Атлантики, чем в настоящее время. Усиление седиментации в позднем вюрме на северо-западе Атлантики (Бараш и др., 1987 и др.) могло быть обусловлено не только максимальной активностью эрозионных процессов из-за снижения базиса эрозии, но и оголением значительных площадей арктических шельфов, в значительно большей степени подвергавшихся речному и плоскостному размыванию и воздействию ветров. Показательно, что у атлантических берегов Западной Европы существенной активизации седиментации не отмечено (Бараш и др., 1987), что, на наш взгляд, и не удивительно, поскольку и современный речной сток здесь направлен в основном либо на север, где и осушалась основная часть европейского шельфа (на месте современного Северного моря) и где нередки находки сухопутной мамонтовой фауны (Гётчинсон 1899; Основы..., 1962), либо на юг – в Средиземное море.

В дополнение к сказанному относительно роли течений остается добавить, что наличие остатков представителей холодноводной фауны морских беспозвоночных в отложениях позднего плейстоцена Франции и Италии (Цейнер, 1963) вовсе не означает, что в этих районах и находились места их обитания. Отнюдь не исключено, что в свое время эти животные заносились течениями и погибали в несвойственных для них условиях более теплых акваторий, образуя своего рода кладбища. В то же время весьма показательно современное распространение ряда ракообразных исходно арктической фауны, центром происхождения и видового разнообразия которой является акватория морей Карского и Лаптевых, подвергавшихся, как и вся централь-

ная Арктика, наибольшему выхолаживанию в позднем вюрме. Часть этих видов имеют подвидовые формы с весьма своеобразными реликтовыми ареалами в некоторых озерах Северной Америки, в Ладожском озере, в Балтийском море, в некоторых озерах северной Европы, в Белом море и Чешской губе, в юго-восточной части Баренцева моря и в Каспии (Гурьянова, 1939), хотя основной ареал исходных видов – от Новой Земли до Берингова пролива и эстуарии крупных рек Восточной Сибири, впадающих в СЛО. Для ряда других почти циркумполярных видов характерен хиатус от Гренландии до Новой Земли. С этими данными согласуются и материалы, характеризующие условия позднего вюрма для большей части Баренцева моря.

Помимо уже приводившихся выше сведений об отсутствии в это время более мощных, по сравнению с современными, ледников на Шпицбергене и непрерывного существования на нем в позднем плейстоцене современного растительного покрова (Троицкий и др., 1985; Пуннинг, Раукас, 1985) и практически современной фауны моллюсков у северо-западных побережий Скандинавии (Хольтедаль, 1958), получен и датированный по радиоактивному углероду материал с западного побережья северной части о-ва Южный Новой Земли. В линзе морских отложений на высоте около 90 м над уровнем моря вблизи северного побережья губы Пуховой обнаружена богатая и практически современная по составу фауна моллюсков, имеющая возраст 17 тыс.л. (Калякин, 1995). Раковины двух высокоарктических видов, в настоящее время не обитающих в районе Вайгача, добытые из линзы морских осадков с высоты около 50 м над уровнем моря имели возраст 27 тыс. лет (определение возраста радиоуглеродным методом проведено Л.Д. Сулержицким).

В позднем вюрме в силу осушения громадных площадей восточносибирского шельфа, акватория Арктического бассейна значительно сужалась, снижалась соленость поверхностных вод, а термоклин, соответственно, был более выражен (Полякова, 2000). У ряда видов высокоарктических ракообразных появились солоноводные формы, некоторые из которых в дальнейшем адаптировались к пресноводным водоемам, и оказались способными преодолеть, скорее всего подпрудный на определенном этапе его существования, бассейн, возникший на значительной части севера Западно-Сибирской низменности. При переполнении этого бассейна его водами были выработаны долины прорывов – Тургайский пролив на юге и серия, до сих пор не загруженных твердым стоком, губ на севере – (от Байдарацкой до Енисейской и Хатангской).

Итак, основа гипотезы гигантских покровных оледенений – представление о том, что эрратические валуны, морены и другие формы рельефа и сопутствующие им отложения обязаны своим происхождением и разносом деятельности ледников. Зародившись на материалах наблюдений Луи Агассиса и некоторых его предшественников в Альпах, эта гипотеза, даже по отношению к оценке деятельности горно-долинных ледников, по сути оказывается чрезмерной. Она не принимает во внимание то обстоятельство, что и в горных условиях помимо ледников постоянно действуют, а порой и гораздо активнее, совершенно другие факторы: физическое и химическое выветривание горных пород, исходно поставляющее материал для его дальнейшей обработки и транспортировки постоянными и сезонными водными потоками, склоновыми процессами, оползнями, лавинами, селями, сезонными

речными льдами и береговыми наледями, эстафетно, год за годом, транспортирующими временно отлагающийся (к концу сезонных и дождевых паводков) материал разрушения горных пород все далее и далее от места его первичного образования.

Один из механизмов образования морен в горных условиях можно наблюдать в результате срыва всячего ледника в Кармадонском ущелье Северной Осетии. По мере его таяния большая часть образованной им морены будет перемещена селевыми потоками на еще более низкие гипсометрические уровни. Спустя тысячелетия, ее наличие вполне может трактоваться как свидетельство крайне низкого расположения ледников на северном макросклоне Главного Кавказского хребта со всеми сопутствующими элементами хорошо знакомых палеоклиматических реконструкций.

Влияние перечисленных выше факторов, постоянно действующих в горах, суммируясь за десятки и сотни тысячелетий, приобретает и соответствующие масштабы, несопоставимые с теми, представление о которых накоплено за краткий период регулярных наблюдений. При понижении базиса эрозии на 130–140 м интенсивность влияния многих из перечисленных факторов существенно возрастала, как и размеры площадей их проявления, однозначно трактуемые с гляциалистических позиций как свидетельства очередного оледенения. Это тем более относится к Скандинавии, где миграции горно-долинных ледников на фоне существенно менявшихся окружающих ее береговых линий создавали интегрированную картину геоморфологической работы как бы единого ледникового купола. Наличие же рядом пульсирующего бассейна (Балтики), границы которого временами были существенно южнее современных, и постоянный из года в год разнос материала разрушения горных пород из Скандинавии на европейские равнины однозначно трактовалось как свидетельство деятельности очередного оледенения.

Еще одним важнейшим положением ледниковой гипотезы является представление о следующей последовательности и обусловленности событий второй половины плейстоцена: очередное катастрофическое похолодание в глобальном масштабе (причины которого до сих пор чисто предположительны) провоцирует очередное гигантское оледенение (по объему значительно превосходящее современные оледенения Антарктиды и Гренландии и расположенное значительно южнее – вплоть до 48° с.ш. в Восточной Европе), которое обуславливает очередную регрессию, забирая у океана необходимую для формирования ледника воду.

На самом же деле (против чего не возражают и сторонники ледниковой гипотезы) события развивались в иной последовательности. Последняя вюрмская регрессия океана начинается около 125 тыс. л.н. и достигает пика к 22 тыс. л.н. (Брэкер, Ку, 1974; Пуннинг, Раукас, 1985; Данилов, 1998 и др.), причем климат большей части этого времени по многим данным (Громов, 1948; Пидопличко, 1951, 1954; Дорофеев, 1963; Гроссет, 1967; Геологическое, ..., 1968; Гричук, 1989; Верещагин, 2002 и др.) был мягче и теплее современного. Наибольшее же похолодание за плейстоцен вообще (Величко, 1973, 1980; Зубаков, 1990; Данилов, 1998 и мн.др.) приходится на 21–17 тыс. л.н. Понятно, что следствие не может на несколько десятков тысяч лет опережать причину.

Все приведенные выше данные позволяют высказать следующее предположение о временной и причинной последовательности событий позднего

плейстоцена. На фоне активизации орогенеза и тектоники в позднем кайнозое, обусловленной, по-видимому, процессами в мантии, развивается очередная последняя регрессия уровня океана, и базис эрозии снижается примерно на 130–140 м, что обуславливает увеличение площади материков, активизацию и углубление эрозионного вреза, параллельное нарастание контрастности и континентальности климата (но не столь гипертрофированное, как это представляется гляциалистам, и не в однозначно глобальном масштабе, а достаточно разнонаправленное для различных крупных регионов) и изменение соотношения площадей плакоров и гидросистем, местами некоторое увеличение площади и массы горно-долинных ледников и особенно подземного оледенения в наиболее северных и континентальных районах. Такова последовательность и причинная обусловленность событий на регрессивной стадии, а не наоборот.

На трансгрессивной стадии последних примерно 20 тыс. лет события развивались вспять, но примерно в 5 раз быстрее: площади материков сокращались, климат становился мягче и менее контрастным, преобладающими в развитии рельефа на огромных территориях становились процессы аккумуляции. Биогеографические события – последствия этих изменений – происходили не в столь широких масштабах и не так стремительно, как это представлялось еще совсем недавно (см. раздел 2.2).

Итак, геологические и геоморфологические данные свидетельствуют о том, что, так называемые, ледниковые формы рельефа могут иметь и иной (а не только ледниковый) генезис; например, они могут возникать при ледовых экзарации и транспортировке морскими, озерными и речными льдами (Линдберг, 1955; Пидопличко, 1956) или иметь тектоническое происхождение (Чувардинский, 1998; Кузин, 2003). Эти данные в значительной степени разрушают само основание ледниковой гипотезы, а, следовательно, и базирующиеся на ней палеоклиматические реконструкции (Величко, 1973; Изменение климата..., 1999). Но отрицание ледниковой гипотезы и якобы галолирующих в конце плейстоцена катастрофических колебаний климата (Пидопличко, 1954; Линдберг, 1955; Васильев, 1963 и др.) не раскрывает причин коренных перестроек живого покрова на громаднейших территориях, произошедших на протяжении голоцена.

На наш взгляд, для этого необходимо и достаточно исходить из твердо установленного факта колебаний уровня океана, но при этом необходимо также рассмотреть хотя бы основные последствия указанных колебаний для природной обстановки и живого покрова на различных фазах повторяющихся циклов регрессий–трансгрессий в дополнение к сказанному выше. На этом пути мы видим следующий сценарий былых событий.

2.1.5. Позднеюрмская регрессия Мирового океана и ее основные последствия

Позднеюрмская регрессия Мирового океана явилась причиной целого ряда последствий.

1. В процессе позднеюрмской трансгрессии изменялось соотношение площадей материков и морских акваторий: первые увеличивались, вторые сокращались. Соответственно этому на длительное время северо-восток Евразии соединялся за счет осушения шельфа с северо-западом Северной

Америки (см.: Берингия в кайнозое, 1976); береговая линия севера Евразии на значительной части отступала на сотни километров к северу; множество островов Восточной и Юго-Восточной Азии и северо-запада Европы становились на то или иное время продолжением соответствующих континентов. Возникла сухопутная связь между Европой и Африкой, между Балканским полуостровом и Малой Азией. Водо- и теплообмен между Северной Атлантикой и Северным Ледовитым океаном существенно ослабевали, а между Северным Ледовитым океаном и Северной Пацификой на длительное время полностью прекращались. Континентализация климата сочеталась с существенной перестройкой системы океанских течений и атмосферной циркуляции, с большей контрастностью глобального климата. Площадь акватории Северного Ледовитого океана уменьшалась, а изоляция его от Мирового океана увеличивалась. Осушение громадных площадей материковых шельфов в пределах Северного Ледовитого океана и северо-запада Европы и нарастающее выхолаживание и ледовитость в центральной части и в североамериканско-азиатском секторе имело огромное значение для климатической обстановки в высоких широтах северного полушария (Полякова, 2000).

По предположению Дж. Эндрюса (1982) мощное выхолаживание центрально-восточной части Северного Ледовитого океана сопровождалось потеплением акваторий Северной Атлантики. Активизация испарений с акваторий Северной Атлантики могла стимулировать рост горных и горно-долинных ледников (в Скандинавии, Исландии и Шотландии, на ряде островов Канадской Арктики), одновременно усиливалась геоморфологическая работа сезонного снежного и ледового покровов, снежных лавин и селей, оползней, наледей, мерзлоты и т.д.; все это суммировалось с последствиями углубления эрозионного вреза.

Прекращение массо- и теплообмена между СЛО и Северной Пацификой обуславливало отепление последней, на что обратил внимание еще А.Я. Тугаринов (1929), учитывал А.И. Толмачев (1955) и подтверждено новейшими данными (Feng et al., 1999). Последствие – продвижение на север (в наиболее холодную фазу плейстоцена по представлениям гляциалистов: Величко, 1973 и др.) многих видов растений и животных (Черский, 1891; Гётчинсон, 1899; Верховская, 1986; Кузьмина, 1985; Назаркин, 1992; Kuznetsova et al., 2000, 2001) на крайнем северо-востоке Евразии. Помимо отепления северной части Тихого океана (Геологическое..., 1968), этому способствовало осушение значительных площадей шельфа от района Северной Земли, где в это время – с 24 до 11 тыс. л.н. – обитали мамонты (Макеев и др., 1979), на восток до Канадского Арктического архипелага.

Сдвиг на север на сотни километров арктических побережий и отепление Северной Пацифики сопровождалось континентализацией климата в зимний период и усилением летних муссонов, что специально подчеркивалось А.И. Толмачевым (1955), поскольку имело важные биологические последствия и подтверждено новейшими исследованиями (Feng et al., 1999). Для многих видов это было благоприятно: более теплые и влажные условия летней вегетации сочетались с наличием доступных для крупных фитофагов зимних пастбищ, что отмечал еще А.Я. Тугаринов (1929).

Данные о поведении горных ледников в Альпах, начиная с 1880 г. (The Swiss Glaciers, 1993/1994, 1994/1995), показывают, что даже за столь малый

промежуток времени и на столь ограниченной площади горные альпийские ледники вели себя асинхронно. За сотни тысяч лет на фоне неоднократно менявшегося базиса эрозии возрастали и масштабы геоморфологических последствий развития горных ледников и общая площадь их проявлений, интегрированные результаты которых могут интерпретироваться неадекватно действительным событиям.

В позднем вюрме прабалтийский бассейн имел субарктический гидрорежим с достаточно длительным сезонным ледовым покровом, а при максимуме похолодания, вероятно, и с айсбергами. При наличии более мощных, чем в настоящее время, горных и горно-долинных ледников в Скандинавии, здесь, особенно в летнее время, должны были господствовать постоянные и сильные ветры. Такие ветры, дувшие над пра-Балтикой в течение тысячелетий и ежегодно отгонявшие на юг и юг-юго-восток припайные льды, и обусловили формирование вдоль южного и юго-восточного побережья псевдоморены, включающие эрратический материал, в том числе и очень крупных размеров (см. Линдберг, 1955; Пидопличко, 1956). В узкой прибрежной полосе, местоположение которой вокруг этого пульсирующего водоема не было постоянным, при наибольших похолоданиях формировались тундроподобные ландшафты и, вероятно, появлялась «вечная» мерзлота (Афанасьев и др., 1978)

2. Другое крупномасштабное последствие поздневюрмской регрессии – врез всех существовавших гидросистем, соответствующий понижению базиса эрозии. Перечислим основные следствия углубления эрозионного вреза наземных гидросистем в этот период до –130 м.

2.1. На значительных территориях равнин Центральной и Восточной Европы и Западной Сибири целый ряд водоразделов между бассейнами рек северного континентального склона (т.е. рек, впадающих в Балтику и в моря Северного Ледовитого океана) и бассейнами рек, впадающих в водоемы депрессии, протянувшейся от Средиземного моря до Арала и Балхаша, расположены ниже современной абсолютной высоты +130 м. Поэтому верхневюрмского эрозионного вреза в сочетании с последующим восстановлением современного уровня Мирового океана и, уж тем более, с трансгрессией достаточно, чтобы на соответствующих участках водоразделов северные воды по долинам прорыва в течение какого-то времени могли скатываться на юг. Подобные эпизоды в позднем кайнозое происходили скорее всего неоднократно, начиная с акчагыльской трансгрессии Каспия, которую иногда связывают с проникновением вод Северного Ледовитого океана в бассейн рек Волги и Камы (около 3,3 млн. л. н., Яхимович, 1962).

2.2. Эпизодически сток северных вод на юг по долинам прорыва мог происходить из подпруженных водоемов типа пра-Балтики на определенных этапах их развития.

На разных этапах трансгрессивной фазы на месте современной Балтики, равнинной части бассейна реки Печоры, в Западной Сибири возникали громадные по площади водоемы. Временами первый из них через котловину Белого моря, а два других непосредственно, становились заливами Северного Ледовитого океана, в большей или меньшей степени простиравшимися на юг. Их биогеографическая роль была совершенно аналогична роли современного Гудзонова залива в Северной Америке, где на 51° с.ш. (южнее широты Москвы) граничат или даже частично перекрываются ареалы, с одной

стороны, белого медведя, северного оленя, песка, гудзонского копытного лемминга, а с другой, – древесного дикобраза, пяти видов летучих мышей, звездорылого крота и многих других видов млекопитающих, птиц и даже некоторых видов амфибий и рептилий, которых при всем желании никак не назовешь арктическими. Соответственно и вдоль побережий указанных водоемов от Средней и Восточной Европы до Западной Сибири далеко на юг проникали как лемминги (до среднего течения Днепра и северо-западных предгорий Алтая), так и более крупные животные, ареалы которых сегодня расположены севернее (песец, россомаха, овцебык и т.д.). При стоке северных вод через долины прорыва на юг, каналом проникновения в том же направлении различных представителей северных флоры и фауны становились речные долины. В условиях с резко выраженным сезонным климатом при ежегодных весенних паводках далеко на юг речным льдом (в первую очередь всплывшим припаем и наледями) транспортировался песок, галька и валуны, включая материал, чужеродный для районов его окончательного отложения. Именно таким образом эрратические валуны могли достигать района Киева, а мелкая эрратическая галька – среднего течения Дона, а их донорами были на разных этапах Карпаты, Северный Кавказ, Урал.

2.3. Для ряда видов животных глубокооврезанные речные долины помогали гораздо шире расселяться географически, причем не только проникать далеко в глубь равнинных территорий (например, баранам рода *Ovis*; см. Гептнер, 1961; Калякин, 2001), но и стать широко распространенными равнинными формами, лишь сохранившими ряд реликтовых исходно «горных» черт: тем же баранам в ряде районов Туркмении (Гептнер, 1961), степному сурку (*Marmota bobac*) (Румянцев и др., 1996), малой пищухе (*Ochotona pusilla*) и др.

Именно поэтому ландшафты вюрмских степей и лесостепей, представлявшие собой вместе с населявшими их флорой и фауной экосистемы пастбищного типа, и широко распространенные по плакорам северных материков, были благоприятны для совместного обитания как степных и горно-степных видов растений и животных, так и для видов, в настоящее время населяющих тундру и разреженную северную тайгу, а по широченным речным долинам – лесных, луговых, околородных и гидрофильных видов. Необходимо также учитывать, что часть животных (северный олень, овцебык, песец, лемминги и др.) в условиях преимущественно открытых и полукрытых ландшафтов имели благоприятные возможности для протяженных сезонных миграций, характерных для наиболее крупных растительноядных представителей мамонтовой фауны (мамонта, лошадей, куланов, бизонов, сайги), а также для гораздо более далеких расселений при регулярных вспышках численности (что характерно для леммингов и песцов).

Расширение ареалов ряда видов (более северных в настоящее время) в вюрме на юг, а горных – на более низкие гипсометрические уровни, было именно интразональным и происходило по речным долинам.

2.4. Параллельно развитию регрессии и углублению эрозионного вреза возрастала интенсивность седиментационных процессов, о чем уже сказано выше. На северо-западе Атлантики это обычно связывается с деятельностью Лаврентийского ледникового щита (совершенно непонятным при его существовании остается наличие на Ньюфаундленде и других островах залива Святого Лаврентия целого набора хвойных).

Особо подчеркнем, что «смешанные» фауна и флора – отнюдь не синонимы «арктических», «экстремальных», «перигляциальных» и т.д. фауны и флоры. Ранние формы леммингов в нижнем плейстоцене сообитали с летучими мышами, дикобразом и др. видами. В верхнем плейстоцене лемминги обитали совместно с выхухолью, сонями, летучими мышами, лесными полевками и мышами, дикой курицей и многими другими, отнюдь не арктическими видами (Пидопличко, 1954; Шалин, 1972; Калиновский, 1983; Мотузко, 1985; Алексеева, 1989 и др.). Проникновению далеко на юг таких приарктических видов, как бургомистр и морянка, могло способствовать существенное расширение на юг акватории пра-Балтики (Калякин, 2001), о субарктическом режиме которой свидетельствуют остатки белого медведя в Дании (Каталог..., 1981). Возрастание нарушений термогалинной циркуляции вод СЛО в позднем вюрме (Полякова, 2000) в районах активного взаимодействия моря и речных стоков способствовало (на определенных фазах колебаний уровня океана) возникновению подпрудных водоемов не только в северных районах Европы, но и в Западной Сибири. Уменьшенные «модели» подобных водоемов по эстуарным зонам рек и сегодня широко распространены на Новой Земле и в других северных районах.

2.5. Поздневюрмский эрозионный врез существенно менял соотношение площадей плакоров и гидросети в пользу последней. Это не означает, что площадь плакоров катастрофически сокращалась, она все равно оставалась преобладающей. Но мозаичность ландшафтов и расчлененность рельефа ныне равнинных территорий безусловно существенно возрастали, приобретая местами полугорный характер, что способствовало расширению ареалов исходно горных видов животных – европейского сурка (*Marmota marmota*), байбака, малой пищухи, серны (*Rupicapra rupicapra*), горного козла (*Capra ibex*), муфлона (*Ovis musimon*), красного волка (*Cuon alpinus*), клушицы (*Pyrhocorax pyrrhocorax*), альпийской галки (*P. graculus*), горной трясогузки (*Motacilla cinereus*), белозобого дрозда (*Turdus turkuatus*) и многих других, – а также растений (Второв, Дроздов, 2001).

Совершенно некорректно со стороны приверженцев ледниковой гипотезы использование некоторых видов в качестве индикаторов «арктических», «перигляциальных» и прочих «экстремальных» природно-климатических условий. Помимо уже сказанного ранее по этому вопросу, отметим, что такие вымершие виды мамонтового фаунистического комплекса, как шерстистый носорог и, особенно, сам мамонт, имели громадные ареалы, а, соответственно, и широчайшую экологическую амплитуду. И в настоящее время достаточно видов, имеющих пан- или субголарктическое или палеарктическое распространение: обыкновенная, средняя и малая бурозубки, кутора, волк, лисица, бурый медведь, горноста́й, ласка, барсук, выдра, рысь, лось, северный олень, обыкновенная белка, речной бобр (ареал которого существенно сократился в историческое время), красная, красно-серая, обыкновенная и темная полевки. Более того, заяц-русак (*Lepus europaeus*) распространен от Северной Африки почти до полярного круга в Скандинавии, а заяц-толай (*Lepus capensis*) – от Южной Африки до Забайкалья и Манчжурии (Corbet, 1978; Павлинов и др., 1995а,б; Distribution..., 1997).

2.6. Расширение гидросистем и углубление речных долин для многих видов оказалось компенсацией континентализации климата. Речные поймы становились для них рефугиумами. Именно поэтому уже в раннем голоцене на юго-западе Скандинавии появляются смешанные дубовые леса (Хольтедаль, 1958), хотя скорость распространения дуба исключительно низка (Удра, 1988; Коротков, 1992; Кожаринов, 1994), а Скандинавия, особенно ее юго-западная часть, изолирована от Западной и Центральной Европы.

На трансгрессивной стадии последних примерно 20 тыс. лет события развивались вспять: площадь материков сокращалась, климат на значительных территориях становился относительно мягче и менее контрастным. Однако на севере Берингии, фрагменты которой сохранились в виде ряда арктических островов и архипелагов, континентальный климат позднего юрм с отеплявшим воздействием летних муссонов сменился океанически-арктическим, включая прибрежную полосу современной Евразии. Преобладающими в развитии рельефа на огромных территориях становились процессы аккумуляции. Биогеографические последствия этих изменений происходили отнюдь не столь стремительно, как это представлялось еще совсем недавно (Мартин, Мерингер, 1969; Quartemary..., 1984; Вартанян и др., 1992, 2001; Хиббард и др., 1969; Калякин, 1997, 2001, 2002а,б и др., Kuznetsova et al., 2001; Калякин, Турубанова, 2001, 2002, Турубанова, 1999, 2002).

2.1.6. Вымирание мегафауны в заключительный трансгрессивный период

Наиболее существенно, что именно в заключительный трансгрессивный период происходит преимущественное вымирание мегафауны, преемственно развивавшейся на протяжении всего плейстоцена. Поскольку этот процесс начался уже после заселения большинства областей Земного шара человеком (Quaternary ..., 1984), есть основание предполагать, что в большинстве районов вымирание по сути было антропогенным истреблением (Мартин, Мерингер, 1969 и др.). Выяснение исключительной эдификаторной роли слонов в африканских саваннах (Насимович, 1975; Гржимек, Гржимек, 1976 и др.) породило концепцию антропогенно-биоценотической трансформации позднеюрмских пастбищных экосистем, обусловленной истреблением мамонтов и ряда других крупных фитофагов (Owen-Smith, 1987; Пучков, 1992 и др.). Несмотря на то, что предположение об истреблении мамонтов человеком было высказано, возможно, впервые еще проф. Давкинсом (цит. по Гётчинсону, 1899) в 1868 г. и впоследствии разделялось многими авторами (Пидопличко, 1954 и мн.др.), оно до самого последнего времени было весьма уязвимо. Поскольку мамонт на громадных территориях в течение тысячелетий был не просто наиболее желанной, но и судя по многочисленным археологическим данным (Пидопличко, 1954, 1959, 1969; Гвоздовер, 1953, 1955; Борисовский, 1980; Гладких и др., 1985; Елинек, 1985; Soffer, 1985 и др.) жизненно необходимой добычей, в системе «мамонт-человек» неизбежно были сильны регулирующие функции обратной связи (Калякин, 1984; Graham, 2001).

Указанный механизм регуляции в системе «мамонт-человек» перестает действовать после того, как человек приручает волка, поскольку именно это дает возможность не только существенно повысить прессинг на мамонтов, но и безболезненно перейти на эффективную добычу ряда крупных стадных копытных при существенном подрыве численности основного жизненно необходимого в прошлом ресурса. Именно этот процесс и фиксируется на многих стоянках позднего палеолита, что с учетом различных и других археологических данных (Грехова, 1971; Ермолова, 1972; Медведев, 1972; Диков, Дикова, 1973; Береговая, 1984; Soffer, 1985; Gvozdover, 1995 и др.) дало основание высказать предположение о начале одомашнивания волка человеком еще в финальном мустье (Калякин, 1997). Это предположение кос-

венно подтверждается археологическими данными по Северной Африке и Ближнему Востоку (Higgs, 1967), а напрямую – генетическими исследованиями диких представителей рода *Canis* и собак (67 пород) (Vila et al., 1997). Именно приручение волка не только привело к нарушению существовавшего баланса между человеком и его жертвами, но и позволило первобытным охотникам за геологически очень краткий период расселиться почти всесветно (Калякин, 1997, 1999).

После этого начинается интенсивное истребление, в первую очередь, мегафауны в тех или иных областях, куда проникает человек. Например, в Северной Америке оно начинается 13–14 тыс. л.н. (Anderson, 1984 и др.), а завершается лишь после окончательного ее заселения человеком (Экология..., 1988; Коренное..., 1990). «Вымирание» 92% из 71 вида американских млекопитающих, относящихся к 50 родам, происходит за последние 12 тыс. лет. Характерно, что в Северной Америке, как и в Евразии, первобытными охотниками наиболее интенсивно преследовались наиболее крупные стадные фитофаги: лошади, северные олени, бизоны и местные хоботные – мамонты, мастодонты, *Cuvieronius* (так же и в Южной Америке, где к основной добыче человека относятся гапло- и стегомастодонты; см. Anderson, 1984).

Анализ динамики вымирания териофауны России показал следующее. С конца плейстоцена полностью вымирают в природе донской заяц, кавказский плейстоценовый сурок, большой и малый пещерные медведи, мамонт, широкопалая, уральская и северосибирская лошади, тарпан, плейстоценовый осел, шерстистый носорог, сибирский эласмотерий, гигантский олень, тур (как дикое животное), кяхтинский винторог, парабубал – всего 16 видов; (сюда не включены водно-морские млекопитающие и те исчезнувшие виды, которые, вероятно, были предками ряда ныне живущих форм). В Палеарктике вымирают пещерная гиена и пещерный лев (их современные подвиды продолжают существовать за пределами Палеарктики), а также бизон и овцебык, сохранившиеся в Неарктике. Уже не существуют в качестве диких животных лошадь Пржевальского и двугорбый верблюд, исчезнувшие в природе к концу XX в. В начале XX в. в природе исчез и зубр, но в настоящее время идет его восстановление от содержащихся в неволе зубров. В XX в. вымирает в природе и туранский тигр. В России, по-видимому, в XX в. исчезает и полосатая гиена (Яровенко, 2003), а с позднего палеолита – дикобраз. На различных этапах голоцена (с мезолита до XIX в.) исчезают в пределах России красный волк, европейский лесной кот, гепард, кулан, як и азиатский муфлон. Указанные потери включают 32 вида, а вместе с морскими млекопитающими – 36 видов, из которых лишь два вида имеют массу менее 10 кг.

Показательна динамика вымирания этих видов: в конце вюрма 4–6 видов, в мезолите 6–8, в неолите и бронзе 2 вида, в железном веке 20–21 вид, из которых в новейшее время (500–0 л.н.) 12–16 видов. Из них только один – кавказский сурок – имел ограниченный ареал, тогда как все другие были широко или даже очень широко распространены. На территории России имеется еще 22 вида и подвида зверей, находящихся на грани исчезновения (Красная книга РФ, 2001), тогда как в Красной книге СССР (1984) таковых для территории России значилось 18 видов.

Из ныне живущих видов, ареалы которых претерпели с позднего вюрма отчетливые изменения, у 27 сокращение их произошло от 100–200 до

4500 км с запада на восток. У 20 видов северные границы сдвинулись на юг от 150–300 до 3600 км, а у 12 видов южные границы ареалов отступили на север или северо-восток, иногда более, чем на 3000 км. У шести видов ареалы сократились в юго-западном направлении и у двух – в северо-восточном. У четырех видов в европейской части России за историческое время сформировались разрывы ареалов (до 900 км). И, наконец, для 13 видов имеются данные о том, что их ареалы уже в раннем голоцене на европейской части России стали расширяться на северо-запад – к Прибалтике и Финскому заливу, а затем и далее к северу. В процессе заселения прибалтийских районов в раннем голоцене участвовали мамонт и шерстистый носорог, а до Приладожья и Кольского полуострова смогли расселиться тур и тарпан, истребленные совсем недавно.

Скорости изменения ареалов у различных видов и в разные периоды существенно варьировали. Так, у ряда видов, ареалы которых сократились к востоку даже на тысячи километров, этот процесс занял многие тысячелетия и поэтому его скорость была незначительной: от 0,01 до 0,4 км/год с максимальными значениями для хищников (до 0,41 км/год у степной кошки). Иные скорости изменения ареалов отмечены для исторического времени, особенно для последних столетий. Если скорость сдвига на восток ареала степного сурка с конца вюрма составляла около 0,1 км/год, то за последние два века она возросла до 3 км/год (т.е. в 30 раз), а для желтой пеструшки в те же временные интервалы с 0,1 до 15 км/год, для кулана с 0,1 до 10 км/год, для двугорбого верблюда с 0,2 до 12 км/год.

Сокращение ареала мамонта в более ранние времена шло на материке со скоростью 0,5 км/год, что очень много для столь медленно размножающегося вида. Максимальной была скорость сокращения ареала бобра со средневековья до XX в. в Восточной Сибири – 17 км/год. Скорость сокращения ареала зубра в историческое время составляла 2 км/год, а за предшествовавший период – 0,12 км/год. С XVIII в. ареал снежного барана в его юго-восточной части сокращался со скоростью 9 км/год.

Если для активно добывавшихся и истреблявшихся человеком видов высокие скорости деградации ареалов вполне объяснимы, то совершенно исключительным является стремительное сокращение ареала желтой пеструшки, произошедшее за последние два столетия, причины которого до сих пор остаются нерасшифрованными. Обращает на себя внимание, что в то же время почти также стремительно сократились ареалы кулана и верблюда. По-видимому, на пространстве от нижней Волги до Джунгарских ворот произошли какие-то существенные изменения в структуре экосистем, которые, однако, большинство аборигенных видов пережило благополучно.

Интересна разнонаправленность преобразования ареалов многих видов в различных крупных регионах. Так, вполне отчетлива тенденция сокращения к югу ареалов у видов степной биоты, особенно нуждающихся в значительных площадях открытых и полукрытых ландшафтов, в Восточной Европе, Восточной и Западной Сибири, на Урале. Для наиболее крупных зверей она проявилась уже в раннем голоцене, но овцебык и лошадь просуществовали здесь до позднего голоцена и не исключено, что были просто истреблены в позднее средневековье; ареалы же таких видов, как берингский суслик, черношапочный сурок, снежный баран и ряд других до сих пор

почти доходят до арктического побережья или почти доходили до него совсем недавно (белка, барсук и кабарга).

Прямо противоположная в те же времена тенденция проявилась на северо-западе России, куда уже в раннем голоцене с юга на север прямо-таки хлынул поток мигрантов, тогда как в средней полосе у многих видов ареалы были более или менее стабильны, либо имели явную тенденцию к сокращению на юго-восток, юг или восток.

Лишь наиболее насыщенные пастбищные экосистемы тропической Африки вплоть до недавнего времени сохраняли эффективный иммунитет против чрезмерной экспансии тандема «человек–собака». Показательно, что наиболее мощные эдификаторы современных африканских саванн – слоны – составляют лишь незначительную часть их животного населения: на 2 млн копытных Серенгети их всего лишь около 3 тысяч (Гржимеки, 1986). По признанию всех специалистов, изучавших экологию и эдификаторную роль слонов в африканских саваннах, уничтожение этого вида имело бы катастрофические последствия для большинства природных экосистем Африки.

Аналогично этому, истребление мамонта, а затем и других наиболее крупных фитофагов, во внетропических областях северных материков, вероятно, было главной причиной, хотя и замедленной (что не удивительно для областей с длительным холодным сезоном, сокращенным периодом вегетации и низкой, по сравнению с тропическим поясом, биопродуктивностью), но неуклонной деградации исходно пастбищных экосистем и замещения их либо экосистемами сомкнутых лесов (на территориях с гумидным климатом), к существованию в условиях которых нет достаточной адаптации даже у таких видов как дуб черешчатый (Смирнова, 1998), сосна обыкновенная, видов рода лиственница и других, либо антропогенно измененными экосистемами лесостепей, степей, полупустынь и пустынь их современного облика. Громадное количество данных, как по северным материкам, так и по северу Африки (L'arte e L'ambiente..., 1993) свидетельствуют о том, что, так называемая, современная «природная» зональность наиболее интенсивно формировалась преимущественно уже в историческое время, а в ряде районов – буквально в самые последние столетия.

И, наконец, совершенно очевидно, что только при отсутствии сплошных ледовых покровов и в условиях климата, принципиально не отличающегося от современного (по крайней мере в масштабах большей части Голарктики), возможно существование до настоящего времени достаточно богатой флоры на арктических островах (до 400 видов на о. Врангеля, что почти вдвое богаче флоры Арктической Канады), сохранение эндемичных и реликтовых видов в Гренландии, на ряде других арктических островов, в Скандинавии, на Урале, Восточной Чукотке (Хольтедаль, 1959; Васильев, 1963; Горчаковский, 1963; Юрцев, 1976 и др.) и на многих других территориях.

* * *

Краткий анализ данных приводит нас к заключению о том, что гипотеза гигантских покровных оледенений встречается с рядом противоречий, которые невозможно разрешить в рамках основных ее представлений о палеоклиматической и палеоэкологической обстановке этого пери-

ода. При неизбежных флуктуациях климата на фоне происходивших в плейстоцене регрессий и трансгрессий Мирового океана, амплитуда которых достигала примерно 200 м, эти колебания не носили для флоры и фауны катастрофического характера. Именно благодаря этому они развивались преемственно на протяжении всего плейстоцена, а темп их изменения соответствовал общей тенденции постепенной трансформации климата. Основными следствиями регрессий и трансгрессий океана (соответственно понижения и повышения базиса эрозии) были обусловленные ими изменения очертаний материков (в основном, северного полушария, где сосредоточена наибольшая площадь материковых шельфов) и глубины эрозионного вреза наземных гидросистем.

В рамках указанных изменений биоценотический покров развивался постепенно и преемственно, а его «смешанный» характер был обусловлен высокой гетерогенностью среды, инициированной сложным сочетанием разнообразных природных процессов.

Многочисленные (в основном, археологические) данные по позднему палеолиту, вплоть до железного века включительно, свидетельствуют о том, что целенаправленное преследование со стороны человека уже в самом конце плейстоцена приводит к резкому снижению численности мамонта, бизона и лошадей на большей части Северной Евразии. Будучи наиболее крупными стадными животными, характерными для вюрмских степей и лесостепей, они (и в первую очередь, мамонт) и были основными эдификаторами пастбищных экосистем. Именно они оказались наиболее чувствительными к прессингу нарастающих специализированных охот. Особая уязвимость самых крупных представителей мамонтовой фауны к антропогенным воздействиям была обусловлена их относительно низкими, по сравнению с другими видами фитофагов, численностью и плодовитостью, потребностью использования в течение годового цикла очень значительных по площади территорий, ограниченными возможностями успешного форсирования при сезонных миграциях ряда естественных преград (глубоких каньонов, крутых склонов и вообще сильно расчлененного рельефа, широких и глубоких водоемов, болот и т.д.), рядом других видовых биологических и поведенческих особенностей. В частности, вынужденное постоянство миграционных маршрутов с ограниченным количеством доступных переходов через наиболее крупные реки (особенно, для мамонтов) делало их наиболее уязвимыми, определяло, скорее всего, не только способы охоты на них, но и пространственное распределение стоянок древних охотников.

Уже сама преемственность мамонтовых фаун, сохранявшихся на протяжении, так называемых, «ледниковый» и «межледниковый», свидетельствует о том мощном вкладе в поддержание сбалансированной структуры пастбищных экосистем, который осуществлялся совокупной жизнедеятельностью наиболее крупных фитофагов (причем, по представлениям многих авторов, при крайне различных климатических условиях), нивелировавшей последствия колебаний климата.

На наш взгляд, только с приручением волка становится возможной специализированная охота на мамонта (а в Северной Африке и в Леванте – на гигантских быков; см. Higgs, 1967; Лот, 1987 и др.), и, по мере его истребления, переход на массовую добычу других видов крупных стадных фитофа-

гов, что произошло еще в позднем палеолите. В результате пастбищные экосистемы деградировали нарастающими темпами; на громадных площадях их замещали лесные экосистемы (см. раздел 2.2).

Деградация пастбищных экосистем на значительных территориях северных материков и замещение их лесными в самом конце плейстоцена – начале голоцена оказались кризисными для охотников на мамонтов, что и фиксируется во многих исследованиях мезолита (Береговая, 1960, 1984; Долуханов, Пашкевич, 1977, Черныш, 1977 и др.). Лишь с неолитической революции, с появлением хозяйства производящего типа кризис преодолевается (кстати, скотоводство без волка-собаки оказалось бы исходно невозможным). Параллельно все более мощным и разнообразным становится воздействие антропогенных факторов (как прямых, так и косвенных) на природные экосистемы в целом. Интегрированный и еще незавершенный итог этих преобразований – формирование современной «природной» зональности, сопровождавшееся в последние столетия либо полным истреблением средобразующих видов, либо резким сокращением их исходных численности и ареалов.

Подытоживая сказанное выше, можно отметить, что сокращение до определенного уровня численности основных видов-эдификаторов, входивших в состав мамонтовой фауны, оказалось достаточным для начала процесса смены пастбищных экосистем лесными, особенно на территориях с гумидным климатом. Но и в более южных областях был «запущен» механизм разрушения исходных пастбищных экосистем, который с какого-то этапа развивался по сценарию автогенетического процесса. В результате численность и ареалы многих сопутствующих видов мамонтового комплекса, включая и мелких грызунов с минимальными индивидуальными и семейными участками, но с высокими уровнями численности и темпами размножения, продолжали и продолжают сокращаться (в том числе и в новейшее время, измеряемое самыми последними столетиями): пищухи, суслики, слепушонка, узкочерепная полевка, желтая пеструшка и др. В свою очередь, это в еще большей степени интенсифицировало деградацию мамонтового фаунистического комплекса и распад гиперзоны вюрмских степей и лесостепей. Пастбищные, преимущественно травянистые экосистемы плакоров все более трансформировались в экосистемы лесов или в агроценозы. Эти изменения в Голарктике (и аналогичные им на значительной части других территорий) в совокупности имели субглобальный характер и не могли быть климатически нейтральными. Именно они положили начало процессу формирования современной зональности, по сути еще не завершившемуся. Этим процессам безусловно способствовали на многих территориях и климатические изменения, и преобразования рельефа на трансгрессивной фазе последние 20 тысяч лет.

На наш взгляд, изложенный выше сценарий изменений живого покрова на рубеже плейстоцена и голоцена и в голоцене и их причин дает более реалистическую основу для дальнейших палеоклиматических и палеобиогеографических реконструкций, которые к тому же нуждаются в дальнейшем не в глобальных, а в конкретно-региональных разработках.

2.2. Изменение состава и распространения видов-эдификаторов природных экосистем Северной Евразии с конца плейстоцена до позднего голоцена

2.2.1. Материал и методы исследования

Методы исследования включали, с одной стороны, собственно анализ литературных данных, с другой, – построение и анализ баз данных, с помощью компьютерных технологий.

Создание Базы Данных (БД) и построение карт ареалов эдификаторов (ключевых видов) и их комплексов с помощью геоинформационных систем (ГИС). Специфика работы состоит в сборе и обобщении палеонтологического материала из разных литературных источников. Для построения точечных палеоареалов ключевых видов созданы базы данных (БД) отдельно для остеологического и палинологического материала. БД реализованы в СУБД DateEase и имеют следующие поля: местонахождение, род, вид, форма захоронения, возраст находки (а – по геохронологической и археологической периодизации, б – по радиоуглеродным датировкам), источник информации. В настоящее время БД содержит материалы примерно о 3000 находках животных и о 7000 находках растений. Всего насчитывается около 600 точек находок пыльцы и макроостатков и около 1200 местонахождений с остатками животных.

Для составления БД использовано более 450 литературных источников. В связи с их большим числом, в тексте приведены ссылки только на наиболее крупные работы; полный список использованной литературы – на страницах Интернета (www.paleobase.narod.ru). Данные результатов палинологических и остеологических исследований, собранные в БД, представляют собой совокупность взаимосвязанных хранящихся вместе данных. Они структурированы так, что возможна их дальнейшая обработка. Добавление, исправление, корректировка, а также поиск и сортировка осуществляются с помощью Системы Управления Базами Данных – СУБД (Коновалова, Капралов, 1997).

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

Особенности анализируемого материала. Материал, который использован для составления карт (данные спорово-пыльцевого анализа, макроостатки растений и остеологический материал), разнороден как по особенностям сохранности, так и по датировкам. Так, спорово-пыльцевой анализ имеет ряд существенных недостатков, затрудняющих правильную интерпретацию состава растительного покрова по споро-пыльцевым спектрам. Виды

растений различаются по пыльцевой продуктивности, степени сохранности пыльцы в различных отложениях, а также дальности ее переноса (Сукачев, 1962; Сладков, 1981; Удра, 1988).

По дальности переноса пыльцы В.П. Гричук (1989) подразделяет древесные растения на региональные и квазирегиональные. К региональным видам относятся те, пыльца которых переносится на расстояние, измеряемое десятками и сотнями километров: виды ели, сосны, березы, древовидной ольхи. К квазирегиональным относятся виды, пыльца которых переносится на расстояние, измеряемое километрами и десятками километров – это, прежде всего, все насекомоопыляемые (клен, липа и т.д.) и некоторые ветроопыляемые виды (дуб, граб, бук). Для анализа изменений ареалов ключевых видов наиболее надежны данные о квазирегиональных видах в связи с наименьшей дальностью разлета их пыльцы.

Очень разнообразны анализируемые виды по сохранности их пыльцы в торфе. Есть данные о плохой сохранности пыльцы ясеня, клена, пихты, лиственницы (Заклинская, 1980); совершенно не сохраняется пыльца рода тополь (Удра, 1988; Кожевников, 1995). Многие виды кустарников, кустарничков и трав не определяются по пыльце (Сладков, 1981; Кожевников, 1995). Макроостатки растений (семена, плоды, вегетативные органы и ткани) лучше, чем пыльца, определяются до вида, но пока таких данных мало.

В связи с тем, что количественное соотношение пыльцы разных видов в споро-пыльцевых спектрах не отражает их соотношения в сообществе, в данной работе регистрировался только факт присутствия вида.

Особенность большей части остеологического материала – нахождение его в археологических памятниках в составе «кухонных остатков». Большая часть остеологического материала – это результат охоты древних людей, не адекватно отражающий состав фауны. Он характеризует лишь промысловое значение того или иного вида (Динесман, 1989) и специализацию охотников, различавшуюся на протяжении рассматриваемого периода. При построении карт ареалов учитывалось только присутствие видов животных на конкретной территории, а материалы о числе костных остатков и приблизительные расчеты числа особей, приводимые в первоисточниках, не использованы.

Объекты. Исходя из биологических и экологических особенностей эдификаторов и их роли в живом покрове, были выбраны следующие объекты исследования.

Животные мамонтового комплекса (кости определены до вида):

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

Б) сохранившиеся до наших дней – степной сурок (*Marmota bobac*), речной бобр (*Castor fiber*), кабан (*Sus scrofa*), благородный олень (*Cervus elaphus*), косуля (*Capreolus capreolus*), лось (*Alces alces*), северный олень (*Rangifer tarandus*), зубр (*Bison bonasus*), тур (*Bos primigenius*), сайга (*Saiga tatarica*), лошадь (*Equus*).

Растения (пыльца и макроостатки определены до рода) – дуб (*Quercus*), бук (*Fagus*), ясень (*Fraxinus*), клен (*Acer*), липа (*Tilia*), вяз (*Ulmus*), граб (*Carpinus*), лещина (*Corylus*), ель (*Picea*), пихта (*Abies*).

Сопоставление геохронологических и археологических периодизаций голоцена

Схема подразделения голоцена (Нейштадт, 1957)		Модернизированная схема Блитта–Сернандера (Хотинский, 1983)			Археологические периоды (Бадер, 1974)
период		период		нижняя граница, лет назад	
Поздний голоцен (HL-4)	500–2500	Субатлантический	SA-3 SA-2 SA-1	800 1800 2500	Эпоха железа
Средний голоцен (HL-3)	2500–7700	Суббореальный	SB-3 SB-2 SB-1	3200 4200 4600	Эпоха бронзы
		Атлантический	AT-3 AT-2 AT-1	6000 7000 8000	неолит
Ранний голоцен (HL-2)	7700–9800	Бореальный	BO-3 BO-2 BO-1	8300 8900 9300	мезолит
		Пребореальный	PB-2 PB-1	10000 10300	поздний палеолит
Древний голоцен (HL-1)	9800–12000	Дриас Аллеред	Dg A1	11000 12000	
Поздний плейстоцен				12000–40000	

Кроме анализа ареалов отдельных родов в работе анализируется распространение зональных комплексов родов растений: бореального (ель и пихта) и неморального (дуб, бук, липа, клен, ясень, вяз, граб и лещина). При составлении ареалов комплексов видов учитывались все местонахождения, где присутствовал хотя бы один вид из данного комплекса. Зональным комплексам древесных видов соответствуют специфические наборы трав и кустарничков, а также мхов (Оценка..., 2000).

В связи с тем, что периодизации голоцена сильно различаются в разных источниках, в работе использована наименее дробная периодизация голоцена, причем для каждого из четырех периодов, кроме геохронологической, приведена археологическая шкала (табл. 2.1). Длительности этих периодов в археологической и геохронологической шкале не одинаковы, но измеряются близкими величинами. В позднем голоцене некоторые исследователи выделяют как особый этап последние 500 лет, называя его «современность». В пределах этого последнего этапа сведения об ареалах, полученные во второй половине XX века, рассматриваются как современные в узком смысле, а сведения, полученные из письменных источников за последние столетия, – как исторические.

2.2.2. Изменение видового состава и распространения ключевых видов (эдификаторов) мамонтового комплекса Восточной Европы с позднего плейстоцена до позднего голоцена

Видовой состав и распространение видов-эдификаторов и основных сопутствующих видов, входивших в состав мамонтового фаунистического комплекса, претерпели существенные изменения в течение рассматриваемого здесь периода. Для выяснения причин этих изменений проанализирована динамика их ареалов на протяжении четырех последовательных периодов (см. табл. 2.1, подразделение М.И. Нейштадта): 40 000–9800 л.н. (конец плейстоцена – древний голоцен или поздний палеолит по археологической шкале), 9800–7700 л.н. (ранний голоцен или мезолит), 7700–2500 (средний голоцен или неолит с бронзовым веком), 2500–500 л.н. (поздний голоцен или эпоха железа). Данные для последних 500 лет не использовались для анализа и рассматривались как современные материалы. Для построения карт ареалов вымерших видов мамонтового комплекса (мамонта, шерстистого носорога, бизона и гигантского оленя) были использованы все известные находки этих видов на территории Северной Евразии. Это обусловлено тем, что указанные виды в плейстоцене оказывали максимальное воздействие на растительный покров и на экосистемы в целом, и это воздействие было распространено по всей территории Северной Евразии. Для северного, гигантского и благородного оленей, зубра, тура, бобра, лося, козули, кабана, сайги, лошадей и сурка анализ изменений ареалов проводился для территории Восточной Европы.

Особенности распространения вымерших видов мамонтового комплекса рассмотрены для всей северной Евразии, как с помощью БД, так и по литературным источникам, не вошедшим в БД. Последовательность рассмотрения в тексте вымерших видов определена их эдификаторной ролью.

Особенности распространения ныне существующих и существовавших в историческое время видов мамонтового комплекса рассмотрены для Восточной Европы, как с помощью БД, так и по литературным источникам, не вошедшим в БД. Рассмотрены сначала тундровые виды, затем лесные и степные виды (отнесение их к этим категориям чисто условно).

Вымершие виды мамонтового комплекса

Мамонт. В позднем плейстоцене область распространения мамонта в Евразии (рис. 2.1.) сопоставима с Палеарктикой и простиралась на севере от о. Большевик в архипелаге Северная Земля, на юге до левобережья среднего течения Янцзы и Леванта, на западе от Британских островов и Пиренейского полуострова, на востоке до о. Врангеля, Чукотки, Камчатки, Приморья, Монголии, Кореи, о. Сахалин и о. Хоккайдо (Sandergen, 1950; Флеров и др., 1955; Цейнер, 1963; Matthes, 1962; Геологическое..., 1968; Кальке, 1976; Катаралог..., 1981; Деревянко, 1983; Аверьянов и др., 1995 и др.).

В Северной Евразии местонахождения остатков мамонта располагаются практически всюду, кроме Средней Азии и части Казахстана.

По радиоуглеродным данным, полученным в последние десятилетия, на пространстве от Днестра и Финляндии до Гыдана, Таймыра и ряда других

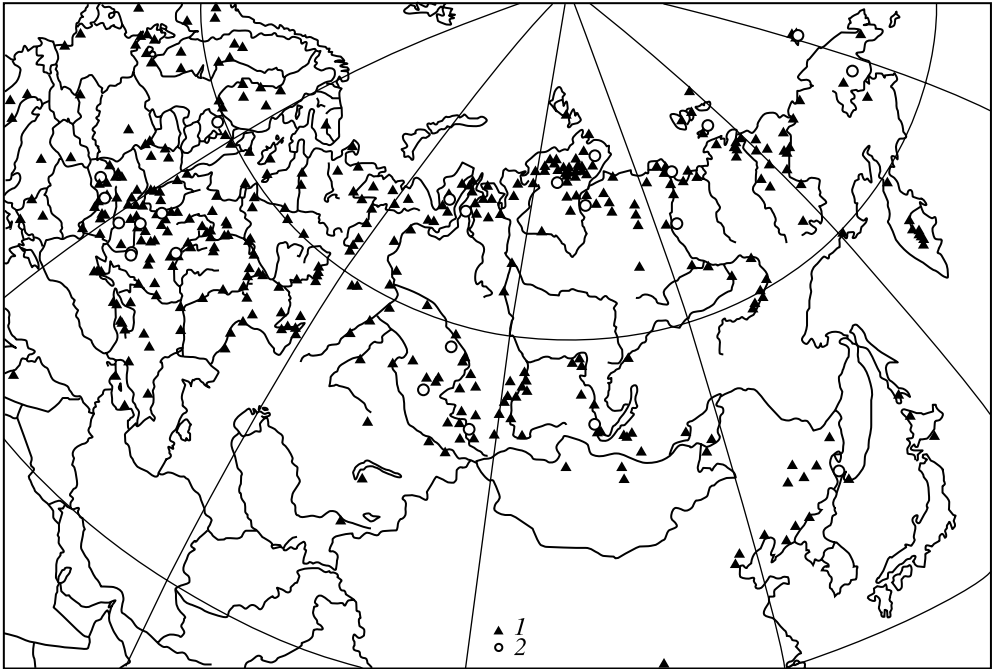


Рис. 2.1. Изменение ареала мамонта в позднем плейстоцене и голоцене:

1 – находки остатков мамонта в позднем плейстоцене; 2 – находки остатков мамонта в голоцене

районов крайнего севера материковой Евразии мамонт дожил до начала голоцена. Наиболее поздние находки его остатков на материковой части Евразии имеют абсолютный возраст около 9 000 л.н., на Ямале – 7200 л.н., на острове Врангеля – около 3900–3700 л.н. (Васильчук и др., 1983; Вартанян и др., 1992; Аверьянов и др., 1995; Сулержицкий, 1995; Kuznetsova et al., 2001).

Наличие остатков мамонтов в наиболее поздние времена в подавляющем большинстве палеореконструкций расценивается как свидетельство крайне суровых (перигляциальных) природных условий (Верещагин, Громов, 1977; Величко и др., 1992). В качестве аргумента приводятся морфологические особенности мамонта: мощный меховой покров, обросший шерстью хобот, уши в 5–6 раз меньшие по площади, чем у азиатского слона, и в 10–12 раз меньшие, чем у африканского слона, короткий волосатый хвост, обильные жировые отложения под кожей (Верещагин, 1971, 1979; Шило, 2001). Однако, представлению о крайне суровых условиях территорий, где обитали мамонты, противоречит ряд данных. Так, в настоящее время в пределах южной границы ареала мамонта (см. рис. 2.1), в среднем течении Янцзы, сохраняется теплолюбивый вид – китайский аллигатор (который более нигде не встречается). В Леванте, поблизости от южной границы распространения мамонта, последние нильские крокодилы были уничтожены в 30-е годы XX в., но еще сохраняется реликтовый, изолированный участок ареала африканской трехкоготной черепахи *Trionyx triunguis* (распространенной на большей части африканского континента). Во Флориде и по нижнему течению Миссисипи по-прежнему обитает американский аллигатор

(Иорданский, 1969; Дроздов, 1969). Все эти виды никак не могли бы сосуществовать с мамонтом в условиях холодного и сухого климата, который моделируется в большинстве палеореконструкций для всего ареала мамонта.

У северной границы ареала, на Новосибирских островах, вместе с мамонтом существовала богатая фауна (Черский, 1891), о чем уже сказано выше.

Материалы по питанию мамонта позволяют представить облик растительного покрова. Летом мамонты питались преимущественно травой (луговыми злаками, осоками, пушицей), молодыми побегами и корой деревьев и кустарников (ив, берез, ольхи, чозении, лиственницы); зимой – подсохшей травой, побегами лиственных кустарников и хвойных деревьев (лиственницы, сосны, пихты) (Гетчинсон, 1899; Горлова, 1982; Украинцева, 1996). Суточная норма пищи крупного мамонта могла достигать 3,5–4,0 ц.

Изучение особенностей питания мамонта у северной границы ареала позволило заключить, что в позднем плейстоцене граница распространения древесной растительности в северной Евразии проходила значительно севернее современной. Главной причиной этого было более северное, чем сейчас, простираение евразийской суши, обусловленное наиболее мощной за плейстоцен регрессией Мирового океана. Соответственно и климат на крайнем севере Сибири в то время был более благоприятный для различных крупных травоядных животных, чем в настоящее время, о чем писал еще И.Д. Черский (1891). Значительно севернее была граница криогенных вюрмских степей и лесостепей, тогда как в настоящее время от этой гигантской гиперзоны сохранились на северо-востоке Азии вплоть до Гренландии лишь очень ограниченные по площади реликтовые участки степной растительности (Юрцев, 1976).

Разумеется, по громадной меридиональной протяженности эта гиперзона не была однородной. В силу радиационной зональности и действия региональных факторов, климатические условия на различных ее территориях были различны. Общим же для нее было абсолютное господство открытых и полуоткрытых ландшафтов и наличие лесных сообществ преимущественно в поймах рек (Тугаринов, 1929; Формозов, 1969 и др.).

В течение древнего и раннего голоцена мамонт исчезает почти на всей территории Северной Евразии, о чем можно судить по катастрофическому сокращению числа находок. При этом каких-либо закономерных изменений границ ареала по сравнению с поздним плейстоценом не отмечено. Остатки костей мамонта найдены в тех же районах, где он обитал в конце плейстоцена (см. рис. 2.1). В среднем и позднем голоцене остатков мамонта на материковой части Евразии не обнаружено. Наиболее поздние находки – остатки 24 мамонтов с острова Врангеля, датируемые от 7710 до 3730 л.н. (Вартанян и др., 1992; Аверьянов и др., 1995; Сулержицкий, 1995).

Шерстистый носорог. Характерный спутник мамонта в позднем плейстоцене – шерстистый носорог; ареал мамонта полностью перекрывает ареал шерстистого носорога (Флеров и др., 1955; Кальке, 1976; Каталог., 1981; Верещагин, Барышников, 1985). Ареал шерстистого носорога меньше ареала мамонта; он не обнаружен на Аляске, в Фенноскандии и в Японии (рис. 2.2). Исходя из особенностей морфологии и питания шерстистого носорога, можно полагать, что он был обитателем открытых и полуоткрытых ландшафтов. В отличие от мамонтов, ему, скорее всего, не были свойствен-

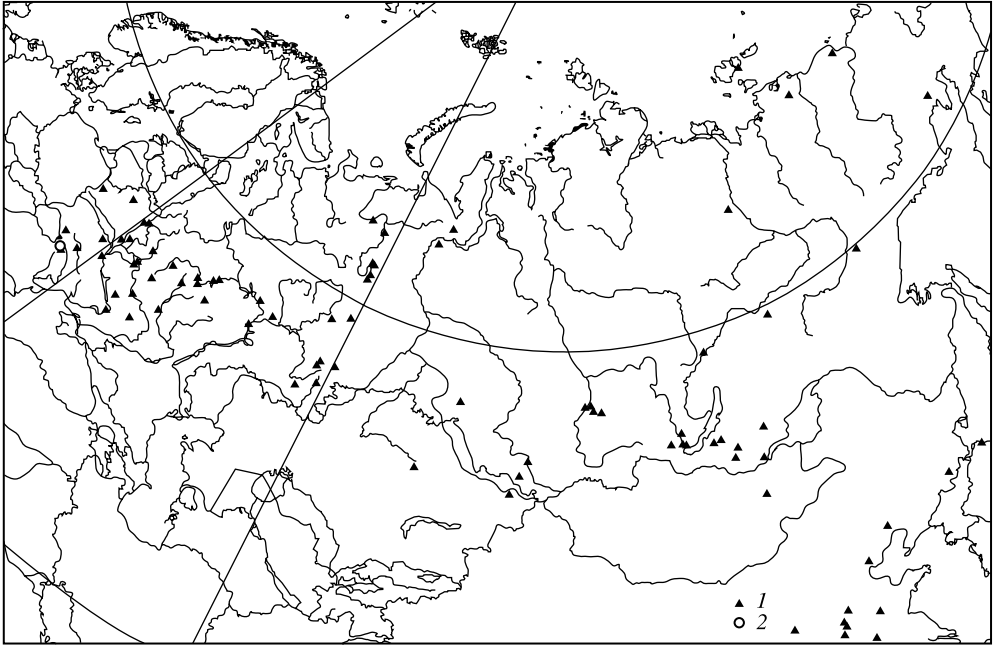


Рис. 2.2. Изменение ареала шерстистого носорога в позднем плейстоцене и голоцене:
 1 – находки остатков шерстистого носорога в позднем плейстоцене; 2 – находки остатков шерстистого носорога в голоцене

ны длительные и протяженные миграции, что, вероятно, и ограничивало возможности расселения.

В позднем плейстоцене пунктов находок шерстистого носорога заметно меньше, чем мамонта, но большая их часть совпадает с точками находок второго вида. В раннем голоцене известны находки шерстистого носорога на западе Украины и на севере Молдавии (Береговая, 1984). Имеются документально не подтвержденные сведения о том, что в районе слияния Волги и Камы этот вид дожил до средневековья (Пидопличко, 1951). Малое число костей шерстистых носорогов на стоянках можно объяснить особенностями их биологии (это нестадные животные, численность которых, видимо, была невысокой), а также тем, что они не были объектом активной охоты. Исключение – ангарские стоянки Мальта и Буреть (возраст – 14–12 тыс. л.н.) с многочисленными костными остатками шерстистых носорогов (Гарутт, Боскоров, 2001).

Гигантский олень. Представитель специализированной группы, вымершей в мезолите – гигантский олень. Размер рогов у самцов этих оленей (до 3,7 м в размахе) дает основание предположить, что они обитали в открытых и полуоткрытых ландшафтах, вероятно придерживаясь долин рек, поскольку нуждались для питания в древесной и кустарниковой растительности (Пидопличко, 1951; Верещагин, Барышников, 1985).

В пределах Восточной Европы позднплейстоценовых находок этого вида немного. Они расположены в бассейнах Днестра, Западной Двины и Волги, в Крыму, Предкавказье и Закавказье, на Урале и в Прибайкалье. Во всех случаях кости найдены вместе с костями мамонта и шерстистого носорога

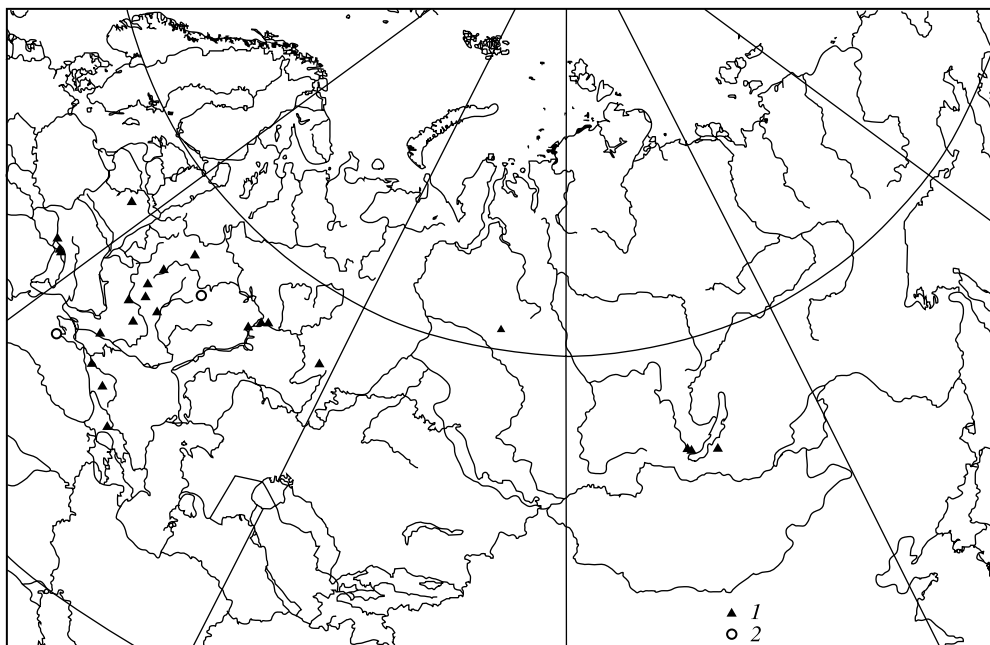


Рис. 2.3. Изменение ареала гигантского оленя в позднем плейстоцене и голоцене:

1 – находки остатков гигантского оленя в позднем плейстоцене; 2 – находки остатков гигантского оленя в голоцене

(рис. 2.3). На севере Германии находки костей этого вида встречаются вплоть до раннего голоцена, в Ирландии – до среднего голоцена (Каталог..., 1981; Верещагин, Барышников 1985). Остатки гигантского оленя раннего голоцена (мезолита) известны в Рязанской области (Кригер, 1950) и в Крыму (Бибииков, 1950).

Первобытный бизон. Многие систематики рассматривают первобытного бизона в качестве подвида современного американского бизона, широко распространившегося по Северной Америке не позже позднего плейстоцена (Каталог..., 1981). Трудность, с которой сталкиваются палеозоологи при изучении этого вида, обусловлена большим морфологическим сходством многих костей представителей родов *Bison* и *Bos* и их широкой изменчивостью (Алексеева, 1990). В описаниях фауны археологических стоянок Ширяевская (Цалкин, 1966), Дяздица и Наумово (Верещагин, Русаков, 1979), Рудь и Скок (Давид, 1978) и многих других, в силу отмеченных особенностей точные видовые диагнозы оказались невозможными.

Первобытный бизон – один из наиболее характерных и многочисленных крупных зверей мамонтовой фауны. Его позднплейстоценовый ареал занимал огромные пространства в пределах Евразии. Северная граница распространения бизона проходила от Финского залива к Онежской губе Белого моря, затем через бассейн Печоры к низовьям Оби, Енисея и Лены и далее на востоке до побережья Северного Ледовитого океана (далее СЛО). На юге бизон был распространен до Пиренеев, Аппенинского полуострова и Босфора, населял почти всю Малую Азию, Кавказ и Прикаспийскую низменность. Область распространения бизона охватывала верховья Иртыша,

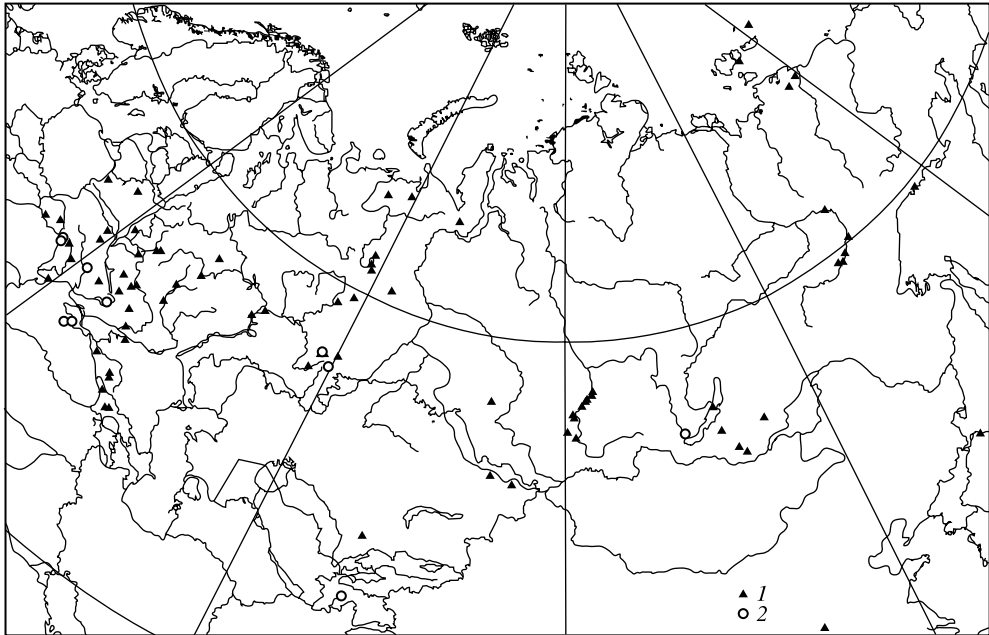


Рис. 2.4. Изменение ареала бизона в позднем плейстоцене и голоцене:

1 – находки остатков бизона в позднем плейстоцене; 2 – находки остатков бизона в голоцене

Оби и Енисея, север Монголии, север и северо-восток Китая, юг Приморья. На Корейском полуострове остатки этого вида пока не известны, но найдены в Японии (на Хонсю и Хоккайдо), а в пределах СЛО – на Новосибирских островах и на острове Беннета (Черский, 1891; Павлова, 1906; Колчак, 1907; Флеров и др., 1955; Кальке, 1976; Каталог..., 1981; Веркулич и др., 1989).

В раннем голоцене находок бизона значительно меньше, его местонахождения обнаружены в бассейнах Днестра, Южного Буга, Днепра, а также в Крыму, на Южном Урале и Прибайкалье (рис. 2.4). В Европе и на Кавказе бизон исчез около 10 тыс. л.н., но на востоке Сибири (р. Ангара) дожил до 8–10 веков н.э. (Верещагин, Барышников, 1985). Более поздних остатков бизона на территории бывшего СССР пока не обнаружено.

Ныне живущие или жившие в историческое время виды мамонтового комплекса

В эту группу включены не только ныне живущие виды, но и тур (исчезнувший в диком состоянии в XVII в.), зубр и лошади, из которых часть видов вымерла на различных этапах рассматриваемого здесь периода, а один вид – тарпан – в диком состоянии сохранялся до первой половины XIX века.

Тундровые виды. Северный олень. В большей части археологических работ северный олень считается типичным обитателем тундро-степей или даже арктическим элементом мамонтовой фауны (Громов, 1948; Верещагин, 2002). Зоологи, изучавшие рецентную фауну, подчеркивали, что северный олень распространен в тундре, лесотундре и тайге, а в смешанные леса не заходит (Гептнер и др., 1961; Наумов, 1963).

Однако, пытаясь восстановить ареал этого вида, необходимо учитывать, что еще в XVIII веке в периоды зимних кочевков он регулярно заходил на Украину, на север Калмыкии и постоянно обитал в современной Башкирии, а в XIX в. – в Ленинградской и Новгородской областях, в районе слияния Волги и Камы. На юго-востоке Тверской области северный олень был окончательно уничтожен в начале XX века. На западе Монголии северный олень исчез в историческое время, но сохранился на севере этой страны, на северо-западе Манчжурии, в Амурском крае, на севере Сихотэ-Алиня, на Сахалине (Паллас, 1773; Гептнер и др., 1961; Бобринский и др., 1965; Каталог..., 1981; Помишин, 1990; Distribution..., 1997).

В позднем плейстоцене ареал северного оленя в большей своей части совпадал с ареалом мамонта, но его южная граница почти на всем протяжении, кроме Западной и Центральной Европы, а также Причерноморья, проходила севернее (Флеров и др., 1955; Кальке, 1976; Каталог..., 1981; Черский, 1891 и др.). Известна одна находка мустьерского времени остатков северного оленя в Закавказье (Ерицян, Семенов, 1971). По материалам многочисленных позднепалеолитических стоянок средней полосы России, Украины, Урала, Сибири (Береговая, 1960, 1984) и Западной Европы (Цейнер, 1963), северный олень был одним из наиболее активно добывавшихся первобытными охотниками видов и на многих стоянках этого времени был основной и жизненно необходимой для человека добычей, потеснив или даже заменив в этом плане мамонта в позднем палеолите.

В раннем голоцене (мезолите) число находок остатков северного оленя резко сокращается, расположены они на большом расстоянии друг от друга и встречаются от Кеми и Печоры на севере, от Карпат и Прибалтики на западе до Крыма, Приднепровья и юга Сибири на юге и на востоке (рис. 2.5). В среднем голоцене (неолите) количество находок больше, но приурочены они в основном к центральным и северным районам Восточной Европы (Береговая, 1984) и Скандинавии (Хольтедаль, 1958). В позднем голоцене число находок еще больше, чем в предыдущие периоды голоцена, а их район расширяется на юг до Курской области и даже до Николаевской области Украины, до Урала и Зауралья.

В последние столетия ареал северного оленя в Евразии резко сокращался, его южная граница смещалась на север.

Лесные виды. Бобр, кабан, благородный олень, косуля, лось, зубр и тур – типичные обитатели доагрикультурного лесного пояса, реконструкция которого дана в главе 1, раздел 1.2. В современных, сильно преобразованных лесах, они избегают сомкнутых крупных лесных массивов и отдают предпочтение лесным ландшафтам, отдаленно напоминающим лесолуговостепные комплексы доагрикультурного типа, где есть разреженные леса с подростом широколиственных и мелколиственных деревьев и заросли кустарников, перемежающихся полянами с луговыми травами, низинными болотами, гарями, вырубками. Они широко осваивают лесостепные ландшафты, а по долинам рек способны проникать в глубь степей, полупустынь и пустынь. На севере бобры и лоси доходят до тундры, придерживаясь островных и долинных лесов, и даже чистых ивняков. Практически для всех этих видов наиболее благоприятны экотонные местообитания (за исключением чисто горных), отличающиеся повышенной мозаичностью.

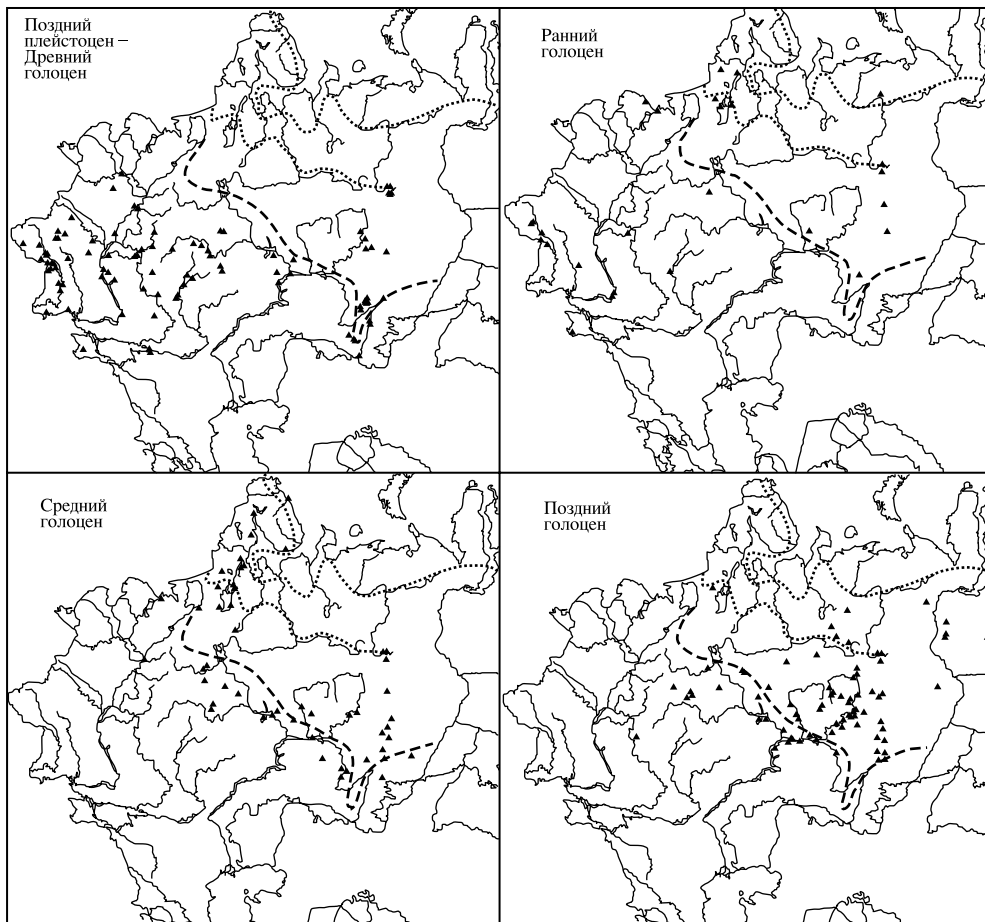


Рис. 2.5. Изменение ареала северного оленя в позднем плейстоцене и голоцене:

Треугольники – находки остатков северного оленя, пунктирная линия – восстановленная южная граница ареала за историческое время (Гептнер и др., 1961); штриховая линия – современная (на середину 50-х годов 20 в.) граница ареала (Гептнер и др., 1961).

Речной бобр – характерный обитатель рек и озер, его жизнь тесно связана с водой и прибрежной древесной растительностью. Уже в силу этого он не так резко реагировал на климатические изменения плейстоцена и голоцена и исходно имел громаднейший ареал: от Заполярья до областей с субтропическим климатом. В летнее время бобры питаются преимущественно водной растительностью, а в остальные сезоны – почти исключительно корой и побегами деревьев с мягкой древесиной (способных к быстрому воспроизводству и росту), которые они активно заготавливают на зиму.

Позднеплейстоценовые остатки речного бобра весьма малочисленны и пространственно очень сильно разобщены (рис. 2.6), что, безусловно, связано со специализацией древних охотников. Крайняя южная точка распространения бобра в этот период известна для Месопотамии (Сноп, 1949; цит. по: Рогинский, 1966), ряд находок – для Закавказья (Бурчак-Абрамович, Гаджиев, 1962 и др.). По-видимому, максимальным распространение бобра

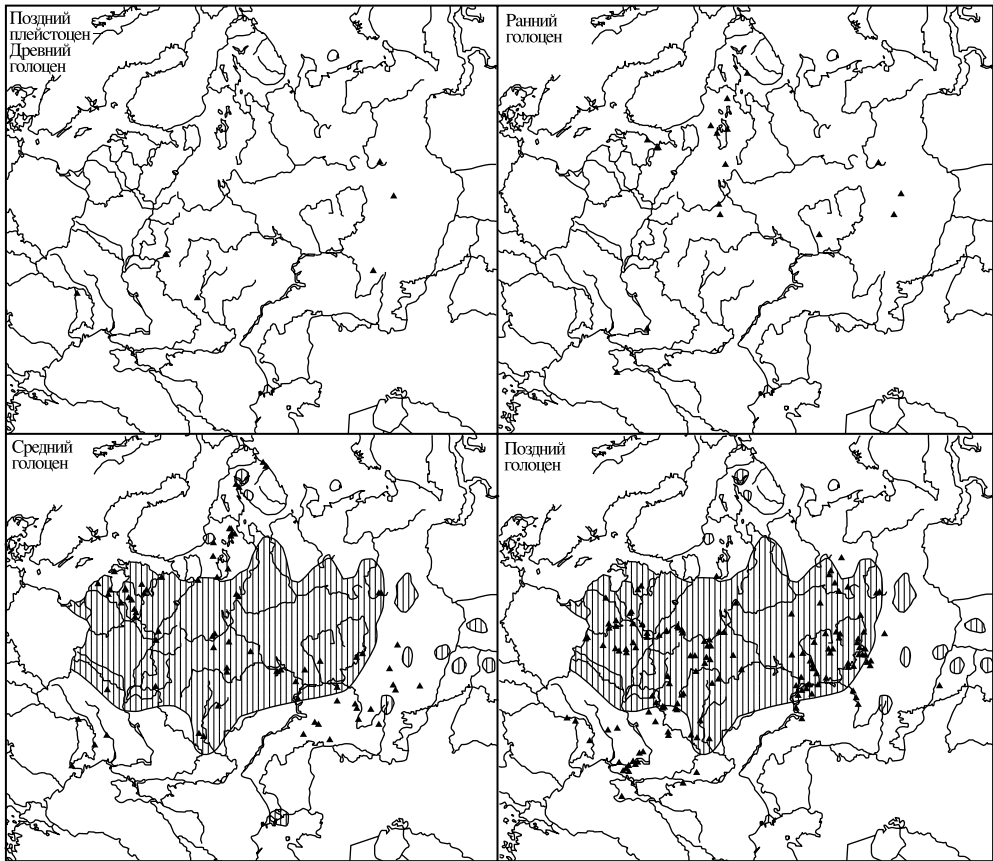


Рис. 2.6. Изменение ареала бобра в позднем плейстоцене и голоцене:

треугольники – находки остатков бобра, штриховка – современный ареал бобра (Бобринский и др., 1965)

было в голоцене в связи с развитием множества пресноводных водоемов на аккумулятивно-трансгрессивной стадии развития рельефа, но еще до прямого и весьма активного воздействия на этот вид человека (Лавров, 1981).

В начале позднего голоцена бобр становится важным объектом охоты, атрибутом религиозных культов и предметом широкой меновой торговли, а затем и интенсивного коммерческого промысла, который инициировал процесс русской колонизации громаднейших пространств Северной Азии в XVI – XVII веках. В результате сильно сократилась численность этого зверя и его ареал (Скалон, 1951; Алексеева и др., 1996; Боескоров, 2001).

Еще в историческое время бобр был известен на реках Печоре, Сосьве, на Северном Урале, на реках Дон и Хопёр. Самые северные находки остатков бобра описаны на Оленьем острове у северного побережья Кольского полуострова, на Вайгаче, а в низовьях Енисея (около 70° с.ш.), на юге Ямала найдены остатки бобровой плотины (Гурина, 1961, 1997; Калякин, 1985, 1995). До XIX в. бобры жили на многих реках вблизи Байкала и по притокам р. Лены, вероятно, и в бассейне реки Анадырь (Скалон, 1951; Окладников, 1953; Лавров, 1981; Дёжкин и др., 1986; Калякин, Турубанова, 2001).

Начиная с конца XVII – начала XVIII века, численность бобра падает еще более резко и ареал его продолжает сокращаться из-за истребления его человеком в погоне за ценным мехом и бобровой струей. Кроме прямого истребления в южной части ареала на эти процессы большое влияние оказало уничтожение приречных лесов. Максимально ареал бобра сокращается к началу XX века: звери сохранялись только в среднем течение р. Днепр, в верховьях рек Березины и Сожа, по среднему течению реки Воронеж, в Западной Сибири – по рекам Конда и Сосьва, а также в верховьях реки Енисей (Скалон, 1951; Лавров, 1981). С 20–30-х годов предпринимаются специальные усилия не только по охране бобра, но и по его восстановлению. В настоящее время бобр восстанавливается на многих территориях Восточной Европы (Лавров, 1981; Соловьев, 1991).

Кабан населяет лиственные и смешанные водораздельные и пойменные леса, облесенные склоны гор, плавни южных рек (Млекопитающие..., 1993); оптимальны для него леса с господством дуба, бука, граба, яблони, груши и других плодовых деревьев, а также хорошо увлажненные луговины. Кабан – всеядное животное – ест дикие и многие культурные растения, их плоды (желуди, буковые и лещиновые орехи, плоды фруктовых деревьев и т.д.) и мелких животных (земляных червей, насекомых и их личинок, лягушек, ящериц, змей, яйца птиц и птенцов, мелких грызунов и их кормовые запасы).

В конце плейстоцена и древнем голоцене остатки кабанов немногочисленны (рис. 2.7). В среднем голоцене число находок существенно больше, что связано с возрастанием его доли в охотничьей добыче. Уже в историческое время ареал кабана сокращается в северо-западной и центральной частях Восточной Европы. Лишь в последние десятилетия, начиная с 70-х годов XX века, кабан активно продвигается на север и северо-восток Европейской России (до юга Карелии и Архангельской области, до Костромской и Кировской областей). Это связано с сокращением численности сельского населения и с увеличением площадей мелколиственных лесов, вырубок, зарастающих полей, представляющих собой хорошие кормовые угодья.

Благородный олень – обитатель лесостепной зоны (Гептнер и др., 1961; Млекопитающие..., 1993). Наибольшую роль в его питании играют травы, кустарники и деревья (побеги, листья, почки, хвоя, кора), а также плоды дуба и бука.

В конце плейстоцена кости благородного оленя во многих районах часто встречаются вместе с остатками мамонта, шерстистого носорога и других видов мамонтовой фауны на западной, южной и центральной части Восточной Европы (включая Крым и Кавказ), на Урале, в верховьях рек Иртыш, Енисей и Ангара, а также на Тянь-Шане. Самые северные районы его обитания – Новосибирские острова, Колымская низменность и Аляска (Каталог..., 1981; Черский, 1891; Боесков, 2003). В раннем голоцене местонахождений остатков благородного оленя значительно меньше, чем в конце плейстоцена, но они есть на северо-западе Русской равнины (рис. 2.8). В среднем голоцене число местонахождений, где найдены остатки благородного оленя, больше, чем в раннем голоцене. В позднем голоцене число находок этого вида максимально, до XVIII в. он еще обитал на южном Урале (Паллас, 1773). За историческое время северная граница ареала заметно переместилась на юг.

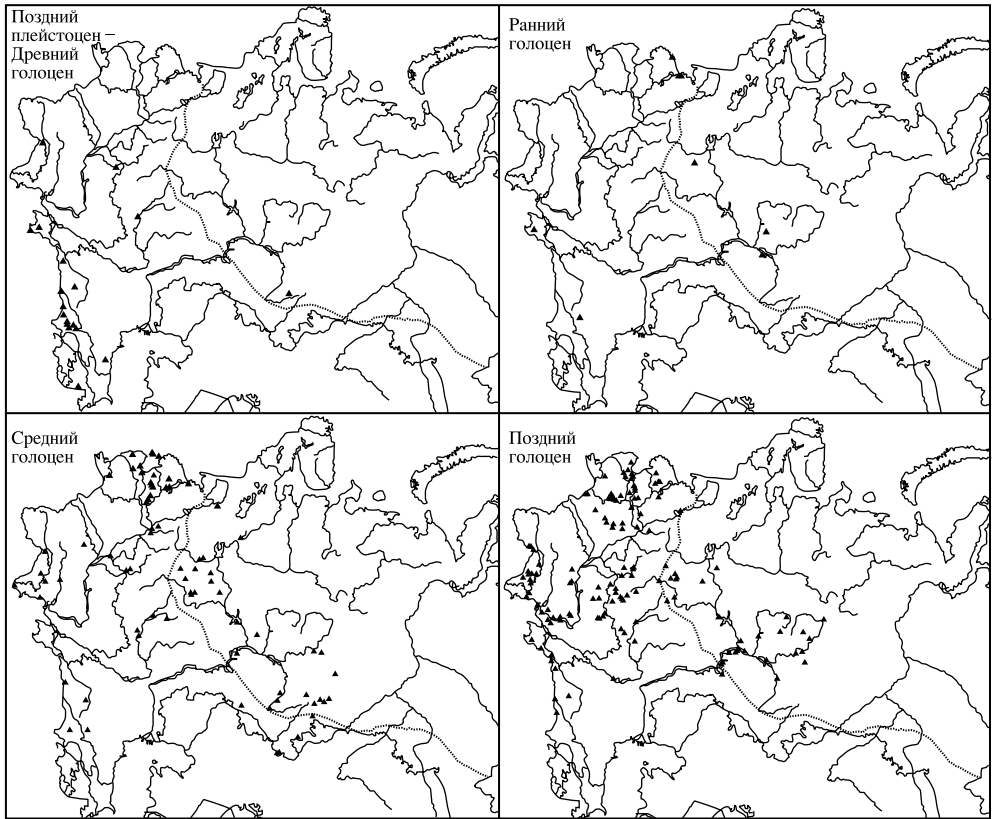


Рис. 2.7. Изменение ареала кабана в позднем плейстоцене и голоцене: треугольники – находки остатков кабана; пунктирная линия – восстановленная северная граница ареала за историческое время (Гептнер и др., 1961)

Косуля – обитатель лесов и лесостепи. Обширных открытых пространств она избегает, также как и глухих лесов. Косуля встречается даже в тростниковых или камышовых зарослях по берегам степных, полупустынных озер, но предпочитает светлые леса, богатые лиственным подлеском и подростом, чередующиеся с полянами, прогалинами и лужайками (Гептнер и др., 1961). Широкому проникновению косули в зону тайги в последние десятилетия благоприятствовали вырубki, появление гарей, зарастающих лиственным молодняком. Относительное значение в питании косули двух основных компонентов – травянистой и древесно-кустарниковой растительности – сильно меняется в зависимости от конкретных природных условий. Значение трав в корме косули особенно велико в бесснежный период года, древесно-кустарниковой растительности – в зимний (Млекопитающие..., 1993).

Остатки косули в конце плейстоцена относительно немногочисленны (рис. 2.9): в Молдавии, Крыму, на Кавказе, на Южном и Северном Урале. В раннем голоцене косуля распространялась до Кольского полуострова. Наибольшее сокращение ареала косули происходит в позднем голоцене.

Лось населяет почти весь лесной пояс, встречается и в лесотундре, придерживаясь зимой островных елово-лиственных лесов по долинам рек По-

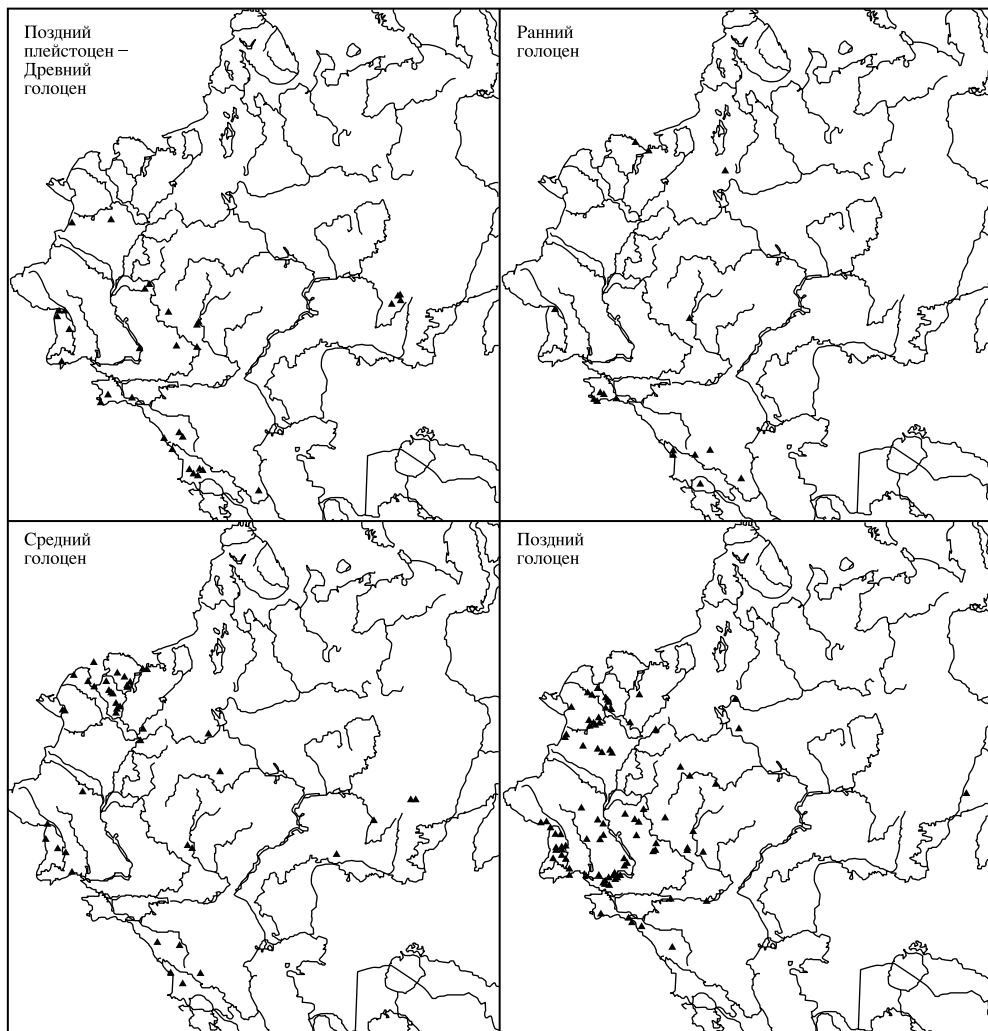


Рис. 2.8. Изменение ареала благородного оленя в позднем плейстоцене–голоцене: треугольники – находки остатков благородного оленя

лярного Урала, зарослей ивняков по ложбинам и берегам рек, а также березняков и осинников. Местами лось выходит в открытые тундры, удаляясь на несколько сотен километров от границы сплошных лесов, на зиму уходит к югу – в лесотундру. Лось достаточно обычен в лесостепи, здесь он придерживается, главным образом, островных (лиственных, сосновых) или пойменных лесов. По долинам рек лоси проникают в зону степей, где живут по берегам рек и озер, поросших ивняком, летом встречаются на осоковых болотах, поросших тростником и даже в открытой степи, на 100–150 км южнее границы постоянного обитания. В теплый период года лось предпочитает местности, где есть богатые водной растительностью водоемы, заросшие по берегам ивняком, кустарниками или лесом. К регулярно используемым местобитаниям относятся также заболоченные ольшаники, болота (часто поросшие ивами, кустарниковой березой или сосной), особенно если они пере-

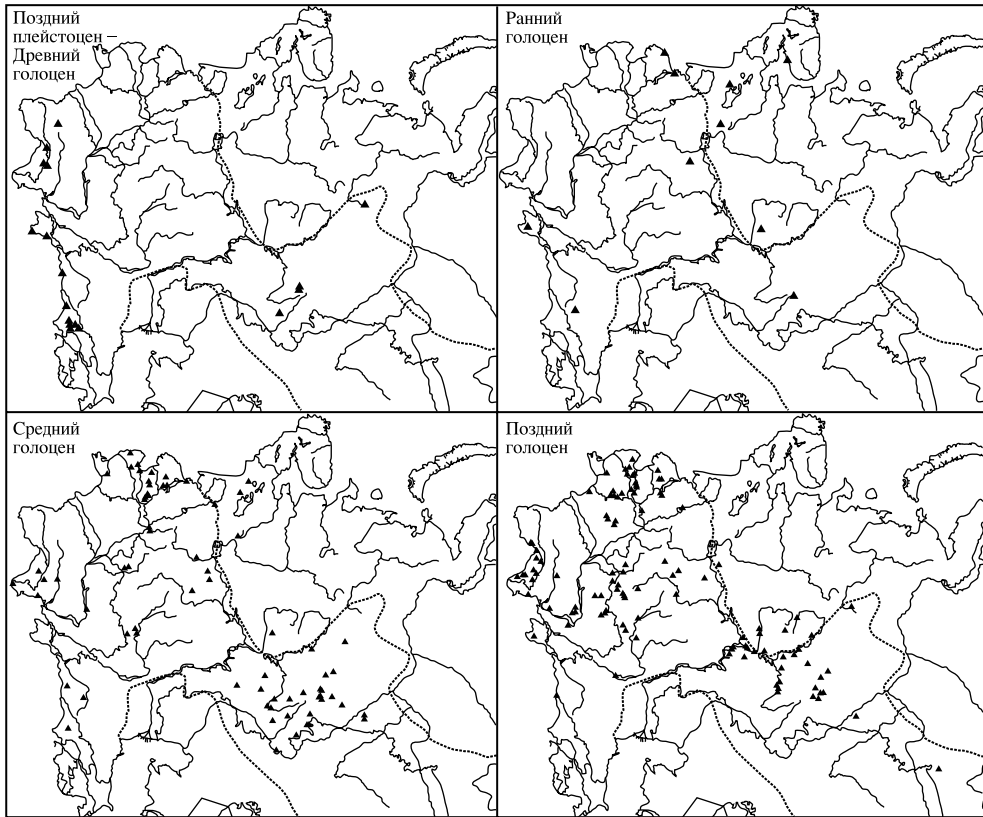


Рис. 2.9. Изменение ареала косули в позднем плейстоцене–голоцене: треугольники – находки остатков косули; пунктирная линия – современный ареал (Гептнер и др., 1961)

межаются сухими облесенными гривами или граничат с большими массивами лесов. Особенно велико значение молодых гарей и лесосек, где много трав и есть поросль лиственных деревьев. Чем богаче ландшафтная мозаика, тем благоприятнее она для лосей (Млекопитающие..., 1993). В больших сплошных массивах леса, однообразных по составу древесной растительности, лоси всегда малочисленны. У лосей хорошо выражена сезонная смена кормов. Летом основную роль в питании играют травы водных, прибрежно-водных и влажных мест обитания. Основная пища зимой – побеги и кора деревьев и кустарников.

В плейстоцене лось был распространен в Восточной Европе от Закавказья до севера Украины, Оки, среднего течения Волги и верховьев Печоры (Флеров и др., 1955; Кальке, 1976; Каталог..., 1981). Позднеплейстоценовые остатки лося известны из Прикарпатья, центральных и восточных районов Восточной Европы и с Кавказа (рис. 2.10). В раннем голоцене ареал лося существенно расширяется, включая Скандинавию, весь север Восточной Европы. В среднем и позднем голоцене число находок резко возрастает, а их район расширяется до побережья Баренцева моря и некоторых прилежащих островов (Б. Олений и Вайгач) на севере, до бассейнов Кубани, Дона и Днестра на юге. Особенно обильными находки становятся в позднем голоцене,

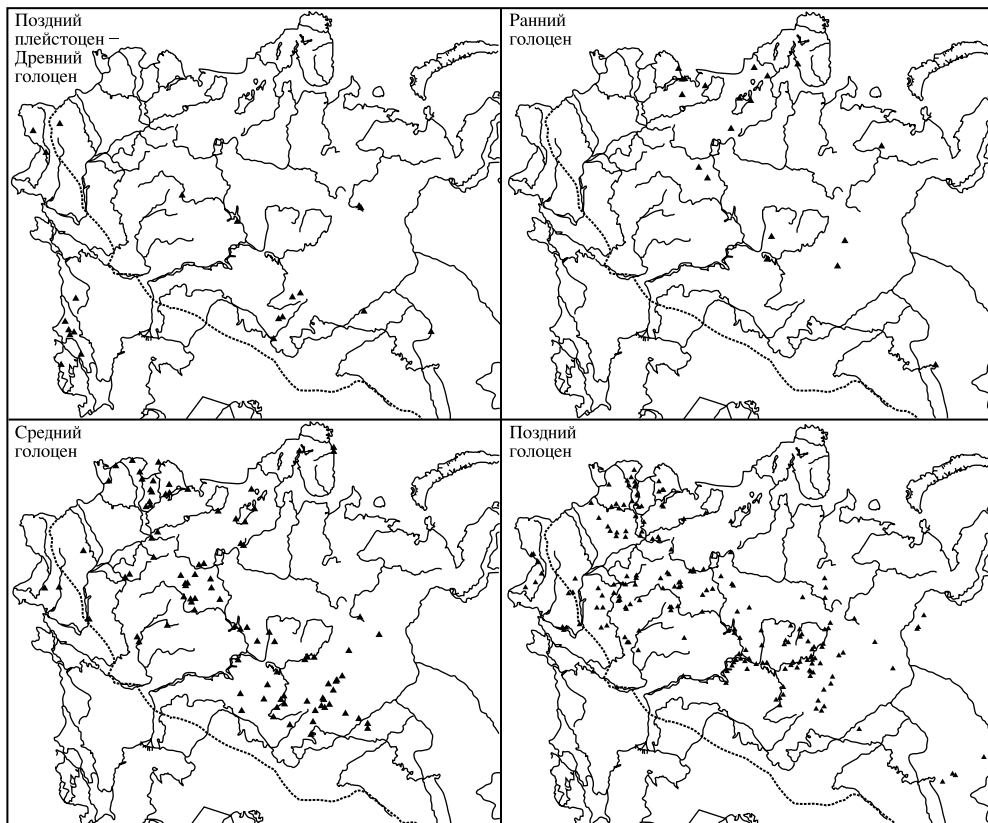


Рис. 2.10. Изменение ареала лося в позднем плейстоцене–голоцене:

треугольники – находки остатков лося; пунктирная линия – южная граница области заходов (Гептнер и др., 1961)

когда параллельно усилению товарообмена и появлению пушного промысла значительно интенсивнее становится охота и на крупных «мясных» животных, в первую очередь, лося и бурого медведя, поскольку стадные копытные в средней полосе Восточной Европы к этому времени уже совершенно или почти уничтожены (Алексеева и др., 1996). В этот период еще более расширяется и район находок лося в южных и центральных районах Восточной Европы (на юг вплоть до Закавказья), но на севере региона они уже сокращаются. Современный ареал лося, по сравнению позднеплейстоценовым и с позднеголоценовым, существенно сократился. За историческое время лось исчез из материковых районов Западной Европы (но обычен в Скандинавии), в Молдавии и на большей части Украины, из Закавказья и бассейна Кубани (Верещагин, 1956; Гептнер и др., 1961).

Зубр (плейстоценовый и голоценовый) не имеет четкой адаптации к лесным или степным условиям. И.Г. Пидопличко (1951) считает основным местом обитания зубров открытые пространства лугового и степного типа. Обитание современных зубров в лесных условиях, по его мнению, в значительной мере обусловлено антропогенными факторами. Для зубров, живущих в лесу, нужны открытые травянистые места, условия для сезонных ко-

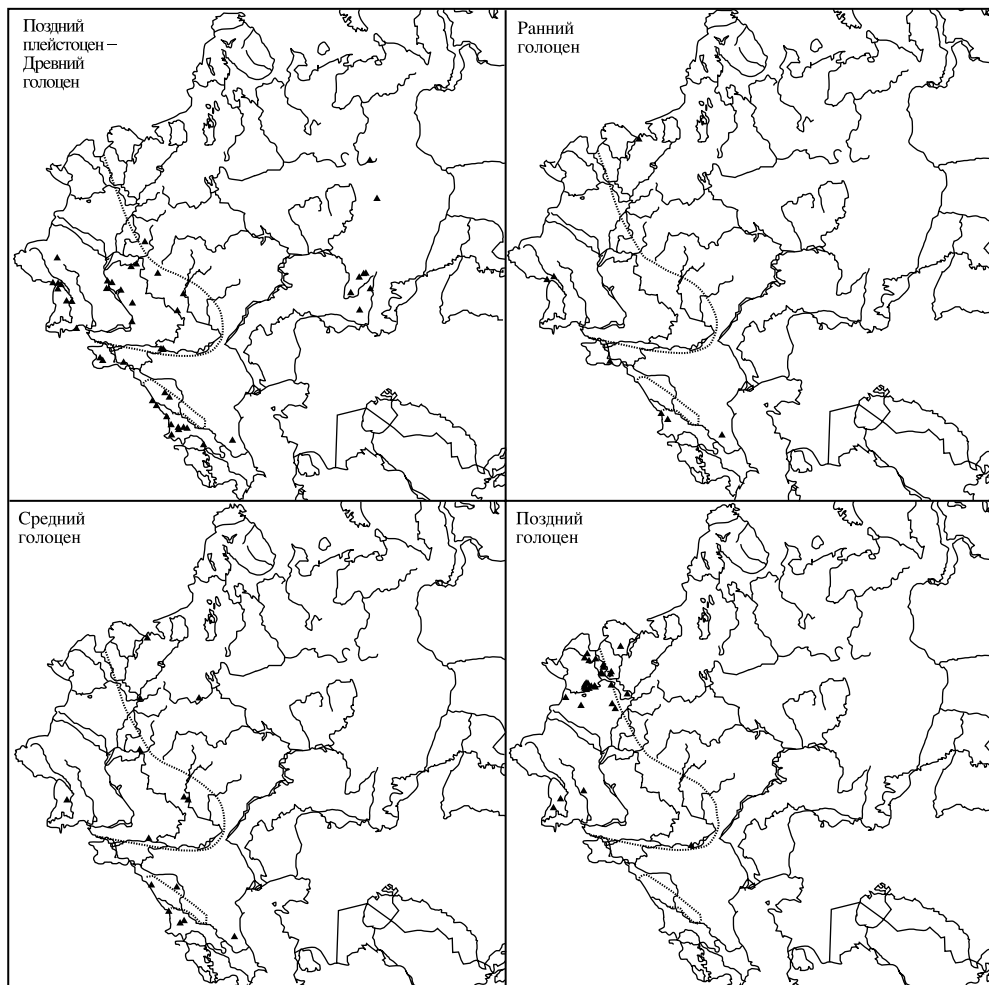


Рис. 2.11. Изменение ареала зубра в позднем плейстоцене–голоцене:

треугольники – находки остатков зубра; пунктирная линия – вероятная граница распространения зубра за историческое время (Гептнер и др., 1961)

человек. Другие исследователи считают, что зубр – обитатель лесных сообществ (Гептнер и др., 1961; Зубр..., 1980), а использование открытых пространств (степей, альпийских лугов) им несвойственно. Вероятно, наиболее благоприятные условия обитания зубров – лесо-лугово-степные комплексы (см. главу 1, раздел 1.2). На Кавказе зубры предпочитают пастись у верхних пределов лесного пояса (Млекопитающие: копытные, 1993). Основу питания зубров составляют побеги и кора деревьев и кустарников, значительная доля представлена травянистой растительностью (Зубр..., 1980).

Находки остатков зубра, датированных поздним плейстоценом, приурочены к областям находок остатков мамонта и шерстистого носорога. Большинство местонахождений расположено в юго-западных и южных районах Русской равнины, на Кавказе и Урале (вплоть до верховьев Печоры) (рис. 2.11.), в Минусинской котловине и верховьях Ангары. Число находок в

раннем голоцене значительно меньше: на побережье Финского залива, в бассейне Днестра, на Кавказе и Прибайкалье. В среднем голоцене частота обнаружения вида та же, но добавляются находки в бассейне Западной Двины и Волги, Днестра и Дона, а в позднем – в западных и южных районах Восточной Европы, Нижнему Дону частота встреч этого вида вновь возрастает.

Местонахождения зубра сильно удалены друг от друга. В этом проявляется неполнота палеонтологической летописи, так как известны литературные источники, где упоминается присутствие зубров на Северо-Западном Кавказе и в «Беловежской пуще». Последние зубры были истреблены на Карпатах и в горах Трансильвании около 1790 г., на Кавказе – к 1926 г. (Каталог..., 1981).

Первобытный бык или тур встречается на территории Восточной Европы крайне редко. Одомашнивание тура произошло в неолите, около 4000 лет назад (Громова, 1940; Цалкин, 1961; Тимченко, 1972; Мерперт, 1974). По мнению Л.И. Алексеевой (1990) исследователи очень часто остатки первобытного тура ошибочно относили к роду *Bison* и наоборот.

Сведений об экологии тура очень мало. В Европе, по крайней мере, в историческое время, он придерживался лесов, частью даже сплошных, сырых и заболоченных. Но на большей части ареала он жил в разреженных лесах, в лесостепи и на открытых степных пространствах со слабо развитой лесной растительностью. Весьма вероятно, что сплошные лесные массивы, в которых дольше всего сохранялись литовские и польские туры, были для них (как и для зубра) последним прибежищем, куда животные были отеснены человеком. Туры жили небольшими группами, объединяясь в зимнее время, а летом держались в одиночку. В питании осенью, кроме травы и побегов деревьев и кустарников, играли известную роль желуди, на которых звери сильно жирели (Гептнер и др., 1961).

На позднепалеолитических стоянках остатки тура отмечены на западе Русской равнины (бассейны Днестра, Десны, Днепра, Дона и Волги вплоть до Урала), в Крыму, на Кавказе и в Прибайкалье (рис. 2.12). В раннем голоцене (мезолите) находки тура очень редки, но они появляются на побережье Финского залива. В среднем голоцене число находок больше, но в основном, за счет Прибалтики. На Кавказе его остатков пока не обнаружено. В позднем голоцене остатки тура снова становятся редкими. На протяжении всего голоцена он был объектом охоты древнего человека. Туры дожили до начала XVII века (1627 г.) в лесных областях Польши и Литвы (Гептнер и др., 1961).

Степные виды. Степной сурок или байбак живет колониями, роет норы глубиной до 2,5 м, зимой впадает в спячку (Сурки, 1980; Румянцев и др., 1996). Если почвенная мерзлота достигает камер сурков, они замерзают. Таким образом, находки ископаемых остатков сурков указывают на наличие открытых пространств, которые не подвергались промерзанию до такой глубины.

Находки сурка в позднем плейстоцене относительно многочисленны: в южных и центральных регионах европейской части, на Кавказе и на Урале (рис. 2.13), на юге Сибири и в Северном Казахстане. В раннем голоцене (мезолите) число находок сокращается, но сурок есть в Крыму, на Кавказе и Южном Урале. В среднем голоцене обнаружено всего четыре местонахож-

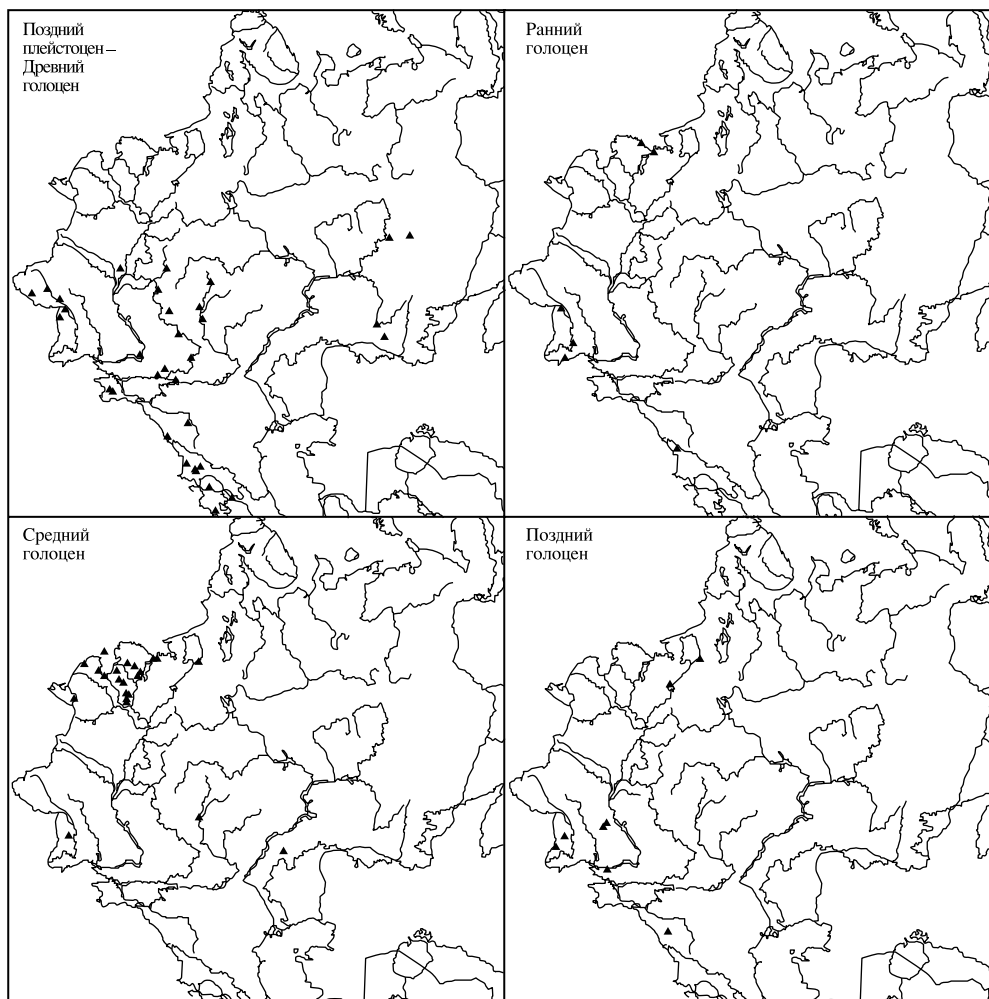


Рис. 2.12. Изменение ареала тура в позднем плейстоцене–голоцене: треугольники – находки остатков тура

дения сурка – в предгорьях Южного Урала, на северо-западе Мещеры, на западе Ивановской области и в Приднестровье. В позднем голоцене (эпоху железа) несколько увеличивается число находок, особенно в южных районах: в бассейнах Днепра и Дона, в Предкавказье и в Среднем Поволжье.

Предполагается, что в первой половине голоцена условия жизни сурков нарушила мезофитизация травяного покрова и трансгрессия лесов. Позже под влиянием усиливающейся пастбищной дигрессии степи Русской равнины вновь стали более ксерофитными, что, вероятно, способствовало расширению его ареала и росту численности (Динесман, Савинецкий, 2000). Коренного населения в районах обитания сурков в то время почти не было, а кочевое скотоводство сурку благоприятствовало. Процветание байбака на Русской равнине остановила распашка степи и лесостепи. Оседлое население росло, развивалось земледелие, дробя ареал на мелкие поселения, делая их уязвимыми для прямого уничтожения, что пагубно повлияло на

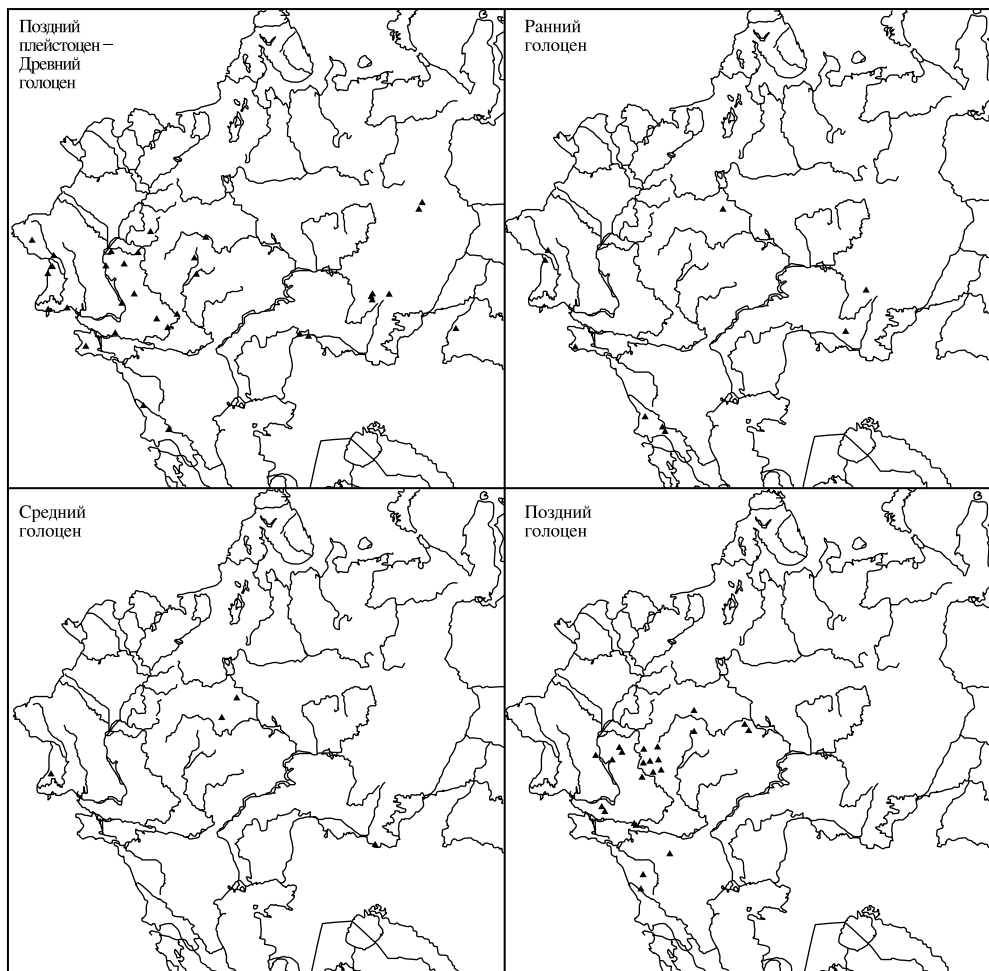


Рис. 2.13. Изменение ареала сурка-байбака в позднем плейстоцене–голоцене: треугольники – находки остатков сурка

численность и ареал сурка, но еще до XVIII в. сурки были распространены на север вплоть до Тамбовской области (Паллас, 1773), а до начала XIX в. – до Калужской области (Зельницкий, 1804). В последние десятилетия численность и ареал сурка восстанавливается (Румянцев и др., 1996).

Необходимо учитывать, что в позднем палеолите, мезолите и неолите специального промысла сурков не было (таковой появляется фактически лишь в самом конце голоцена, в новейшее время), что, естественно, влияет на количество исходных материалов, дающих основу для создания приведенных карт.

Лошади. В этой работе не проводились исследования ареалов отдельно по каждому виду рода *Equus*, обитавших в пределах бывшего СССР в позднем плейстоцене и голоцене. Согласно обзору И.Е. Кузьминой (1985), в Восточной Европе на протяжении интересующего нас периода (или части его) обитали следующие виды лошадей:

• широкопалая лошадь *E. latipes*, распространенная в позднем плейстоцене на Русской равнине и в Молдавии, а в голоцене – от центра Русской равнины, возможно, до Румынии;

• уральская лошадь *E. uralensis*, распространенная от Северного Приуралья и Зауралья до юга Урала в позднем плейстоцене, а в голоцене (7–5 тыс. л.н.) отмеченная в Северном Прикаспии;

• лошадь Пржевальского *E. przewalskii* («Ископаемых остатков, достоверно относящихся к этому виду не известно» (Каталог..., 1981), Х.Д. Кальке (1976) полагает, что юго-восточная граница распространения этого вида в позднем плейстоцене в Восточной Азии проходила от крайнего юга Приморья, огибая Корейский полуостров, а далее протягивалась на юг вдоль побережья Желтого моря и сворачивала на запад; в XIX в. лошадь Пржевальского обитала на севере Центральной Азии на север до Монгольского Алтая, а к концу XX в. этот вид, возможно, уже не сохранился в диком состоянии (не исключено, что в доисторические времена он обитал на юге Сибири и на востоке Казахстана, но ископаемые остатки лошадей с этих территорий обозначались как *Equus sp.*);

• тарпан *E. gmelini*, известен с мезолита до XIX в. от Причерноморья на север до Польши, 59° в Прибалтике и центральных районов Восточной Европы (до начала железного века; см.: Алексеева, 2001), а во второй половине XVIII в. еще обитал в степях по верхнему Дону (Гмелин, 1771), в южном Приуралье и на северо-западе современного Казахстана (Паллас, 1773); последние дикие тарпаны в Польше были отловлены в 1808 г. и розданы крестьянам, а на Украине истреблены полностью к середине XIX в.; так называемый лесной тарпан, населявший дольше всего леса Германии, Польши и Литвы, был полностью уничтожен к 1814 г. (Каталог..., 1981);

• европейский плейстоценовый осел *E. hydruntinus*, известный для позднего плейстоцена, был распространен от юга Западной Европы до Предкавказья, Закавказья и предгорий Средней Азии, а в Крыму обитал до мезолита;

• кулан *E. hemionus* в позднем плейстоцене имел громадный ареал от устья Хатанги и острова Бегичева почти до Колымы – на севере, до Причерноморья, Малой Азии, Аравийского полуострова, юга Западной Сибири, Центральной Азии, северо-востока Китая, о. Хонсю (северной половины) – на юге. Еще в историческое время обитал в степях Украины (где он обитал до средневековья), Крыма, Закавказья, Прибайкалья, Забайкалья, а до XVIII в. сохранялся в степях Волжско-Уральского междуречья, Казахстана и равнинной Средней Азии, где в XX в. оставался лишь крошечный «очажок», населенный этим видом – Бадхызский заповедник (Паллас, 1773; Гептнер и др., 1961; Кальке, 1976; Каталог..., 1981); за пределами России он был распространен от западной части Манчжурии до Синцзяня, Тибета, Пакистана и Аравии;

• отметим также, что на территории Восточной Европы (и на севере Азии) остатки ископаемых лошадей во многих работах идут под наименованием «кабаллоидных лошадей» или *Equus sp.*

Все виды диких лошадей – стадные животные, обитатели полуоткрытых и открытых пространств преимущественно с твердыми грунтами, способные на дальние и длительные кочевки и питавшиеся в основном травянистой растительностью.

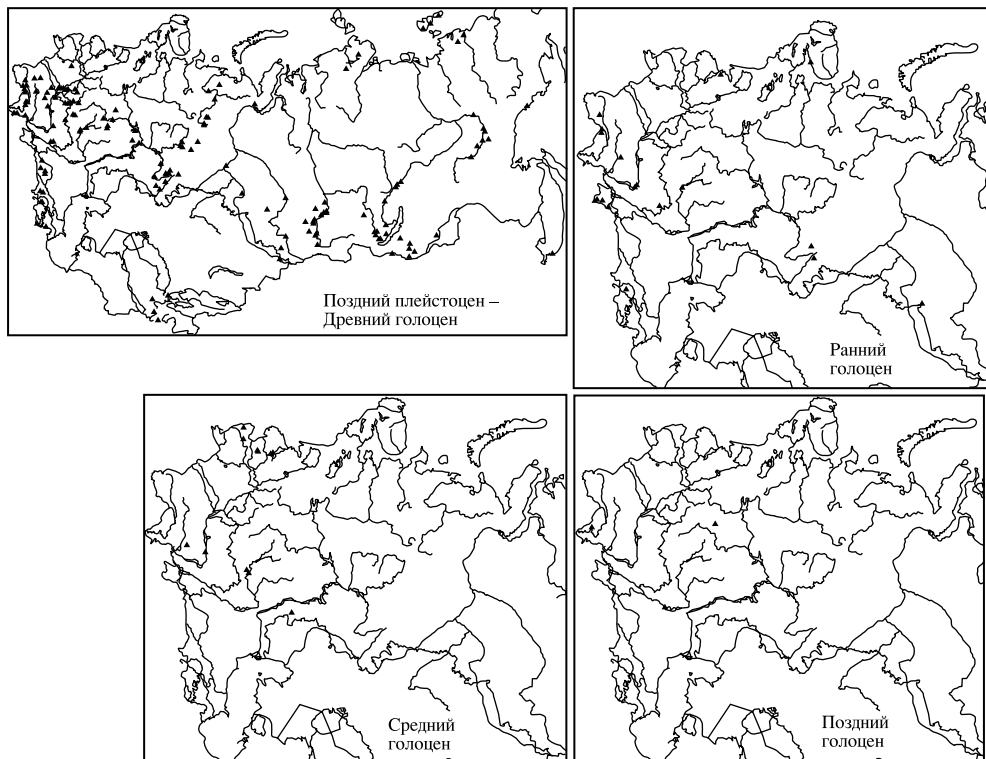


Рис. 2.14. Изменение ареала диких лошадей в позднем плейстоцене–голоцене: треугольники – находки остатков лошадей

Общий ареал диких лошадей, обитавших с позднего плейстоцена в пределах Северной Евразии представлен на рис. 2.14. Стоит добавить, что в позднем вюрме ареал лошадей на севере достигал Новосибирских островов (Черский, 1891) и о. Беннета (Веркулич и др., 1989). Во множестве случаев остатки лошадей находятся совместно с остатками мамонтов, шерстистых носорогов, северных оленей и бизонов, причем по многочисленным археологическим данным лошади были обычной добычей охотников позднего палеолита и, наряду с бизонами и северными оленями, на многих стоянках становятся основной добычей человека после исчезновения мамонта.

В раннем голоцене количество находок остатков лошадей заметно снижается, они известны в Крыму, бассейнах Днестра, Днепра и Дона, у южного побережья Финского залива, на юге Кольского полуострова и на Южном Урале.

В среднем голоцене остатки диких лошадей найдены в Прибалтике, на Украине, в Воронежской и Саратовской областях. В позднем голоцене в пределах Восточной Европы зарегистрированы лишь три находки в Молдавии, в Московской и Ростовской областях.

Показательно, что на крайнем севере Сибири дикие лошади сохранились значительно дольше, чем полагали еще совсем недавно. Так, по радиоуглеродным данным, наиболее поздние даты по остаткам лошадей составляют 4610 ± 40 л.н. (Быковский полуостров, чуть восточнее дельты Лены),

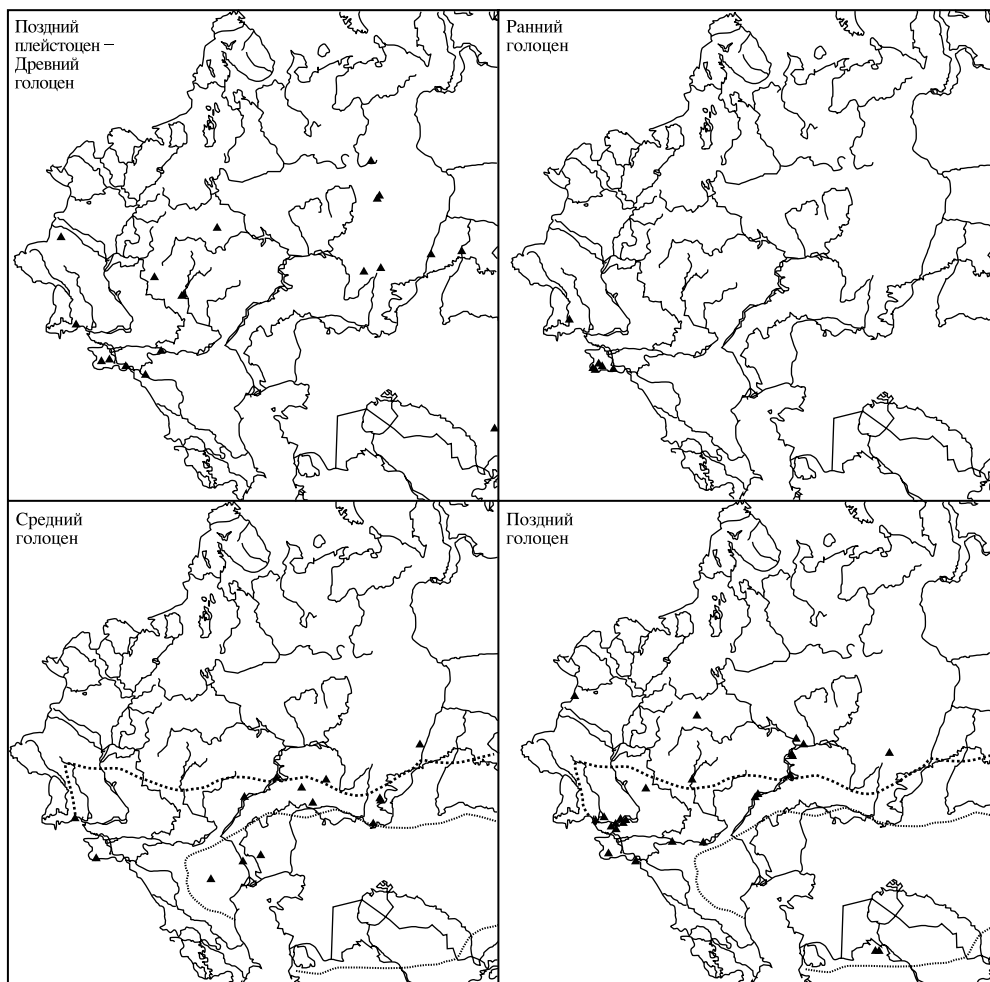


Рис. 2.15. Изменение ареала сайги в позднем плейстоцене–голоцене:

треугольники – находки остатков сайги; жирная пунктирная линия – восстановленная северная граница ареала на 50-е гг. 19 в. (Гептнер и др., 1961); светлая пунктирная линия – современные границы ареала сайги (Гептнер и др., 1961)

2200 ± 60 л.н. (о. Б. Ляховский; Kuznetsova et al., 2000) и около 1 тыс. л.н. по археологическим данным с Баранова мыса (около 70 км к востоку от устья Колымы; Окладников, Береговая, 1971).

Сайга – типичный обитатель открытых равнинных пространств степного типа (Жирнов, 1982; Млекопитающие..., 1993). Она способна совершать далекие сезонные кочевки, иногда заходя в окраинные участки лесов. Некоторые специалисты указывают, что сайга избегает не только горных участков, но и мест с пересеченным рельефом, в том числе заросших песчаных барханов (Гептнер и др., 1961; Млекопитающие..., 1993). Сайга предпочитает ландшафты, где фоновыми видами растений выступают дерновинные злаки (например, типчак, ковыль, житняк), полукустарники и полукустарнички (полыни, прутняк, ромашник и др.)

Остатки сайги в конце плейстоцена–древнем голоцене часто встречаются вместе с остатками мамонта, шерстистого носорога, лошадей, бизонов и северного оленя. Точечный ареал сайги в этот период в большинстве районов совпадает с контурными ареалами этих видов. Находки сайги располагаются в южных, центральных и восточных районах европейской части, в Зауралье, в бассейне Енисея, в Забайкалье. На севере вид доходит до Новосибирских островов, а на востоке – до Аляски. В раннем голоцене (рис. 2.15) число находок меньше, чем в предыдущий период. Все местонахождения располагаются в Крыму и Причерноморье. В среднем голоцене находок немного больше, чем в раннем. Остатки сайги найдены в Поволжье и на Южном Урале. В позднем голоцене остатки сайги попадают чаще, чем в среднем голоцене. Они обнаружены в следующих регионах: в Причерноморье, Крыму, в бассейне Дона, в Среднем Поволжье, на Южном Урале; остатки сайги найдены в Белоруссии на стоянке в окрестностях Гродно (Цалкин, 1954).

Сравнение ареала сайги в позднем голоцене с ее современным ареалом показывает, что за историческое время произошло смещение ареала к юго-востоку и значительное сокращение его площади.

* * *

Примерно к среднему голоцену полностью прекращается влияние на экосистемы крупных видов мамонтового комплекса – мамонта, шерстистого носорога, гигантского оленя, бизона. Но нарастающая деградация пастбищных экосистем начинается значительно раньше, по крайней мере, с позднего палеолита, что было обусловлено специализированной охотой человека на крупных травоядных животных.

Ареалы остальных видов мамонтового комплекса не одинаково полно отражены для разных периодов голоцена (особенно для древнего и раннего), как из-за отрывочности палеонтологической летописи, так и вследствие резкого сокращения археологических данных в эпоху мезолита. В среднем и позднем голоцене для всех видов характерно увеличение числа находок, что связано с увеличением численности населения в неолите и бронзе, а также с высокой значимостью указанных видов в охотничьей деятельности человека.

За историческое время ареалы всех видов претерпели большие изменения. В наибольшей степени это касается лошади, тура, бобра, благородного оленя и сайги. Относительно в меньшей степени изменился ареал лося и северного оленя.

Сравнивая изменения ареалов лесных, степных и тундровых видов, можно заключить, что их остатки, вплоть до позднего голоцена, встречаются в пределах одной территории. Остатки северного оленя во второй половине голоцена найдены на большей части центра Русской равнины, а также в Курской области и Причерноморье (Ольвия) (Цалкин, 1954). Остатки сайги В.И. Цалкиным определены в районе Гродно в эпоху железа, а также в Московской области, Татарии – там, где повсюду были обнаружены остатки лесных видов. Совместное присутствие животных открытых, закрытых и полукрытых ландшафтов позволяет сделать заключение о том, что лесной покров не представлял собой монолитного образования, а был насыщен открытыми пространствами разного размера, достаточного для устойчиво-

го существования даже таких животных, как сайга и северный олень. Такой облик природных ландшафтов, очень постепенно теряющих ключевые виды животных и растений, сохранялся вплоть до позднего голоцена.

2.2.3. Изменение видового состава и распространения ключевых видов деревьев (эдикаторов) лесного пояса с конца плейстоцена до позднего голоцена

Изменение ареалов широколиственных видов деревьев в голоцене

Классическая работа по динамике ареалов древесных видов в течение голоцена – монография М.И. Нейштадта (1957). За время, прошедшее с момента ее выхода, появились новые спорово-пыльцевые данные, особенно много их по Карелии, Мурманской области, по Коми и др. (Елина, 1969, 1980, 1981, 2001; Савина, 1976; Хотинский, 1977; Серебрянная, 1978; Никифорова, 1979; Панова, 1986; Жуйкова, 1999; Кожаринов, 1994; Морозова, Кожаринов, 2001 и др.). В настоящее время в БД общее число спорово-пыльцевых спектров в два раза больше, чем в работе М.И. Нейштадта (1957). Это дает возможность заново пересмотреть представления М.И. Нейштадта (1957) о динамике ареалов древесных видов в течение голоцена и внести необходимые коррективы и дополнения.

Динамика ареалов растений в отличие от животных была проанализирована на протяжении четырех следующих периодов (см. табл. 2.1): 12000–9800 л.н. (древний голоцен), 9800–7700 л.н. (ранний голоцен), 7700–2500 (средний голоцен), 2500–500 л.н. (поздний голоцен). Данные для последних 500 лет не использовались для анализа и рассматривались как современные материалы.

Дуб (большая часть пыльцы относится к *Quercus robur* или не определена до вида) – основной эдикатор доагрикультурных широколиственных лесов Восточной Европы (см. главу 1, раздел 1.2), его пыльца распространяется недалеко и хорошо сохраняется в различных отложениях (Гричук, 1989; Кожевников, 1995). В древнем голоцене очень мало находок дуба (рис. 2.16). Его точечный ареал в основном совпадает с суммарным ареалом широколиственных видов (см. дальше). Пыльца дуба присутствует в спорово-пыльцевых спектрах, полученных в северо-западной (Литва, юг Карелии, Архангельская область) и центральной (Тульская, Костромская, Нижегородская, Новгородская, Пензенская, Саратовская области) частях Русской равнины, а также в Причерноморье, на Карпатах и Урале (Пермская область). В раннем голоцене число находок пыльцы дуба больше; ареал его расширился в северном, южном и восточном направлениях. На севере ареал дуба доходил до Кольского полуострова, устья Северной Двины и верховий Печоры; на востоке ареал дуба включает Южный Урал; на юге – Нижнее Поволжье, Причерноморье, Крым и Кавказ. В среднем голоцене границы ареала дуба несколько расширились в северном и восточном направлениях: пыльца найдена на севере Кольского полуострова, в нижнем течении рек Мезени и Печоры, на востоке – в долине реки Тобол. Увеличилось и число местонахождений пыльцы. В позднем голоцене число находок пыльцы дуба меньше, чем в среднем голоцене, но границы ареала в целом не меняются. В этот период не найдена пыльца дуба на севере

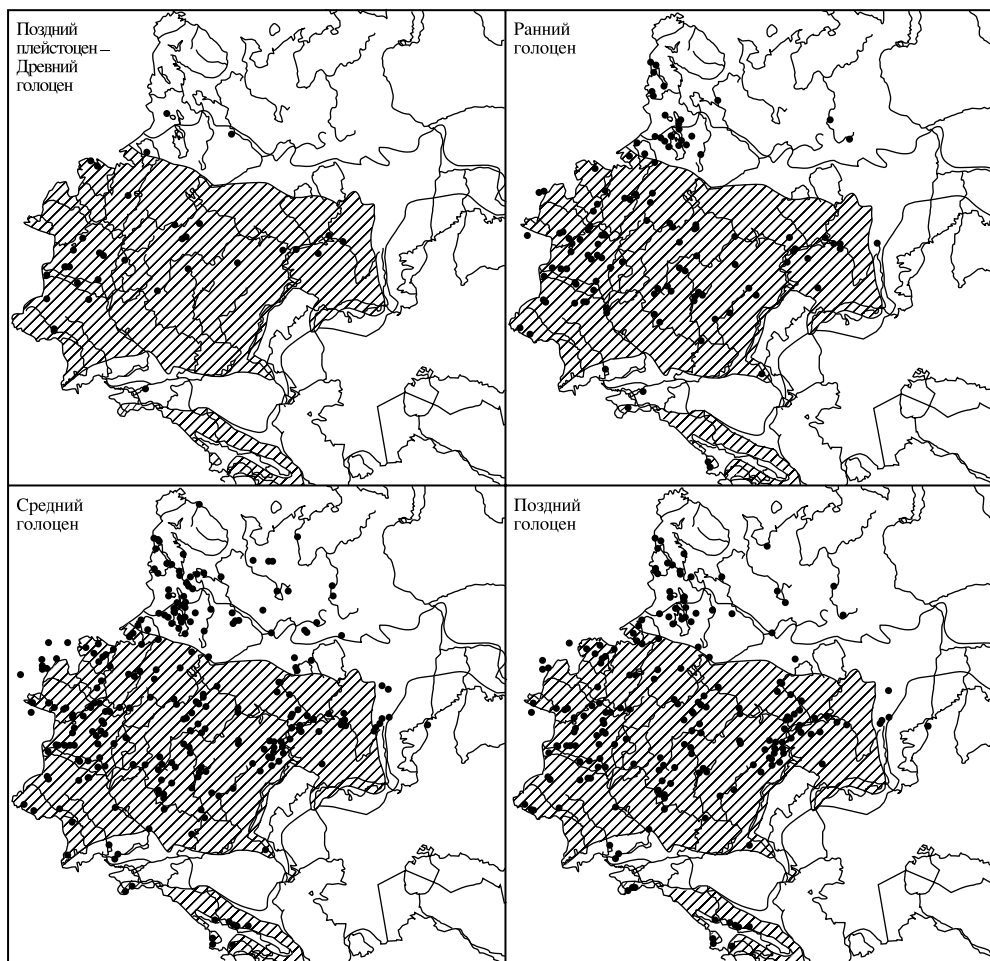


Рис. 2.16. Распространение дуба в голоцене:
 круги – месторасположение находок; косая штриховка – современный ареал

Кольского полуострова и в Молдавии, где она отмечалась в отложениях среднего голоцена.

Современный ареал дуба (Ареалы..., 1977) существенно отличается от позднеголоценового. Примерно за последние 500 лет северная граница существенно сместилась к югу: дуб отсутствует на территории Карелии, Архангельской области и Коми. Южная граница сдвинулась к северу: дуб исчез из южных районов Украины, а восточная граница немного сместилась на запад. Возможно, при построении современного ареала дуба не учтены некоторые рефугиумы, и при более детальных поисках современный ареал дуба может быть уточнен.

Северный предел распространения дуба определяется как режимом основных ограничивающих климатических и почвенно-грунтовых факторов, так и конкурентными отношениями его с другими растениями, особенно с елью (Горчаковский, 1968). На обширных пространствах Русской равнины самые северные местонахождения дуба – в долинах рек; по ним он нередко

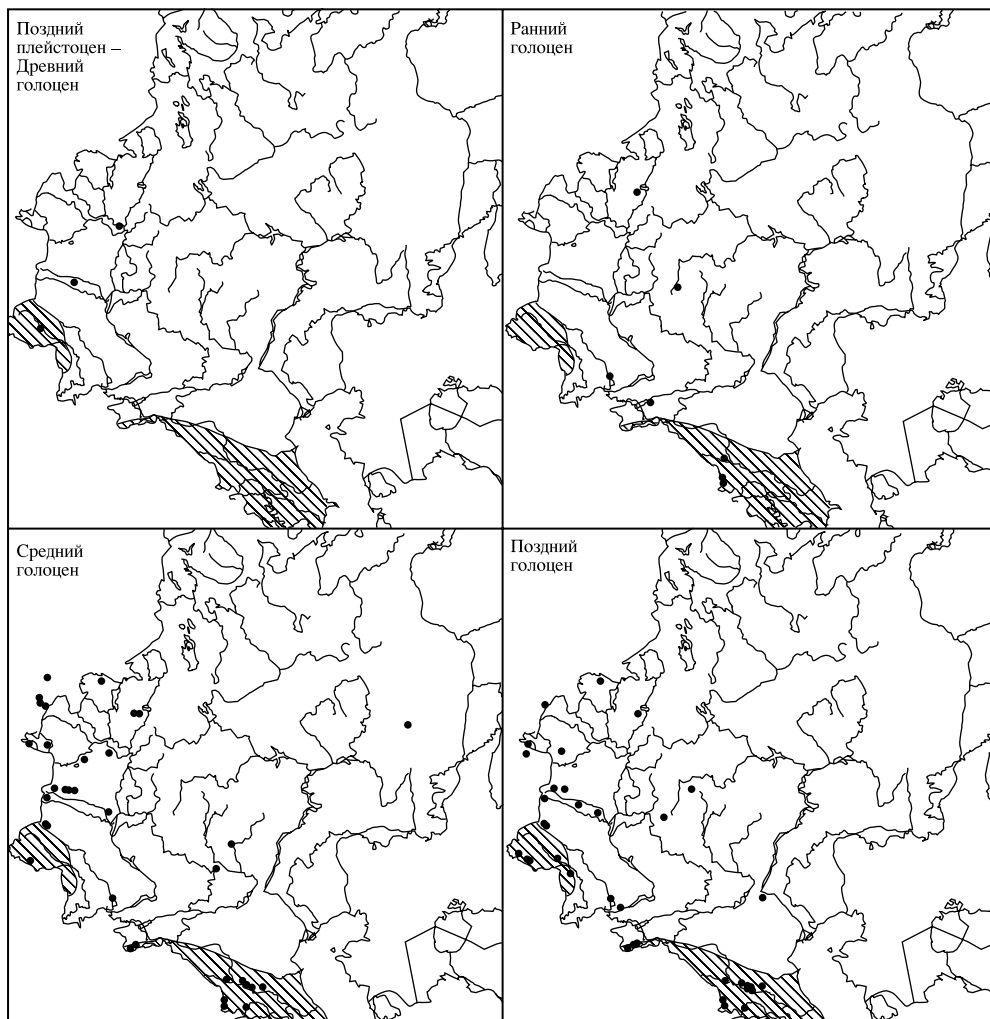


Рис. 2.17. Распространение бука в голоцене:
 круги – месторасположение находок; косая штриховка – современный ареал

проникает на 200–300 км севернее, чем по междуречьям. Г.Ф. Морозов (1914) объяснял это лучшим прогреванием пойменных почв и их меньшей оподзоленностью; по мнению А.К. Денисова (1980), причины – в более быстром разморзании и более высокой температуре зимой пойменных почв, а также в большей влажности и близости грунтовых вод. На Урале характер распространения дуба иной: на водоразделах и в речных долинах он достигает примерно одинаковых широт. Основная причина, определяющая современную южную границу ареала дуба, по представлениям многих авторов, – воздействие человека (обзор см. Восточноевропейские..., 1994). Немногим более двух веков назад (Паллас, 1773) дуб произрастал гораздо севернее, восточнее и южнее современной границы.

Бук – его пыльца редко встречается в отложениях, его остатков мало на всем протяжении голоцена. В древнем голоцене известно пока три от-

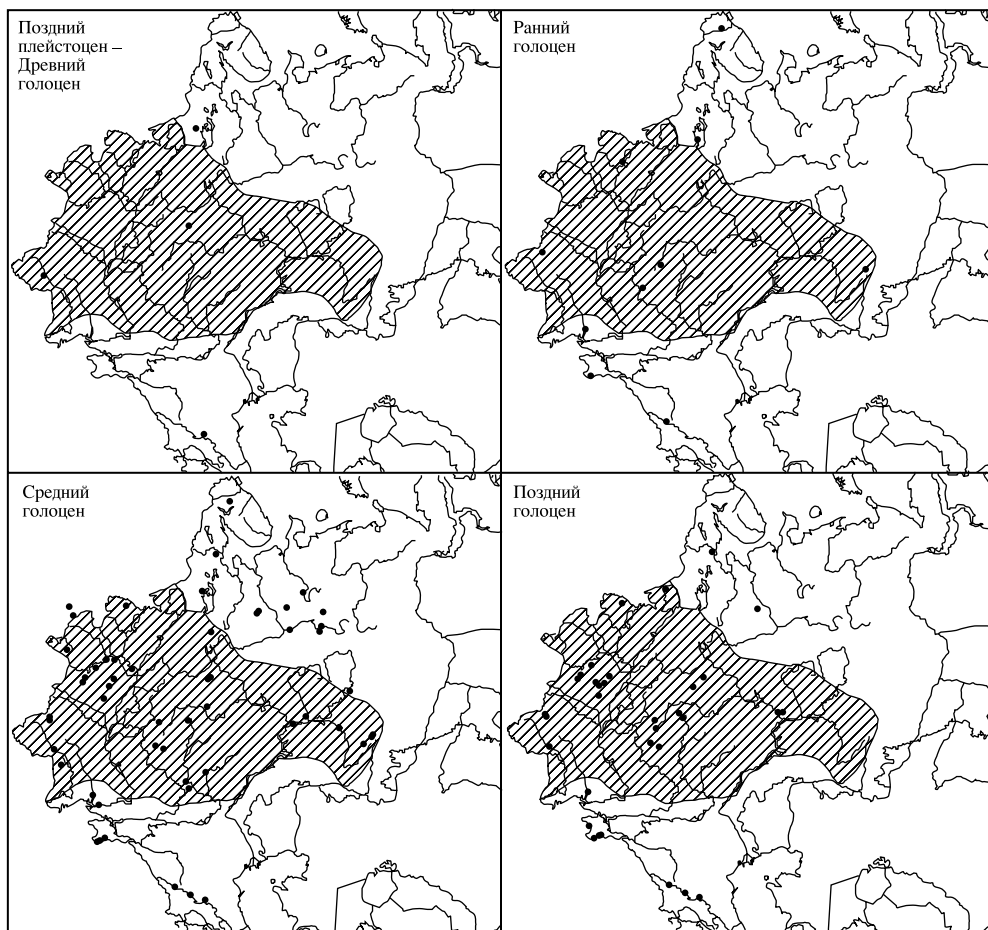


Рис. 2.18. Распространение клена в голоцене:
 круги – месторасположение находок; косая штриховка – современный ареал

ложения с остатками бука – в бассейнах Западной Двины и Припяти (притоке Днепра, Белоруссия) и в Карпатах (Украина). В раннем голоцене пыльца бука найдена еще в нескольких регионах: в юго-западном Приильменье и верховьях Оки, а также в Причерноморье и на Кавказе (рис. 2.17). В среднем голоцене районы, где была обнаружена пыльца бука, включают западные территории Восточной Европы (Прибалтику, Белоруссию и Украину), Карпаты, Причерноморье, бассейн Дона, Крым и Кавказ. В позднем голоцене его остатки были обнаружены на западной части Русской равнины, Среднерусской и Приволжской возвышенностях, а также на Кавказе, в Крыму, Причерноморье и Карпатах. Северная и восточная границы современного ареала бука, по сравнению с его позднеголоценовым ареалом, сместилась к югу и к западу, бук в настоящее время не встречается на равнинных территориях Восточной Европы, за исключением небольшого района в Калининградской области. До конца XVIII в. бук сохранялся в незначительном количестве на Валдае (Гмелин, 1771).

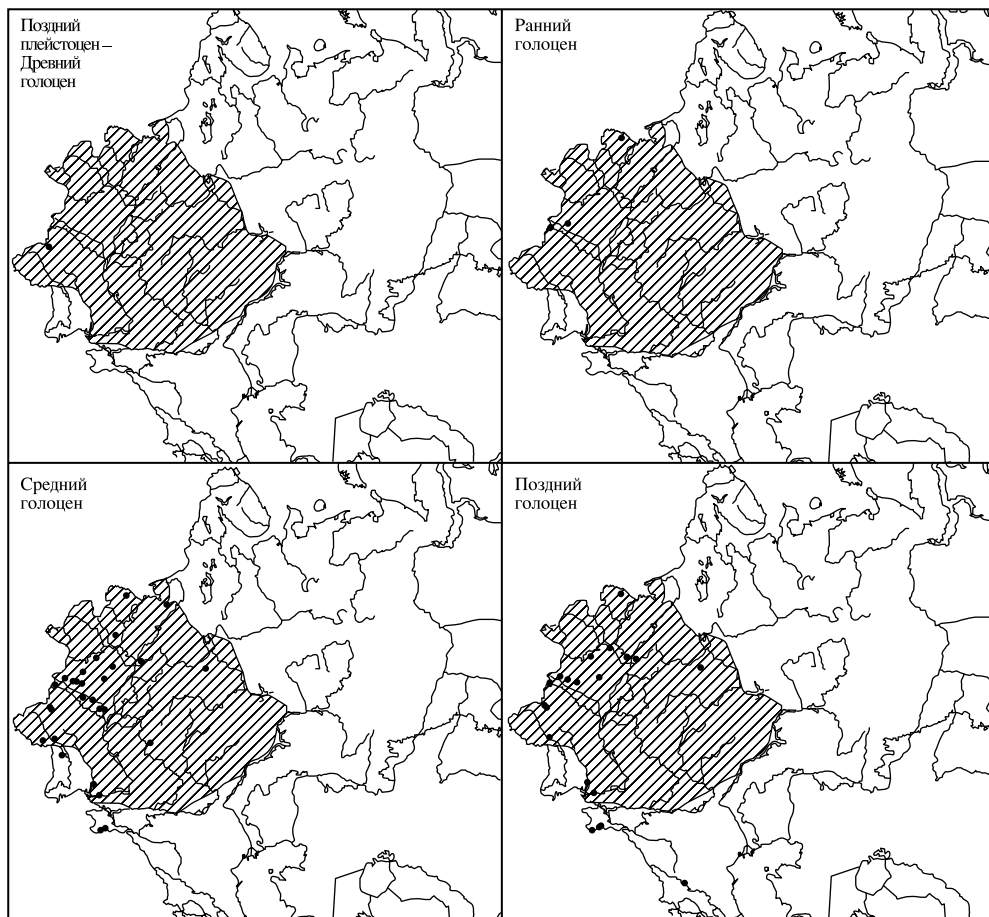


Рис. 2.19. Распространение ясеня в голоцене:
 круги – месторасположение находок; косая штриховка – современный ареал

Клен очень редко обнаруживался на всем протяжении голоцена, так как его пыльца плохо сохраняется в различных отложениях (Гричук, 1989; Сладков, 1981). В древнем голоцене пыльца клена найдена всего в трех пунктах: в центральной части Русской равнины (Московская область), в Карпатах и на Кавказе (рис. 2.18). В раннем голоцене пунктов, где найдена пыльца клена несколько больше, чем в древнем голоцене. Это северные районы Европейской России: Кольский полуостров, юго-западное побережье Онеги, Урал, а также Эстония, Белоруссия, Украина. В среднем голоцене число находок максимальное. В это время ареал клена охватывал северные районы Восточной Европы, Среднее Поволжье, Средний и Южный Урал, центральные и южные районы Русской равнины, включая Кавказ. В позднем голоцене ареал клена сокращается по сравнению со среднеголоценовым ареалом. Его пыльца представлена в отложениях бассейнов рек Кемь, Северная Двина, Волга (район впадения Камы), а также в западных и центральных районах Русской равнины (Ленинградская, Ярославская, Московская, Тульская, Орловская, Курская области), в Причерноморье, в Крыму и на Кавказе. Из-

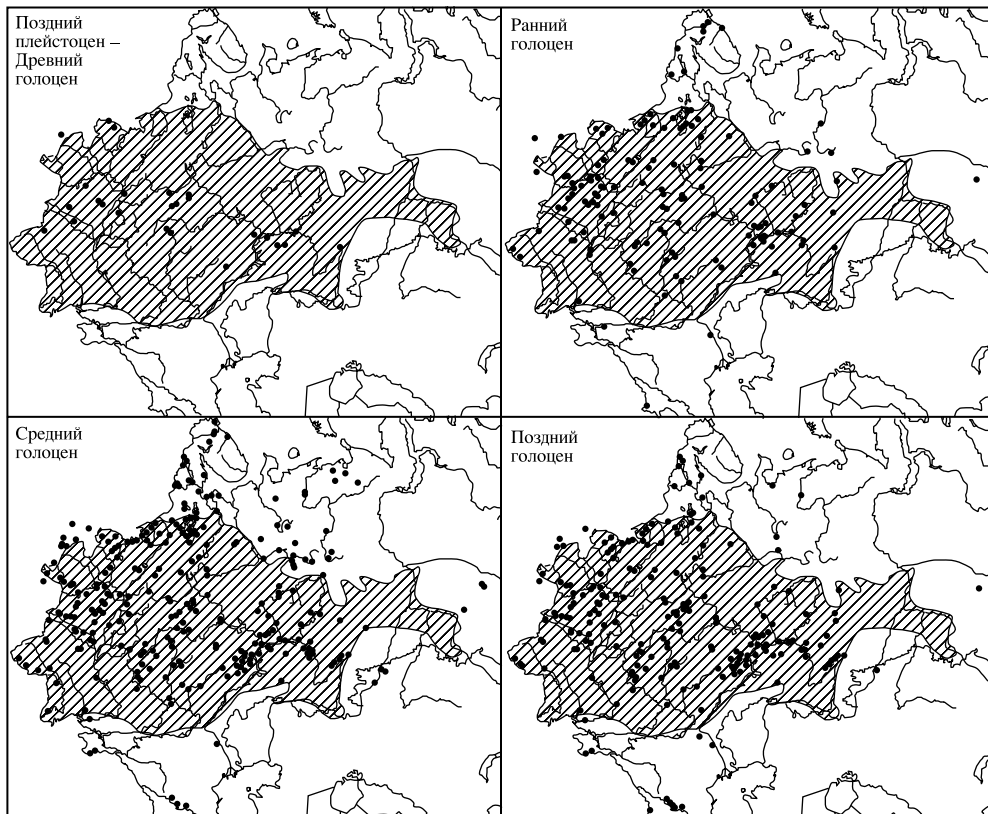


Рис. 2.20. Распространение липы в голоцене:
 круги – месторасположение находок; косяя штриховка – современный ареал

менения ареала клена, произошедшие за историческое время, коснулись в большей степени северных областей.

Ясень, его пыльца, как и клена, сохраняется очень плохо. На протяжении всего голоцена ясень отмечен только в 37 пунктах. В древнем голоцене имеется пока единственная находка на Карпатах; в раннем голоцене пыльца ясеня найдена в Эстонии и Белоруссии (рис. 2.19); в среднем голоцене – в Приладожье, на Смоленско-Московской и Среднерусской возвышенностях, в бассейнах рек Западная Двина, Припять, Днестр и Днепр, а также в Крыму. В позднем голоцене число находок меньше, чем в среднем голоцене, но очертания ареала остаются прежними, за исключением новой находки на Кавказе. Практически все находки ясеня, собранные в БД, располагаются внутри современного его ареала.

Липа – один из наиболее часто встречающихся в спорово-пыльцевых спектрах широколиственных видов деревьев. Находки липы в древнем голоцене зарегистрированы в западных районах и в центральной полосе Русской равнины (в Эстонии, Белоруссии, на Украине, в России – в Смоленской, Тульской, Московской, Тверской, Ярославской, Пензенской областях – и в республике Татарстан) (рис. 2.20). В раннем голоцене пыльца найдена во всех центральных и северных районах Восточной Европы, на востоке – на Среднем и Северном Урале, одна находка известна на Ва-

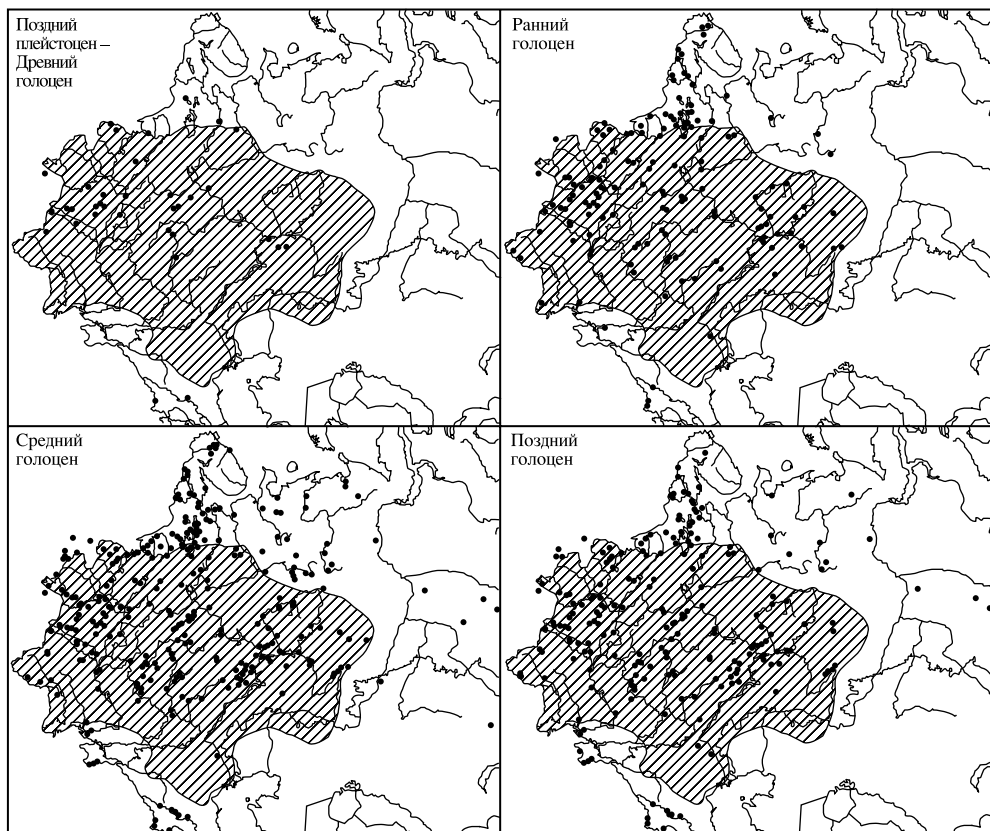


Рис. 2.21. Распространение вяза в голоцене:
 круги – месторасположение находок; косая штриховка – современный ареал

сюганской равнине (Томская область). На юге пыльца найдена на Южном Урале, в Нижнем Поволжье, в среднем течении реки Дон, в Причерноморье, в Крыму и на Кавказе. В среднем голоцене число находок пыльцы липы в два с лишним раз больше, чем в предыдущий период. Сравнение ареала липы в раннем и среднем голоцене показало, что увеличивается частота встречаемости пыльцы липы, добавляются северо-восточные районы Восточной Европы, а также находки в долине реки Тобол (приток Оби). В позднем голоцене число находок липы меньше, чем в среднем голоцене, но общие черты ареала такие же, как и в среднем голоцене. Не найдена пыльца липы лишь на Кольском полуострове и в Большеземельской тундре.

Современный ареал липы, в отличие от позднеголоценового, сократился в северном, южном и восточном направлениях. В северной части ее ареала это было обусловлено, скорее всего, увеличением числа пожаров за последние несколько сот лет. В лесах, подвергшихся рубкам, липа, благодаря ее способности к вегетативному размножению, способна удерживаться в древостоях. Снижение ее доли в лесах по всему ареалу связано с тем, что кору этого дерева нещадно обдирали для заготовки лыка. Между тем липа является ценным медоносом, что способствовало ее сохранению на Урале и в За-

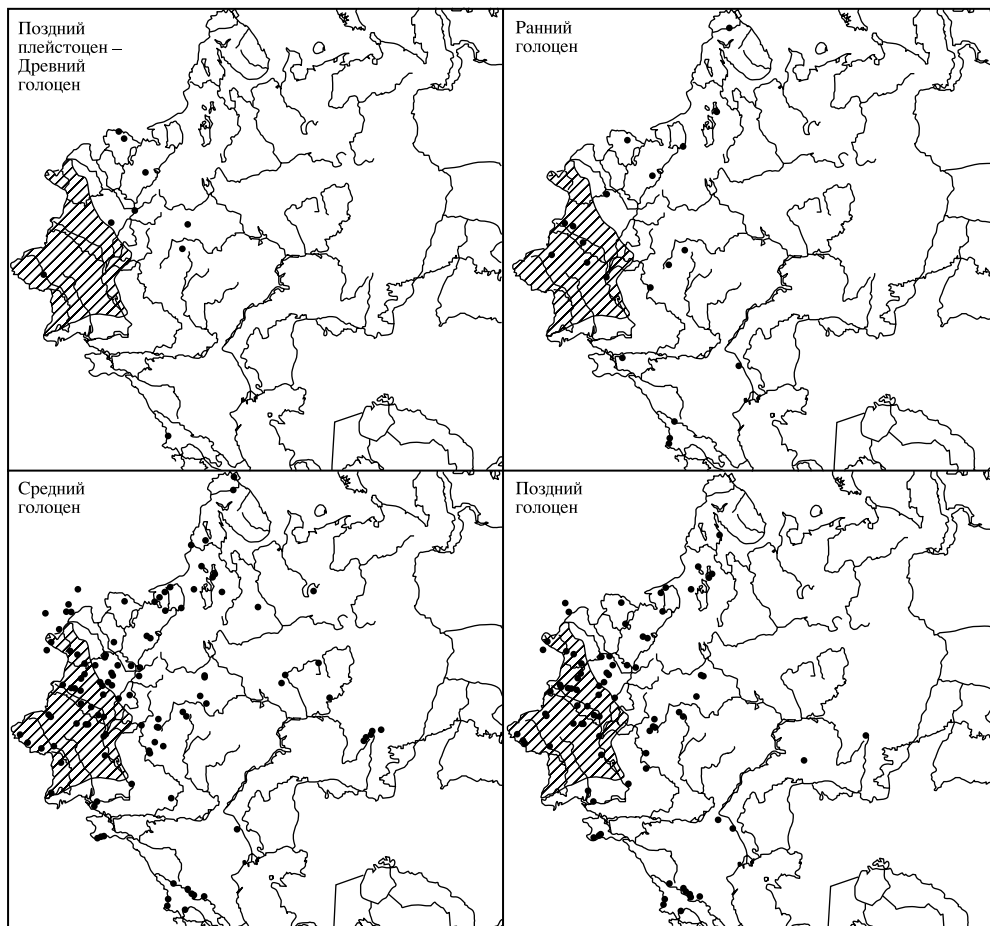


Рис. 2.22. Распространение граба в голоцене:
 круги – месторасположение находок; косая штриховка – современный ареал

уралье, где ранее было широко распространено бортневое пчеловодство (Горчаковский, 1968).

Вяз, его пыльца часто встречается в спорово-пыльцевых спектрах. В древнем голоцене остатки ильма обнаружены в северо-западной, западной и центральной частях Русской равнины (рис. 2.21). В раннем голоцене число пунктов, где найдена пыльца вяза, в четыре раза больше, чем в древнем голоцене. Она присутствует в спорово-пыльцевых спектрах почти на всей территории Русской равнины (от Кольского полуострова до Черноморского побережья и нижней Волги), а на востоке – до Урала. В среднем голоцене ареал ильма максимальный. Северная граница достигает Баренцева моря, восточная – включает южную часть Западной Сибири (Васюганская равнина) и северный Казахстан. В позднем голоцене число находок пыльцы вяза меньше, чем в предыдущий период, но районы распространения остаются теми же. В конце XVIII века вяз был найден по Оби несколько выше современного Салехарда (Паллас, 1773).

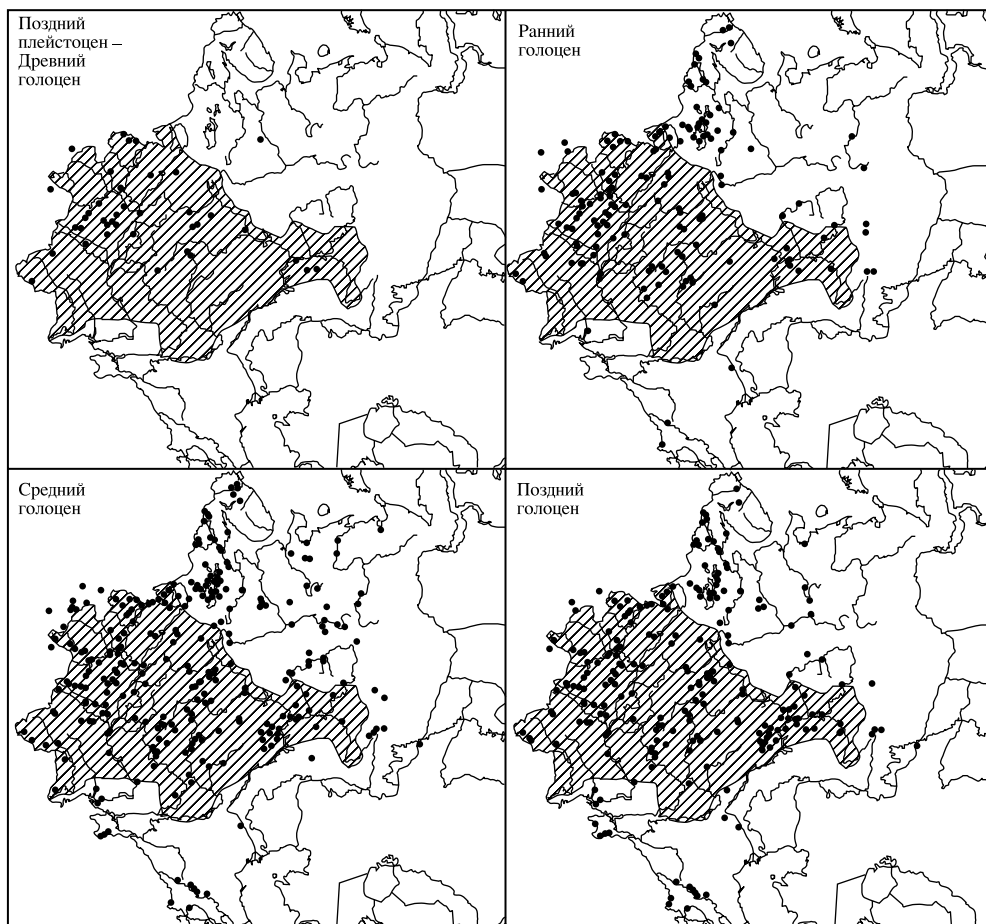


Рис. 2.23. Распространение лещины в голоцене:
 круги – месторасположение находок; косая штриховка – современный ареал

Современный ареал вяза уже позднеголоценового: вяз более не произрастает на севере и северо-востоке Русской равнины, нет его и восточнее Тобола. В северных районах это произошло, главным образом, в результате оттеснения его хвойными (преимущественно темнохвойными) деревьями. Кроме того, в последнее время существенную роль сыграла вырубка вязов населением на дуги и другие изделия (Горчаковский, 1968).

Граб, в древнем голоцене обнаружено 10 находок граба в центральной и западной частях Русской равнины (Московская, Тульская, Смоленская и Новгородская области, Эстония, Белоруссия и Украина) (рис. 2.22). В раннем голоцене число находок больше – пыльца этого дерева найдена на Кольском полуострове, в Приладожье и Прионежье, на Среднерусской возвышенности, нижней Волге, Кавказе, в Причерноморье, в бассейнах Припяти и Днепра, и в Предкарпатье. В среднем голоцене число пунктов, где найдена пыльца граба, в пять раз больше, чем в раннем голоцене. Пыльца граба отмечена не только в тех пунктах, где она была найдена в предыдущий период, но и в верховьях Мезени, бассейнах Вятки и Ветлуги, на Южном

Урале. В остальных частях ареала увеличивается число находок граба. В позднем голоцене пыльца граба не найдена на севере, северо-востоке, единичные находки известны на Южном Урале и в Предуралье, сокращается число находок в центральной части ареала.

Сравнение позднеголоценового и современного ареалов показало резкое смещение восточной границы ареала граба на запад за последние 500 лет. Было ли это обусловлено климатическими факторами, было ли следствием межвидовой конкуренции в неблагоприятных условиях, обусловленных человеческой деятельностью, или еще каких-то причин, однозначного ответа нет. По исследованиям П.Л. Горчаковского (1968), граб еще в историческое время произрастал на Общем Сырте и в бассейне реки Урал, которые, по его мнению, являлись реликтовыми местонахождениями межледникового возраста.

Лещина, в древнем голоцене пыльца её найдена в западной и центральной частях Восточной Европы: в Прибалтике, Белоруссии, на Украине, в России (Смоленской, Псковской, Новгородской, Архангельской, Нижегородской, Ярославской, Тверской, Московской, Тульской, Курской областях и в бассейне Северной Двины), а также в республике Татарстан (рис. 2.23). В раннем голоцене в несколько раз увеличивается число находок лещины; на севере ареал лещины доходит до Кольского полуострова, на востоке – до Печоры и Урала, на юге – до Приволжской возвышенности, Кавказа и Причерноморья. В среднем голоцене ареал лещины максимальный: находки ее пыльцы есть от побережья северных до южных морей, на востоке – до Тобола. В позднем голоцене пыльца не найдена на крайнем северо-востоке Восточной Европы (в республике Коми). Границы ареала за историческое время сместились в северном, восточном и южном направлениях.

Изменение ареала зонального комплекса широколиственных видов деревьев в голоцене

Зональный комплекс широколиственных видов в целом включает виды родов дуб, бук, липа, клен, ясень, вяз, граб, лещина. В настоящее время в БД для времени древнего голоцена на территории Восточной Европы отмечено 34 местонахождения видов широколиственного комплекса (рис. 2.24). Самые северные районы, где была определена пыльца этих видов, – Карельский перешеек и бассейн Онеги; самые южные – северный берег Азовского моря, бассейны Дона, Днепра и Днестра. Восточные местонахождения отмечены в бассейне Вятки и на Северном Урале. В раннем голоцене, по сравнению с древним голоценом, число находок на 82 больше. Новые находки появились на севере – до Кольского полуострова включительно, верховой Печоры, – а также на Урале. На юге – в Крыму, Причерноморье, на Приволжской возвышенности. Добавились находки широколиственных видов в центре ареала, на востоке (до Васюганской равнины).

В среднем голоцене число находок пыльцы широколиственных видов возросло еще больше. Территория, где отмечены находки, расширилась в разных направлениях, а также возросла плотность местонахождений. В северной части ареала новые местонахождения зарегистрированы на побережьях Белого и Баренцева морей; в восточной части ареала – в бассейне Тобола и в северном Казахстане. В позднем голоцене число местонахожде-

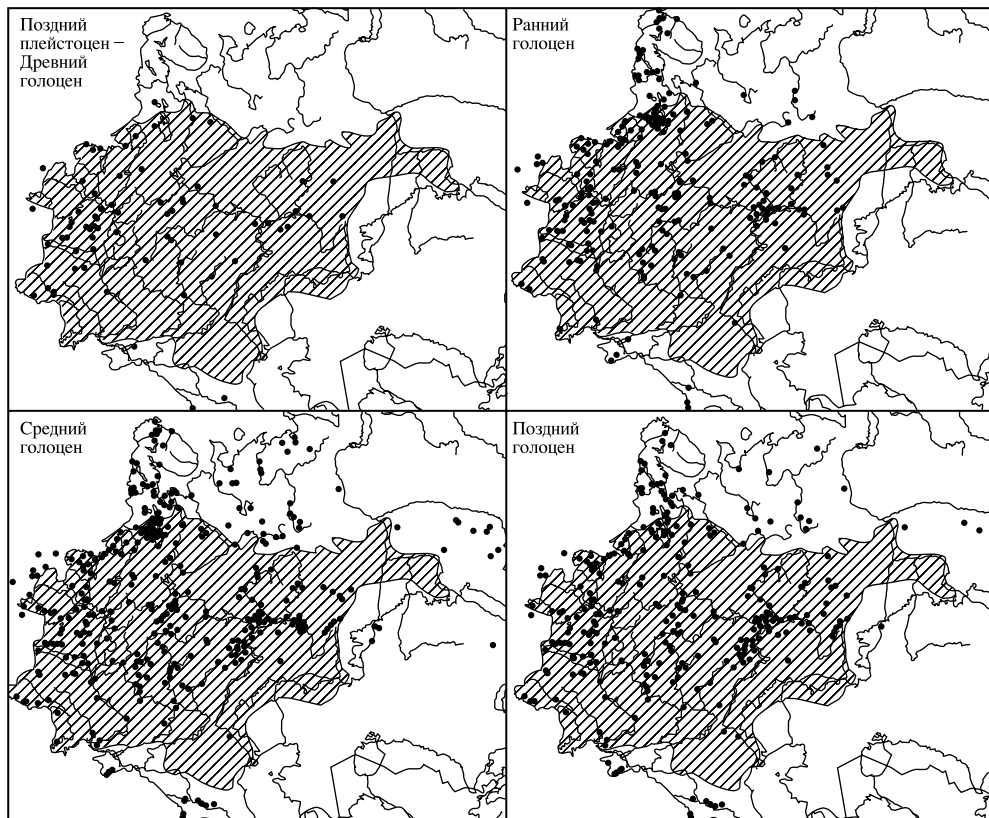


Рис. 2.24. Распространение широколиственных видов в голоцене:
 круги – месторасположение находок; косая штриховка – современный ареал

ний, где найдена пыльца широколиственных видов, меньше, чем в среднем голоцене: так, не обнаружена пыльца этих видов в споро-пыльцевых спектрах в Молдавии, на крайнем севере Кольского полуострова и некоторых других районов, но очертания ареала этого комплекса видов остаются примерно теми же.

Изменение ареалов бореальных видов деревьев в голоцене

Ель. Поскольку пыльцу ели, как и многих других видов, трудно определить до вида (Сладков, 1981; Кожаринов, 1995 и др.) и в спорово-пыльцевых спектрах чаще всего нет данных отдельно по *Picea abies* и *Picea obovata*, анализ проводится для рода ели в целом. Составление карт на основе более полной, чем у М.И. Нейштадта (1957), базы данных позволило уточнить представления о динамике ареала этого рода. Вероятно, дальнейшие находки и пополнение базы данных еще более расширит наши представления о реальной территории устойчивого обитания видов этого рода.

В древнем голоцене ель была относительно широко распространена на территории Восточной Европы. Пыльца ели найдена в северных, западных, центральных и восточных районах Русской равнины, на юге – на Карпатах, в отложениях Азовского моря, в бассейнах Днепра, Дона (рис. 2.25). По дан-

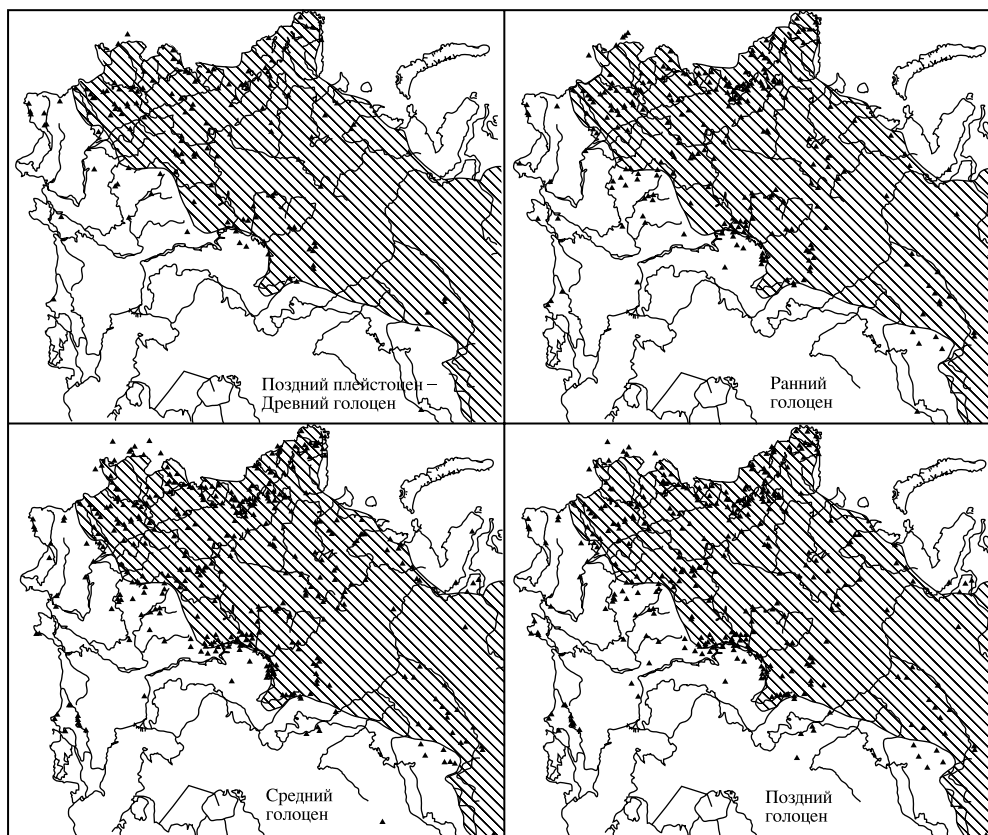


Рис. 2.25. Распространение ели в голоцене:
треугольники – месторасположение находок; косая штриховка – современный ареал

ным М.И. Нейштадта (1957) в раннем голоцене происходит сокращение ареала ели по сравнению с предыдущим периодом. Однако учет новых находок позволяет нам сделать заключение о существенном расширении ареала. На приведенной карте видно, что северные находки (европейская Россия) расположены на побережье Балтийского и Баренцева морей, западные – на Карпатах, южные – на побережьях Азовского и Черного морей и на Приволжской возвышенности. Число находок ели еще более возрастает в среднем голоцене. Добавляются находки в низовьях Печоры, полуостровах Ямал и Гыданский и на Новой Земле, а на юге – в северном Казахстане. Не обнаружена пыльца ели в Молдавии. В позднем голоцене находок пыльцы ели несколько меньше, чем в среднем голоцене: северная граница расположена южнее, чем раньше (пыльца ели не найдена на севере Ямала и на Новой Земле), а южная – севернее (ель не найдена в низовьях Днепра), хотя основная часть ареала такая же, как в среднем голоцене.

Сравнение распространения ели в позднем голоцене с ее современным распространением показывает, что за историческое время произошло существенное сокращение ареала на юге и крайнем севере.

Пихта, присутствие которой подтверждено многочисленными находками её пыльцы, в древнем голоцене произрастала на побережье Балтики (Эс-

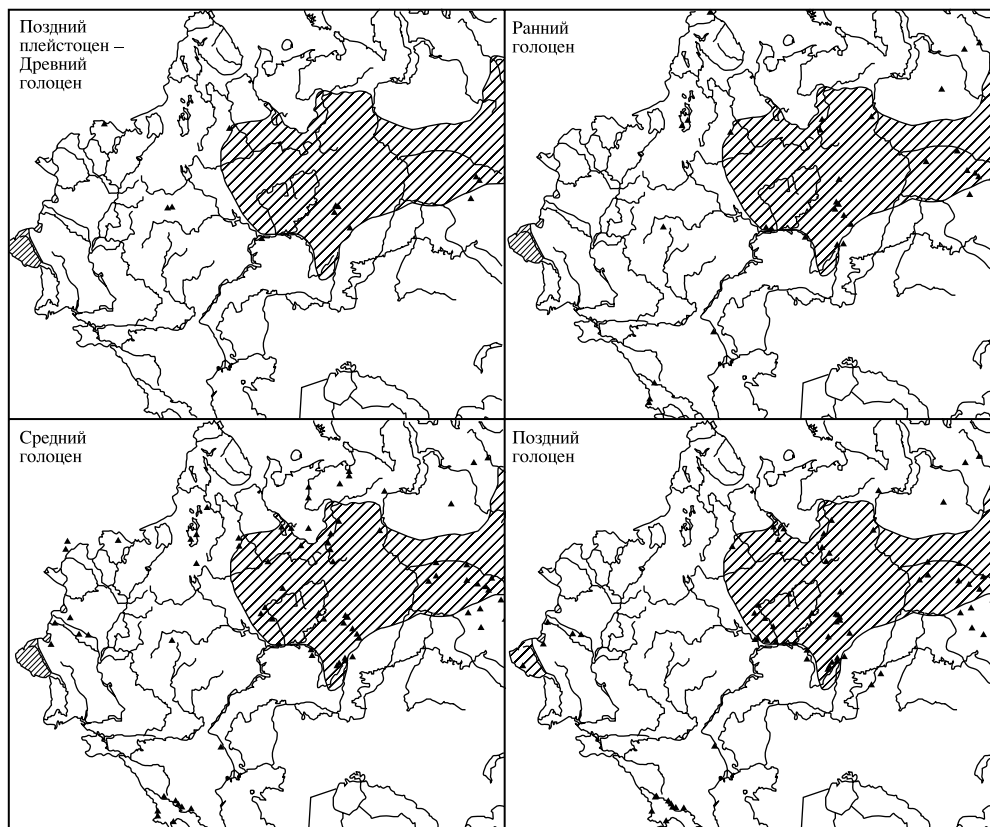


Рис. 2.26. Распространение пихты в голоцене:
треугольники – месторасположение находок; косая штриховка – современный ареал

тония), Онежского озера, в бассейне Северной Двины, а также в Волго-Окском междуречье, по нижней Каме и на Урале (рис. 2.26). В раннем голоцене добавляются находки в верховьях Дона, бассейне Печоры. В среднем голоцене число находок еще больше: пыльца пихты найдена в Карпатах, бассейне Припяти, увеличивается число находок на севере, добавляются Кольский полуостров, бассейны рек Вятка, Ветлуга, Вычегда, Мезень, Печора и Обь. За исключением позднеголоценовых находок пыльцы на Приволжской возвышенности и на севере Кольского полуострова, все остальные пункты находок пыльцы расположены в пределах современного ареала пихты сибирской. На Карпатах, видимо, еще недавно ареал пихты европейской простирался далее на восток и достигал южных районов Белоруссии. Можно предположить, что разрыв современного ареала рода *Abies* в значительной степени связан с особенностями природопользования. Так, по сведениям Н.Ф. Комарова (1951), в историческое время в Европе пихтовые ветви в большом количестве заготавливались на подстилку и корм скоту.

Современный ареал пихты сибирской значительно уже позднеголоценового как в северной, так и в южной частях. Отступление южной границы ареала пихты на север в восточных районах возможно связано с антропогенной аридизацией юга Восточной Европы. Сокращение ареала в его север-

ной части, вероятно, связано с сильным обеднением почв и экспансией ели – менее требовательного к элементам минерального питания растения, чем пихта (Восточноевропейские..., 1994; Smirnova et al., 1995).

*Изменение ареала зонального комплекса
темнохвойных видов в голоцене*

Пыльца ели и пихты в древнем голоцене найдена почти по всей территории Восточной Европы, за исключением крайнего северо-востока и юго-востока (рис. 2.27). После публикации М.И. Нейштадта (1957) она была обнаружена в отложениях Азовского моря, бассейнов Днестра, Днепра, Припяти и Западной Двины, а также в Карелии, на Кольском полуострове, в бассейнах рек Онега, Выгчегда, Мезень, Печора, Нижняя Кама и на Южном Урале. В раннем голоцене ареал темнохвойных видов больше, чем в древнем: добавились находки в Молдавии, Крыму, на Приволжской возвышенности, Урале, в Большеземельской тундре. В среднем голоцене ареал этой группы еще шире, особенно в северном и северо-восточном направлениях:

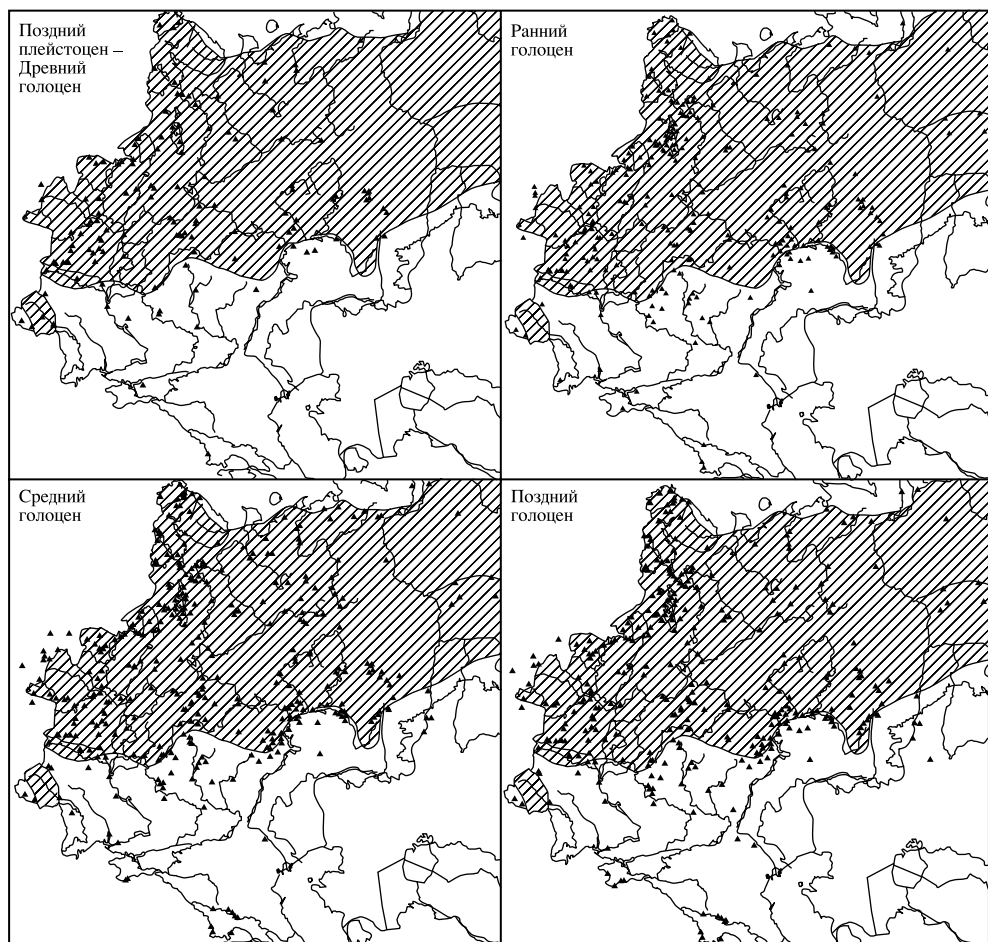


Рис. 2.27. Распространение темнохвойных видов деревьев в голоцене: треугольники – месторасположение находок; косая штриховка – современный ареал

до низовий реки Печора и юга Новой Земли, где ель была отмечена в XIX веке (Пахтусов, Моисеев, 1956). На юго-западе ареал несколько сокращается (пыльца не обнаружена в Молдавии). В позднем голоцене число местонахождений пыльцы темнохвойных видов меньше, чем в среднем, ареал принципиально не меняется.

За историческое время граница ареала комплекса темнохвойных видов изменилась, в основном, на юге, отчасти на западе и севере. Сокращение ареала на юге связано с усиливающейся в течение голоцена аридизацией южных территорий Восточной Европы (Восточноевропейские..., 1994), а на севере – с расширением зоны тундр и с усилением пирогенного фактора, в связи с деятельностью оленеводов (Шренк, 1855; Городков, 1954; Крючков, 1987). Однако успешный рост культур темнохвойных видов далеко за пределами южной границы современного ареала позволяет предположить, что экологический ареал этого комплекса шире, чем его современное распространение. Кроме того, за пределами северной и южной границ ареала этого комплекса встречаются рефугиумы, где ель и пихта успешно растут и возобновляются естественным путем.

Сопоставление изменений ареалов комплексов широколиственных и темнохвойных видов в голоцене

Совмещение карт ареалов широколиственных и темнохвойных видов, полученных на основе БД, показывает, что на протяжении всего голоцена их пыльца встречается совместно на большей части лесного пояса. В древнем голоцене ареалы двух этих комплексов полностью перекрываются и представители обоих комплексов встречаются совместно (рис. 2.28). Исключение составляют север и северо-восток Восточной Европы и единичные пункты в центральных и южных районах, где отсутствует пыльца широколиственных видов. Для раннего голоцена также характерна высокая совместная встречаемость пыльцы комплексов широколиственных и темнохвойных видов на большей площади их ареалов, за исключением нескольких местонахождений в южных и центральных областях Русской равнины, а также крайнего северо-востока Восточной Европы. В среднем голоцене картина принципиально не меняется. Исключение составляют южные районы Восточной Европы (где присутствуют широколиственные виды, а ели нет) и несколько точек на севере (в спорово-пыльцевых спектрах которых не обнаружены широколиственные виды). Аналогичная ситуация и в позднем голоцене.

Поскольку ель и пихта, как эдификаторы, определяют возможность устойчивого существования значительного числа бореальных видов, а широколиственные виды деревьев – неморальных видов кустарников и трав, можно предположить, что значительная часть лесного пояса Восточной Европы была занята хвойно-широколиственными лесами, где в северных частях общего ареала преобладали бореальные виды, а в южных – неморальные.

Современное четкое разграничение широколиственных и таежных лесов оформилось, вероятно, в течение второй половины позднего голоцена и, судя по археологической и исторической литературе, в значительной степени было обусловлено усиливающейся хозяйственной деятельностью. Однако, наличие в современных широколиственных лесах вплоть до южных границ их ареалов комплекса бореальных трав и кустарничков, а в бореальных лесах комплекса неморальных трав (Гроссет, 1930; Оценка и сохранение...

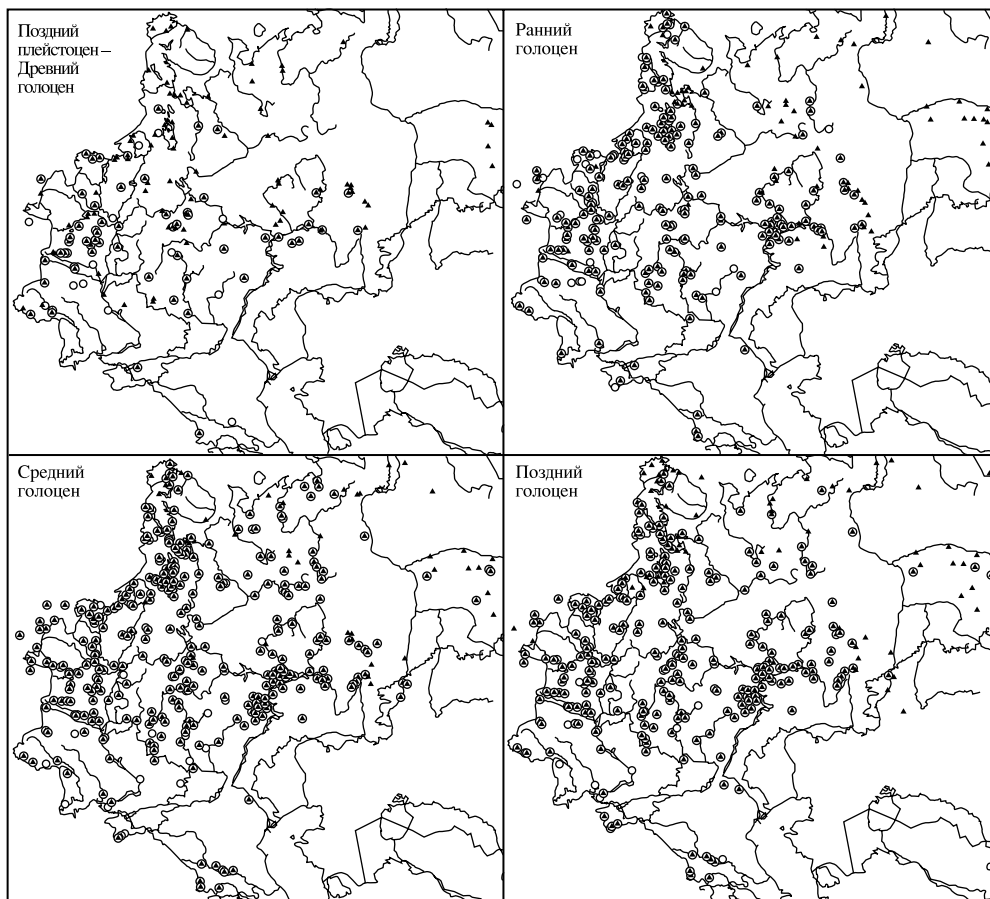


Рис. 2.28. Сопоставление точечных ареалов темнохвойных и широколиственных видов деревьев в голоцене:

треугольники – темнохвойные виды деревьев; круги – широколиственные виды деревьев

2000; Смирнова, Коротков, 2001 и др.) свидетельствует в пользу предположения о недавнем широком распространении хвойно-широколиственных лесов в пределах современного лесного пояса Восточной Европы. Одновременно, наличие фрагментов «смешанной, бореально-неморальной флоры» вне сплошного ареала темнохвойных видов позволяет предположить, что при искусственном увеличении лесистости южных областей и изменения, вследствие этого, режима влажности, возможно значительное продвижение ареалов темнохвойных видов на юг в условиях современного климата.

* * *

Анализ ареалов широколиственных и темнохвойных видов деревьев показал, что в течение всего голоцена на большей части Восточной Европы они обитали совместно: можно предположить, что здесь существовала смешанная неморально-бореальная флора.

Полученные данные подтверждают выводы М.И. Нейштадта (1957), что именно в среднем голоцене все исследованные древесные виды имели наи-

большие ареалы. Однако они противоречат его мнению о значительном сокращении ареалов основных эдификаторов темнохвойных и широколиственных лесов в позднем голоцене.

Наличие смешанной флоры вплоть до настоящего времени дает возможность предположить, что окончательное разделение лесного пояса Восточной Европы на зоны широколиственных, хвойно-широколиственных и хвойных лесов происходило в течение последних нескольких столетий.

2.3. Современная зональность Восточной Европы как результат природного и антропогенного преобразования позднеплейстоценового комплекса ключевых видов

2.3.1. Особенности изменений живого покрова в голоцене

В предыдущих разделах было показано, что природная обстановка конца плейстоцена в Восточной Европе способствовала формированию мозаичной структуры биоценологического покрова. При этом отсутствовало четкое членение его на зоны. Почти на всей Русской равнине существовала смешанная флора и фауна, а растительность была представлена сложными сочетаниями лесных, луговых, степных, опушечных и околоводных сообществ. Радиоуглеродное датирование (Anderson, 1984; Markova et al., 1995; Гарутт, Боескоров, 2001; Kuznetsova et al., 2001; Кузьмин и др., 2001 и др.) и анализ распространения видов-эдификаторов животных и растений позднего плейстоцена показывают, что в периоды потеплений и похолоданий устойчиво существовали позднеюжурские пастбищные экосистемы с характерной для них смешанной флорой и фауной. В периоды похолоданий неблагоприятные воздействия климата и усиление давления фитофагов на растительность приводили к тому, что широколиственные и темнохвойные виды деревьев сокращали свое обилие и сохранялись в рефугиумах с более благоприятным климатом. На большей части территории Восточной Европы господствовали травяные экосистемы с фрагментами лесов. В периоды потеплений широколиственные и темнохвойные виды деревьев-эдификаторов и сопутствующие растения и животные распространялись из рефугиумов на остальную территорию, поэтому структуру живого покрова этого периода можно назвать мозаично-пульсирующей. Несмотря на то, что аналогичная пульсация происходила в течение плейстоцена многократно, устойчивость пастбищных экосистем с присущей им смешанностью флоры и фауны не нарушалась, что и обусловило их преемственное развитие. Лишь в позднем палеолите становятся очевидными дестабилизирующие воздействия охоты, в первую очередь, на ключевые виды (эдификаторы) мамонтовой фауны, а следовательно на устойчивость и дальнейшую судьбу пастбищных экосистем.

Конец плейстоцена. Резкое снижение численности и вымирание наиболее крупных фитофагов в Восточной Европе произошло 12–9 тыс. л.н. В Европе и Северной Америке виды с массой более 1000 кг вымерли все, от 100 до 1000 кг – на 75%, от 5 до 100 кг – 4%, до 5 кг – менее чем на 2% (Martin,

1967, 1984; Owen-Smith, 1987, 1989; Пучков, 1991–1993; Жегалло и др., 2001). Существуют две гипотезы причин подобного неравномерного вымирания. Сторонники климатической гипотезы (Флеров и др., 1955; Величко, 1973; Алексеева, Тихомиров, 1989; Шило, 2001 и др.) связывают вымирание мамонта, шерстистого носорога и других крупных фитофагов с изменениями климата: прямым или косвенным (через преобразование растительного покрова). Н.К. Верещагин и Г.Ф. Барышников (1980, с. 18) объясняют вымирание этих животных их экологическим консерватизмом: «...при быстрой и кардинальной перестройке биоты мамонты и некоторые другие виды не сумели с необходимой скоростью приобрести экологические свойства, необходимые для освоения изменившейся среды». Под кардинальной перестройкой биоты подразумевается усиленное развитие древесной растительности вследствие изменения климата. Анализ ареалов ключевых видов (эдификаторов) в конце плейстоцена – начале голоцена выявил постепенность их изменения, что не позволяет сделать вывод о катастрофических колебаниях климата и о быстрых перестройках биоты. К тому же громадные ареалы большей части ключевых видов (мамонта, носорога, бизона) в начале голоцена свидетельствуют о широте адаптаций этих животных и исключают фатальную роль климата в их вымирании.

Сторонники гипотезы средообразующей роли эдификаторов мамонтового комплекса в формировании и поддержании пастбищных экосистем объясняют вымирание мамонта и других видов снижением численности их популяций ниже критической в результате антропогенных воздействий (Пидопличко, 1951; Owen-Smith, 1987; Пучков, 1989; Антипина, Маслов, 1994 и др.). Они отмечают, что виды-эдификаторы мамонтового комплекса были эврибионтами и эврифагами, их ареалы занимали всю Северную Евразию, где диапазон климатических показателей был весьма широким, что подтверждает и проведенный выше анализ. Поэтому климатические перестройки конца плейстоцена – раннего голоцена не могли быть для всех этих видов катастрофическими на всей обитаемой ими громадной территории. М.И. Будыко (1967) провел расчеты биомассы крупных травоядных, приходящейся на единицу площади, и плотности населения людей верхнего палеолита. Он сделал заключение, что плотность населения в это время достигла такой величины, при которой прироста биомассы животных было недостаточно для удовлетворения потребностей населения. В результате численность крупных травоядных стала сокращаться, и они были полностью истреблены. Поскольку климат конца плейстоцена – начала голоцена принципиально не отличался от климата большей части плейстоцена (Зубаков, 1986; Величко, Куренкова, 1994), трудно предположить, что климатические изменения голоцена, который называют «очередным межледниковьем» (Величко, 1989), могли привести к столь существенному и быстрому снижению численности и/или катастрофической гибели эдификаторов. Вероятно, климатические изменения не могли быть основной причиной полного и быстрого их вымирания, хотя нельзя отрицать совместного воздействия антропогенных и климатических факторов.

Выше уже было показано, что именно в позднем палеолите, в условиях оптимального для мамонтовой фауны климата, охотничьей деятельностью человека была подорвана численность основных эдификаторов пастбищных экосистем и именно этим была предопределена дальнейшая деградация

последних. В археологической литературе накопились сведения о том, что хозяйство верхнепалеолитических племен было основано на специализированной охоте на мамонта и других крупных стадных животных – лошадей, северных оленей, бизонов (Ефименко, 1953; Борисковский, 1980; Шовкопляс, 1955; Пидопличко, 1969; Рогачев, 1964; Гладких и др., 1985; Елинек, 1985; Soffer, 1985 и мн. др.). Истребление в Северной Евразии мамонта и бизона, сокращение численности и ареалов других видов обусловило затяжной экологический кризис на протяжении мезолита на севере Евразии. Исчезновение основных эдификаторов мамонтового комплекса способствовало более широкому распространению в голоцене древесной растительности, чему благоприятствовали и более мягкие климатические условия. Соответственно менялась и структура ландшафтов, в них становилось меньше травяных и больше лесных сообществ.

Ранний голоцен – мезолит (10–7 тыс. л.н.) характеризуется потеплением климата на фоне периодических похолоданий и потеплений. Пастбищные экосистемы плакоров начали трансформироваться в детритные (древесные). Пионерами залесения были деревья с легколетучими семенами и быстрым оборотом поколений: ивы, березы, осина, сосна обыкновенная. За ними шли темнохвойные и широколиственные виды деревьев-эдификаторов. Незначительные скорости распространения многих видов деревьев, особенно широколиственных (Удра, 1988, 1990; Коротков, 1992; см. главу 3), свидетельствуют против представлений о широкомасштабных далеких инвазиях этих видов. Скорее всего, они постоянно присутствовали в рефугиумах. Это предположение подтверждается наличием пыльцы широколиственных и темнохвойных видов-эдификаторов в спектрах древнего и раннего голоцена и отсутствием принципиальных изменений границ их ареалов в раннем голоцене по сравнению с древним. Изменение соотношения травяных и древесных сообществ в ландшафтах положило начало формированию лесного пояса Восточной Европы. В свою очередь, этот процесс способствовал повышению численности кабана, лося, косули и других видов, для которых было благоприятно расширение площадей лесов. Увеличение доли их остеологических остатков в поселениях человека, помимо благоприятных для них преобразований ландшафта, было обусловлено увеличением промыслового значения этих животных, поскольку прежние объекты охоты либо были уже истреблены, либо их численность резко сократилась.

Средний голоцен (7–2,5 тыс. л.н.), значительная его часть приходится на атлантический период, который характеризуется оптимальными климатическими условиями (Климанов, 1982; Хотинский, 1982): более высокой среднегодовой температурой при наиболее сглаженных колебаниях её. В это время на материковой части Северной Евразии уже нет наиболее крупных видов мамонтового комплекса, заметно сократились ареалы и численность других крупных фитофагов – лошадей, кулана, зубра и др. В эпоху энеолита (7–5 тыс. л.н.) максимально распространяются темнохвойные и широколиственные виды деревьев (Нейштадт, 1957; Хотинский, 1977; Кожаринов, 1995; Елина, 2000). В целом, в течение первой половины среднего голоцена практически полностью сформировался лесной пояс, который занял большую часть Восточной Европы.

Анализ остеологических материалов показывает, что одновременно на одной и той же территории еще присутствуют виды, ныне характерные для

разных зон. Вероятно, лесной покров еще не был сплошным, и это давало возможность совместного существования таких видов, как сайга, зубр, тур, тарпан, северный и благородный олени и др. Подобная структура природных ландшафтов в какой-то степени сохранялась до позднего голоцена, но постепенно все более утрачивались виды, бывшие эдификаторами пастбищных экосистем.

Большинство исследователей считает, что характер растительности голоцена неоднократно и согласованно менялся в связи с изменениями климата (Серебрянный, 1969; Долуханов, Хотинский, 1974; Палеогеография..., 1978; Развитие ландшафтов..., 1993; Палеогеографическая..., 1994 и мн. др.). Допускалось, что при смягчениях климата происходило расширение зоны лесов и за несколько столетий граница леса продвигалась к северу до 1 тыс. км (Кинд, 1976), а также что наиболее благоприятные условия для лесной растительности сложились в атлантический период (Долуханов, Пашкевич, 1977; Хотинский, 1977; Елина, 2000 и др.) – климатический оптимум голоцена (6500–4700 л.н.), обусловивший максимальное расширение лесной зоны в южном и северном направлениях (Вангенгейм, 1976; Пашкевич, 1981; Никифорова, 1982; Кожаринов, 1994 и др.). Для среднего голоцена характерны максимальные приросты торфообразования и интенсивность заболачивания (Пьявченко, 1979; Елина и др., 1988, 2000).

В это время граница лесного пояса на севере Восточной Европы проходила по северной части Кольского полуострова, а далее на восток протягивалась к среднему течению Печоры и Приполярному Уралу (Кременецкий и др., 1996). Тундровая зона почти полностью исчезала с материковой части Восточной Европы (Нейштадт, 1957; Хотинский, 1978). Основные виды широколиственных деревьев в среднем голоцене были распространены от современной северной тайги до Черного моря, а по долинам Дона и Волги – до Азовского и Каспийского морей. Широколиственные виды в составе хвойно-широколиственных лесов распространялись на 500–600 км далее к северу и северо-востоку по сравнению с их современным положением (Хотинский, 1977, 1978).

Сторонники этих представлений допускают возможность исключительно быстрых подвижек растительных зон, не принимая во внимание реальные биоэкологические способности растений к расселению (Cain et al., 1998). В обобщающей работе И.Ф. Удра (1988) представлены вполне обоснованные расчеты миграционных потенциалов основных лесобразующих видов. Так, например, для преодоления расстояния в 100 км березе необходимо расселяться со скоростью 100–130 м/год в течение 750–1000 лет, сосне – от 1 до 7 тыс. л. Ель и пихта способны преодолеть это расстояние за 4–5 тыс. л., а дуб и бук – за 10–25 тыс. л. Скорость расселения лесных трав на один-два порядка меньше (Коротков, 1992; Смирнова, 1997). Эти расчеты опровергают представления о быстрых миграциях растительности.

Со среднего голоцена оформляется новый мощнейший фактор воздействия на живой покров – хозяйство производящего типа (земледелие, скотоводство, выплавка металлов) (Чайлд, 1952; Краснов, 1971; Мерперт, 1974; Археология. Неолит, 1996). Оно стало распространяться на Балканском полуострове 7–8 тыс. л.н., в Центральной и Западной Европе – 6–7 тыс. л.н. в Северной и Восточной Европе – 5,5–6 тыс. л.н. Особенно стремительно уровень производящего хозяйства в Восточной Европе рос на протяжении

бронзового века (5000–2500 л.н.). Наиболее существенные преобразования происходят на юге Восточной Европы, где в течение бронзового века сменялось 18 культур. Начало оформления наиболее древних – трипольской и древнеямной – культур датируется временем около 6000 л.н. По оценке Д.Л. Арманд (1955), плотность населения трипольской культуры была очень велика и достигала 30–35 человек на 1 кв. км (!). Основным занятием было скотоводство и отчасти земледелие, а также выплавка медных орудий. Племена древнеямной культуры занимались звероловством, рыболовством и, возможно, примитивным скотоводством (Городцов, 1927). У племен катакомбной (4000–3600 л.н.), а затем и срубной (3600–3100 л.н.) культур, сменивших племена древнеямной культуры, уровень воспроизводящего хозяйства был уже достаточно высок. Основой экономической жизни было достигшее высокого уровня скотоводство (Мерперт, 1974; Шнирельман, 1980).

В это время в остеологическом материале сокращается доля костей диких копытных (зубра, тура, тарпана и др.) и увеличивается доля костей домашнего скота (Цалкин, 1956, 1966; Андреева, Петренко, 1976). Большинство исследователей признают, что главная роль в уменьшении численности и сокращении ареалов диких животных в течение голоцена принадлежит человеку (Пидопличко, 1951, 1954; Цалкин, 1956, 1958; Верещагин, Русаков, 1979; Верещагин, Барышников, 1980; Кириков, 1981 и др.).

В это же время в спорово-пыльцевых спектрах появляется пыльца культурных злаков (Крупенина, 1973; Серебрянная, 1978, 1980, 1981). Около 4000 л.н. земледелие и скотоводство прослеживаются уже на большей части современной лесостепи и широколиственных лесов. Во втором тысячелетии до новой эры 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 (возможно, единственной) формой земледелия было подсечное земледелие (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 разных по механическому составу почвах – от легких до тяжелых. Это говорит о возможности охвата подсекой в течение бронзового века значительной территории. В это время, кроме следов подсечно-огневого земледелия, на всех стоянках современного лесного пояса есть костные остатки крупного рогатого скота. Вероятно, в лесной зоне скот пасли повсеместно: в лесу, на заброшенных полях, на полянах, созданных и поддерживаемых ранее дикими копытными.

Крайне трудно оценить роль производящего хозяйства бронзового века в изменении состава и структуры биоценотического покрова на территории современного лесного пояса, отделив его от последующих преобразований. Вероятно, оно постепенно уменьшало буферность экосистем: в результате расчисток и выпаса сглаживался микрорельеф, преобразовывался почвенный покров (прежде всего, на песчаных и щебнистых субстратах). Прямое (рубки, расчистки) и опосредованное (выпас, пожары) антропогенное воздействие становилось ведущим фактором регуляции потока поколений древесных видов. Нарушалась естественная мозаика лесов, в том числе упрощалась эколого-ценотическая структура травяного покрова.

Оценка преобразования живого покрова юга Восточной Европы, напротив, не вызывает затруднений. В процессе развития скотоводства и земледелия племена трипольской, древнеямной, срубной и других культур отодвигали границу лесостепных, а затем степных комплексов от побережий Черно-го и Азовского морей на север и северо-запад. Сравнение карт современной растительности и распространения культур эпохи бронзы показывает практически полное совпадение северных границ распространения срубной культуры и современной зоны степей. Опираясь на свидетельство Геродота, можно говорить об обезлесенности этих пространств, начавшейся во времена скифов с 2700–2500 л.н. (Восточноевропейские..., 1994). В то же время, у скифского некрополя (его возраст примерно 2000 лет) на Керченском полуострове обнаружены кости тетерева, что свидетельствует о сохранении в это время лесных участков среди степей (Калякин, неопубликованные данные). К этому времени на месте лесостепных и лесолуговых ландшафтов все более распространяются типчаково-пыльняные и разнотравно-ковыльные степи (Серебрянная, 1982; Динесман, 1977). Таким образом, от начала активного заселения Причерноморья (6000–5000 л.н.) до скифо-сарматского времени, т.е. за 3500–3000 лет, была сформирована зона степей шириной 400–600 км. Не только крупные преобразования растительности, но и завершение или наступление очередного этапа педогенеза, как правило, совпадали с хронологическими рубежами археологических культур. Так, появление ямной культуры в Нижнем Поволжье практически синхронно формированию и широкому распространению на дренированных равнинах каштановых солончаковых почв, иногда уже в комплексе с солонцами. Время существования полтавкинской культуры (4000–3600 л.н.) совпало с экспансией солонцовых признаков на значительных пространствах и с окончательным сложением сухостепной зоны. Ко времени срубной культуры приурочено остепнение луговых засоленных почв недренированных равнин и формирование в целом пустынно-степной зоны (Демкин, 1997).

Итак, наиболее значимым для живого покрова событием среднего голоцена можно считать антропогенное формирование степной и полупустынно-степной зон, аридизацию климата и уменьшение смешанности флоры и фауны юга Восточной Европы. Эти события были крупным шагом к формированию современной зональности и видимо оказали существенное влияние на изменение макроклимата Евразии в целом. Возможно, они явились одной из причин нестабильности климата второй половины голоцена (Хотинский, 1982, 1989; Зубаков, 1986; Климанов, 1989).

Поздний голоцен в целом (2500–0 л.н.) характеризуется понижением среднегодовых температур, некоторым увеличением среднегодовых осадков. Однако наиболее яркая черта его климата – возрастание нестабильности, которая регистрируется уже во второй половине среднего голоцена (Климанов, Никифорова, 1982; Климанов, 1989; Клименко и др., 2001).

Железный век и раннее средневековье (2500–500 л.н.). Анализ палеоботанических данных показывает, что в начале позднего голоцена в раннежелезном веке (2500–1600 л.н.) ареалы древесных видов-эдификаторов не претерпели существенных изменений. Так же, как и в среднем голоцене, широколиственные и темнохвойные виды практически всюду встречались вместе (см. главу 2, раздел 2.2). Этот вывод противоречит широко распространенному мнению об окончательном формировании зон хвойных, хвойно-широ-

колиственных и широколиственных лесов к началу позднего голоцена (Нейштадт, 1957; Хотинский, 1977) и отодвигает время существенных преобразований ареалов деревьев на эпоху средневековья. Однако оценка количественного участия деревьев в спорово-пыльцевых спектрах показывает сокращение доли темнохвойных видов на юге и увеличение на севере по сравнению со средним голоценом (Нейштадт, 1957). Эти изменения косвенно свидетельствуют о начале трансформации ареалов темнохвойных и широколиственных видов, которая завершилась оформлением современной зональности лесного пояса (Восточноевропейские..., 1994). Значительные перемещения на север южной границы ареалов ели и пихты, сопровождавшиеся расширением степной зоны в условиях более холодного и влажного климата позднего голоцена (по сравнению со средним голоценом), можно объяснить только антропогенной аридизацией юга Восточной Европы.

В то же время палеонтологические и археологические данные свидетельствуют о сохранении в позднем голоцене смешанного характера фауны на большей части Восточной Европы. Местами такой характер фауны сохранялся до недавнего времени. Так, в конце XVIII века на пространстве от нынешней Воронежской области до севера Казахстана и юга Западной Сибири еще встречались тарпаны и куланы (Гмелин, 1771); северные олени при зимних кочевках регулярно доходили до севера калмыцких степей (Паллас, 1773) и до Украины (Гепнер и др., 1961). В начале XIX века сурки были распространены до нынешней Калужской области (Зельницкий, 1804), а в конце XVIII века были обычны в Тамбовской губернии (Паллас, 1773).

На юге Восточной Европы наступление железного века совпало с практически полным переходом скотоводческо-земледельческих племен к кочевому и полукочевому скотоводству. Использование древесного угля для выплавки металлов обусловило в течение длительного времени (до XIX в., когда в металлургии стали использовать каменный уголь) массовые рубки твердолиственных пород деревьев, в первую очередь дуба. Выплавляя железо, скифы извели островные леса северного Причерноморья (Паллас, 1773), что было мощным фактором аридизации этой территории.

Из южных районов Восточной Европы скотоводство и земледелие все шире распространялось в центральные и северные (преимущественно северо-западные) районы. Если для юга Восточной Европы раннежелезный век был временем по существу окончательного оформления современных зон, то для центра и севера это время значительных антропогенных преобразований, последствия которых приводят к формированию современной зональности позже – в эпоху средневековья (V–XV вв. н.э.). Начало средневековья (V–VI вв. н.э.) в лесном поясе отмечено двумя крупными событиями: распространением подсечного земледелия на севере (на территориях современных Ленинградской, Псковской, Новгородской, Вологодской, Архангельской областей, на юге Карелии и Коми) и развитием пахотного земледелия в южной части лесной зоны. Технология подсечно-огневого земледелия многократно описана в литературе. Урожай при подсеке обеспечен привносом элементов минерального питания с золой, получаемой за счет сжигания древесной растительности на месте. Большие затраты труда на расчистку окупались высокими урожаями: в хорошие годы урожаи составляли сам-10 – сам-20, а иногда и до сам-70 (!) (Милов, 1998). Другие существенные достоинства подсечной системы – независимость от скотоводства и

специальных средств производства. Расчищенный участок использовался 1–3 года на песчаных почвах и до 5–8 лет на суглинистых, после чего его оставляли зарастать лесом или некоторое время использовали как сенокос или пастбище. Общая длительность хозяйственного цикла составляла 40–80 лет. При отсутствии внешних воздействий (рубок, выпаса скота) за время «отдыха» снова нарабатывался органогенный горизонт, который замешивался с нижележащими горизонтами неглубокими вывалами и землероями – восстанавливался единый гумусовый горизонт. Считается, что «отдыха» в течение 40–80 лет хватало для практически полного восстановления структуры и плодородия почвы. Это можно допустить для центра и юга лесного пояса, где сравнительно высока скорость биологического круговорота. Однако для восстановления почв в условиях севера Восточной Европы требуется в два–три раза более продолжительный период.

Недостаточная продолжительность отдыха для восстановления плодородия и структуры почвы – одна из проблем подсечной системы земледелия. Перечислить все особенности трансформации живого покрова, связанные с подсечно-огневой системой, сложно, ибо подсечное земледелие не было только сельскохозяйственной практикой. Оно было системой природопользования, включавшей собственно земледелие, рубки, палы, а во многих районах также выпас и сенокосение. Воздействие подсечно-огневой системы приводило к обнажению почвы, увеличению поверхностного стока и эрозии почв, выравниванию микрорельефа, обеднению почвенной фауны (прежде всего, мезофауны). При этом исключалась возможность образования ветровально-почвенных комплексов; накопления органики от внутрипочвенного переходило к напочвенному, увеличивалась опасность пожаров (Осипов, Гаврилова, 1983; Милов, 1998).

Хотя площадь обрабатываемых участков была сравнительно невелика, а длительность цикла – большой, за сотни и тысячи лет огромные территории были глубоко преобразованы подсечкой. Не имея количественных оценок по охвату территорий подсечным земледелием для средневековья, мы можем привести пример современной Финляндии, где за XVIII–XIX вв. (то есть за 200 лет) через подсеку прошло 85% территории (Куусела, 1991).

На юге и в центре лесной зоны последствия подсечной системы особенно быстро отразились на территориях с легкими почвообразующими породами (в частности, на территориях полесий). На массивах песчаных почв были сформированы специфические пирогенные леса с господством сосны обыкновенной (Сейбутис, 1982). На севере развитие подсечно-огневого земледелия, сопряженного с массовым выжиганием лесов, привело к отступлению на юг северных границ ареалов широколиственных видов (ильма, липы, дуба и др.) и, в результате, к формированию тайги. В это же время развитие домашнего оленеводства, сопровождаемое усиленным выжиганием лесов на их северной границе, привело к развитию зоны тундр из лесотундры или северной тайги, достигавших, судя по находкам крупных деревьев или их пней, берегов СЛО еще в XVIII–XIX вв. (Городков, 1954), а на Ямале – в XIX веке (Калякин, 1985, 1991). На севере лесного пояса антропогенные факторы и изменения климата, действовали однонаправлено, приводили к разрушению лесного пояса и способствовали продвижению на юг северотаежных видов и их комплексов. Этот процесс можно условно назвать «бореализацией» лесного пояса.

Пахотное земледелие связано с использованием сравнительно обширных безлесных пространств (в том числе расчищенных из-под леса). Основа урожайности – мобилизация почвенного запаса питательных элементов за счет разрушения почвенных агрегатов почвообрабатывающими орудиями (Осипов, Гаврилова, 1983). Главная проблема пахотного земледелия – необходимость постоянно поддерживать плодородие почвы. Это возможно при периодическом предоставлении почве продолжительного отдыха (при подсеке) или при ее достаточном унавоживании. Говоря об окультуривании почвы при внесении навоза, авторы имеют в виду уже значительно выпаханые почвы. Мы ни разу не встретили данных о внесении навоза в лесные (только что расчищенные) почвы. Во-первых, этого не требуется, а, во-вторых, лесные «росчисти» рассматривались как более выгодная альтернатива навозной пашне. Получение достаточного количества навоза во все времена оставалось нереальной задачей, а при расчистке «крестьяне получают отличные урожаи хлебов без навозного удобрения» (Милов, 1998).

Одной из основных систем пахотного земледелия в Восточной Европе было трехполье. Оно сравнительно быстро распространилось из южных в центральные и северные районы, вероятно, вместе со славянской колонизацией. Во второй половине I тысячелетия новой эры пахотное земледелие охватило уже весь центр Восточной Европы – современную зону хвойно-широколиственных лесов. В XI–XII веках практически полностью освоены водораздельные территории центральных и северо-западных районов. В это время увеличивается плотность населения: например, 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 (тогда как южные – лесостепные – районы испытывают депопуляцию). В это время во владениях Новгорода деревни размещались через каждые 1–2 км (!), «словно в шашечном 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). Однако площадь освоенных под пашню земель значительно превысила возможности их унавоживания. При отсутствии его неизбежно наступало полное истощение пашни. Напомним, что долгое время навоз просто рассыпался по поверхности земли и «силы навоза» хватало на один посев. Соха с перекладной полицей, позволившая более эффективно (на несколько посевов) удобрять землю, получила распространение лишь в XVI веке.

«Великая русская распашка» (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 значи-

тельных массивов сосновых лесов), – с другой. Существенные изменения живого покрова привели и к изменению климатических условий: начало XVII века считается «термической кульминацией малого ледникового периода в Европе». Для общества последствием великой русской распахки стал социально-экономический кризис конца XVI–начала XVII века (Кириков, 1959), так называемое, «смутное время», по сути завершившее эпоху средневековья в Центральной России.

Обращение к истории земледелия вызвано тем, что именно в лесном поясе оно привело к наиболее глубокой трансформации живого покрова и ландшафта в целом. Земледелие видимо было ведущим фактором образования подзола, определившим широкое распространение в лесном поясе Восточной Европы деградированных почв подзолистого ряда (Осипов, Гаврилова, 1983; Милов, 1989). Этот мощный и комплексный фактор антропогенного преобразования природных экосистем на огромной территории, видимо, оказал влияние и на ее климат.

Наряду с земледелием, факторами преобразования живого покрова были рубки и пожары. Свою роль в изменении состава и структуры лесов, в сокращении их площади (может быть не меньшую, чем выжигание под пашни) сыграли вольный выпас в лесу и интенсивные заготовки веточного корма на зиму (Комаров, 1951).

В течение развитого средневековья существование открытых и полуоткрытых пространств в лесном поясе, поддерживаемых ранее средообразующей деятельностью диких фитофагов, стало целиком зависеть от деятельности человека. К концу средневековья на юге лесной зоны были полностью уничтожены тарпан и тур, резко снизилась численность зубра, а южнее – кабана, благородного оленя, косули и сайги. Массовая охота все более сокращала численность и распространение бобра (Скалон, 1951; Цалкин, 1956; Алексеева и др., 1996 и др.).

Итак, в средневековье был сделан наиболее крупный шаг к формированию современной зональности – антропогенно обусловленное расчленение лесного пояса Восточной Европы на зоны темнохвойных, хвойно-широколиственных и широколиственных лесов. Таким образом, изучение истории формирования зон в пределах лесного пояса Восточной Европы позволяет называть их природно-антропогенными. Одновременно в средневековье было завершено истребление основных эдификаторов пастбищных экосистем. Позднее, к XVIII–XIX векам, завершается формирование европейских тундр.

Однако, современные ареалы темнохвойных и широколиственных видов деревьев, значительно превышающие в южном и северном направлениях ареалы лесных зон, демонстрируют отсутствие климатических запретов на распространение их на север и юг из внезональных рефугиумов при ослаблении антропогенного пресса.

Современность (500–0 л.н.). В последние столетия увеличилась дифференциация природопользования в различных природных зонах, что вело к дальнейшему усилению их последующей антропогенной трансформации. На севере Восточной Европы уменьшалась интенсивность земледелия, и к 30-м годам XX века во многих районах оно практически прекратилось. Одновременно (особо интенсивно с XVIII века) здесь возрастали объемы промышленной заготовки древесины. Долгое время основным способом заготовок

были выборочные рубки, но после 1930 г. широко распространились сплошные, в том числе концентрированные рубки. Эти воздействия выразились, в первую очередь, в изменении гидрологического режима территорий и в усилении процессов заболачивания.

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

В центральных районах отмечена наибольшая скорость ротации угодий при высокой плотности населения и большом разнообразии антропогенных воздействий. Основными воздействиями на живой покров следует считать земледелие, рубки и посадки леса. В средней полосе – от Белоруссии и почти до Урала – шла также усиленная «мелиорация» (осушение) болот, что отразилось на запасах грунтовых вод и повысило пожароопасность.

Проблемы, приведшие к кризису конца XVI – начала XVII века, частично удалось решить путем усовершенствования технологии земледелия и аграрной колонизацией новых территорий Поволжья и южных степей, а в XVIII–XX веках – Сибири, Дальнего Востока, севера и востока Казахстана. Так, в XV–XVI веках в центре и на юге лесной зоны повсеместно распространилась переложная система земледелия как компромиссное средство поддержания почвенного плодородия при невозможности нормального унавоживания (Традиционный..., 1998). Однако выпашанность почв оставалась буквальным бичом для крестьян центральных и северных районов в XIX–XX веках, распространившимся в это время и на многие южные районы. Земледелие, претерпевавшее подъемы и спады, в итоге привело к формированию значительных по площади открытых пространств.

В связи с бурным промышленным и военным развитием России со времен Петра I, антропогенные воздействия на природные экосистемы вновь резко усилились, а зона интенсивного природопользования расширилась на север (до Белого моря) и на восток (до Урала включительно). Резко возросшие потребности металлургии и судостроения привели к усиленному уничтожению дуба, особенно на северных и южных границах его распространения (Гмелин, 1771; Паллас, 1773 и др.).

Большое значение для сокращения на севере Восточной Европы и Западной Сибири ареала древесных видов (в первую очередь, ели) имела многовековая практика палов, которые оленеводы регулярно устраивали вплоть до XVIII века специально для сведения лесов (Шренк, 1855). Не исключено, что тундровое крупнотабунное оленеводство явилось исходной причиной формирования, так называемой, зоны (или подзоны) лесотундры именно в пределах равнинной и наиболее древней части ареала северного домашнего оленеводства (Калякин, 1991).

Рубки были наиболее масштабными в XVIII–XIX вв. и привели более чем к двукратному уменьшению лесистости центральных районов. В XX веке лесистость была частично восстановлена в результате зарастания сельхозугодий, брошенных из-за социальных катаклизмов. Однако, на громадных территориях Европейского Севера, Сибири и Дальнего Востока интенсивность рубок достигла беспрецедентного масштаба, что продолжается и до настоящего времени.

Посадки леса для нужд государства были начаты еще во времена Петра I. Более или менее регулярное искусственное возобновление лесов в центральной России датируется серединой XIX века. Всплеск лесокультурного дела относится 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 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).

Таким образом, увеличение площади угодий, стабилизация их границ и связанные с этим уменьшение протяженности и площади экотонов привели к потере смешанного характера флоры и фауны. Размеры угодий в тысячи и миллионы раз превысили размеры исходно природных местообитаний, составлявших их естественные мозаики. Некогда единый биоценотический покров был расчленен на две принципиально различных группы экосистем (Смирнова, 1998): 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). Перечисленные преобразования биоценотического покрова привели к усилению климатической дифференциации в широтном и меридиональном направлениях.

2.3.2. Современное состояние биогеоценотического покрова Восточной Европы

Описанные антропогенные преобразования биоценотического покрова привели к практическому отсутствию в настоящее время на территории Восточной Европы климаксовых экосистем. Последняя понимается как экосистема, включающая популяции видов всех трофических групп, объединенные устойчивыми потоками поколений всех ключевых видов данного региона (см. главу 1).

Для Восточной Европы ключевыми видами (эдификаторами) были, и частично существуют сейчас, темнохвойные и широколиственные деревья, крупные стадные копытные (зубры, туры, тарпаны и др.), а также бобры. Только полный набор ключевых видов обеспечивает устойчивое существование как теневыносливой, так и светолюбивой флоры и фауны в спонтанно развивающемся биоценотическом покрове. Особо следует отметить, что при отсутствии ключевых видов-фитофагов невозможно поддержание даже такого значимого эдификатора лесного пояса Восточной Европы как дуб черешчатый, а также сопутствующих видов деревьев и кустарников (яблони, груши, терна, шиповников и т.д.) (Vera, 2000; Смирнова и др., 2001).

Практическое отсутствие природных ключевых видов-фитофагов приводит к тому, что экосистемы, достаточно долго находящиеся в спонтанном развитии, не приходят в климаксовое состояние. В связи с этим, восстановительные сукцессии могут завершаться только формированием зональных квазиклимаксов.

Таким образом, современный живой покров Восточной Европы можно представить как огромную сукцессионную систему, подавляющее большинство процессов в которой инициировано хозяйственной деятельностью человека. Элементы этой системы, как правило, соответствуют настоящим или прошлым хозяйственным угодьям. Ведущий фактор, определяющий направление сукцессий, – состояние популяций ключевых видов (эдификаторов), а также характер преобразования экотопа, зависящий от множества прошлых и современных антропогенных воздействий. Скорость сукцессий определяется в первую очередь темпами расселения и скоростью оборота поколений ключевых видов (Смирнова и др., 2001).

В настоящее время спонтанное развитие лесов в разных природно-антропогенных зонах может завершиться формированием зональных квазиклиматических лесов (при условии свободного заноса зачатков всех потенциальных ценозообразователей теневых лесов) и лесов, имеющих статус диапорических субклимаксов (при условии ограниченного заноса зачатков этих ценозообразователей). Восстановление таких лесов с полным набором подчиненных теневых или полутеневых видов, для жизни которых необходимы специфические лесные местообитания, принципиально возможно в условиях заповедного режима. Вместе с тем, инвазия деревьев и кустарников в луговые, лугово-степные и залежные сообщества, постоянно регистрируемая после заповедания, приводит к сокращению позиций светолюбивых видов, к исчезновению травяных и экотонных экосистем. Отсутствие ключевых видов-фитофагов приводит к необходимости целенаправленного решения задачи сохранения светолюбивых видов путем организации экосистемного природопользования.

* * *

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

После уничтожения наиболее крупных фитофагов оставшимися ключевыми видами поддерживалась мезо- и макрогетерогенность среды. В результате, смешанность фауны и флоры, описанная для плейстоцена и древнего голоцена, сохранялась в той или иной мере на большей части Восточной Европы до позднего голоцена включительно.

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

Формирование современной зональности – это постепенный процесс ослабления роли естественных эдификаторов и замены ее антропогенными воздействиями на фоне незначимых колебаний климата. В ходе формирования современной зональности ареалы ключевых видов растений с конца

плейстоцена до позднего голоцена оставались практически неизменными. Существенные изменения ареалов этих видов датируются уже историческим временем. Вместе с тем, исчезновение наиболее крупных ключевых видов животных и существенные преобразования ареалов других видов животных отмечены на протяжении всего голоцена. Эти различия в судьбе ключевых видов растений и животных в значительной степени определили потенциально лесной характер большей части территории Восточной Европы в настоящее время. Окончательное оформление современной зональности можно датировать одним–двумя последними тысячелетиями, а, возможно, и еще меньшим периодом.

2.4. Малонарушенные лесные территории севера европейской России

Формирование лесной растительности Восточной Европы в течение последних 10–12 тысяч лет происходило на фоне интенсификации форм и методов хозяйственной деятельности человека. Уменьшение численности, а местами уничтожение крупных животных-фитофагов, значительное увеличение частоты антропогенных пожаров на фоне климатических изменений – основные факторы изменения растительности в раннем и среднем голоцене. Распространение культуры подсечно-огневого земледелия около 3 тыс. лет назад вызвало значительные изменения в составе и размещении широколиственных и хвойно-широколиственных лесов региона. Переход от охоты и подсечного земледелия к оседлому образу жизни стало причиной резкого сокращения площади широколиственных и южнотаежных лесов. Интенсификация сельского хозяйства и рост численности населения привели к обезлесиванию и коренному преобразованию ландшафтов на огромных территориях в южных и центральных областях Восточной Европы (Цветков, 1957; Авдеев, 1998).

Большая часть бореальных лесов Европейской России в течение всей истории своего развития испытывала хотя бы косвенное воздействие человека – увеличение частоты пожаров, периодическую расчистку под сельскохозяйственные угодья, изменение численности многих видов животных в результате охоты, рыболовства и т.д. Многие лесные территории до сих пор используются или использовались до недавнего времени как промысловые охотничьи угодья. В пределах некоторых ненаселенных сейчас лесных массивов можно обнаружить следы старых поселений, особенно вдоль крупных озер и рек. Многие северотаежные территории, особенно горные, до относительно недавнего прошлого использовались как основная кормовая база оленеводства. В течение последних двух столетий практически вся рассматриваемая территория подвергалась воздействию промышленных рубок леса, в том числе рассеянных по площади выборочных рубок XIX – начала XX века. Таким образом, даже наименее нарушенные современной хозяйственной деятельностью человека части лесного пояса европейской России представляют собой сложный природно-антропогенный комплекс.

На севере Европейской России изменение видов и интенсивности хозяйственной деятельности человека связано с началом промышленного освое-

ния лесных ресурсов. В отдельных частях территории промышленное использование лесных ресурсов началось уже в XVII–XVIII веках в связи с активным развитием солеварения и древесно-угольной металлургии. Значительное увеличение экспорта лесных материалов из северных портов в страны Европы в середине XIX столетия привело к распространению выборочных, а местами сплошных вырубок на всей территории европейского севера. В последнее столетие интенсивное индустриальное освоение таежных лесов, рассматривавшихся как безграничный ресурс древесины, существенно преобразовало их облик. Интенсивная хозяйственная деятельность человека привела к значительному сокращению площади лесов и изменению структурно-динамической организации сохранившихся лесных массивов. На месте заброшенных сельскохозяйственных земель, крупных, часто повторяющихся антропогенных пожаров и массивов сплошных вырубок сформировались леса с существенно упрощенным составом и структурой – так называемые, вторичные леса. При всем разнообразии структуры вторичных лесов, связанном с разнообразием не только типов местообитаний, но и видов хозяйственных воздействий, можно выделить несколько основных характерных особенностей, отличающих такие леса от естественных лесных экосистем таежной зоны. Прежде всего, следствием сильных антропогенных нарушений, приводящих к гибели всего древостоя или существенной его части, является упрощение пространственной структуры формирующегося нового древостоя (и, соответственно, всех остальных ярусов леса). На наиболее нарушенных хозяйственным воздействием участках (прежде всего, заброшенных сельскохозяйственных угодьях) формируются наиболее простые по структуре леса с выровненным древесным пологом мелколиственных видов деревьев. Любые сохранившиеся при нарушении фрагменты древостоя (куртины подроста, тонкомерные деревья при сплошных рубках, пожарные рефугиумы на горячих) приводят к некоторому усложнению структуры и состава формирующегося леса. Выравненность и относительная одновозрастность древостоя часто сохраняется и в первом поколении «коренных» древесных пород, поселившемся под пологом пионерных мелколиственных. Интенсивные выборочные или условно-сплошные рубки, при которых выбираются все крупномерные деревья, а сохраняется в основном подрост, также приводят к формированию упрощенной пространственной структуры древостоя.

Упрощенная и однообразная структура древостоя во вторичных лесах приводит к существенным изменениям и других ярусов леса. Исчезают многие виды микроместообитаний под пологом леса – валеж (по крайней мере, крупный), бугры и западины, образующиеся при вываливании деревьев с корневыми системами; упрощается мозаика окон и световых пятен под пологом леса. В результате этого разнообразие экологических условий под пологом леса резко падает, что приводит к обеднению флористического состава, постепенному исчезновению отдельных видов растений. При этом можно утверждать, что исчезновение, по крайней мере, некоторых видов связано не столько с резким изменением экологических условий в первые годы после сильного нарушения, сколько с упрощением мозаики местообитаний уже после формирования сомкнутого вторичного древостоя (Ярошенко и др., 1998). Точно так же восстановление исходной структуры травяно-кустарничкового покрова происходит с существенной задержкой по сравнению

с восстановлением исходной структуры древесного яруса. Это позволяет утверждать, что многие леса, в которых уже произошло восстановление «коренной» структуры древостоя после сильных антропогенных нарушений, по характеру других компонентов леса (например, травяно-кустарничкового покрова) могут быть аналогичны типичным вторичным лесам. Вторичные леса, особенно одновозрастные монодоминантные насаждения, в которых деревья господствующего поколения достигли предельного биологического возраста, значительно более подвержены пандемическим вспышкам размножения патогенных микроорганизмов и энтомовредителей и распространению пожаров, чем естественные леса с гетерогенной структурой.

Несмотря на то, что каждый участок леса подвергался или подвергается определенным видам прямого или косвенного антропогенного воздействия, интенсивность этого влияния и его воздействия на лесные экосистемы различны. Некоторые виды хозяйственной деятельности человека (такие, как охота, рыболовство, сбор дикорастущих растений) существовали и были достаточно широко распространены в лесном поясе с начала голоцена. Таким образом, эти виды деятельности, а также неизбежно связанные с ними лесные пожары, являются скорее не антропогенными нарушениями, а антропогенными факторами формирования современного лесного покрова. Таким образом, любые критерии выделения минимально нарушенных (или «не нарушенных») хозяйственной деятельностью человека лесов и лесных территорий подразумевают наличие некоторого фонового уровня антропогенного воздействия, который признается незначимым в рамках данных критериев. Такой фоновый уровень антропогенного воздействия может определяться явно (например, путем задания перечня видов воздействий, которые признаются незначимыми) или не явно (путем игнорирования тех видов воздействий, которые не могут быть обнаружены используемыми методами).

Однозначной терминологии для лесных территорий, в минимальной степени нарушенных хозяйственной деятельностью человека, не существует, хотя подходы к классификации природных территорий по степени нарушения человеком начали разрабатываться более двух столетий назад. В России первая классификация лесов по степени нарушения была предложена А.Е. Теплоуховым (1848) и включала такие категории, как первобытные, порубленные, вторичные и искусственные леса. Предложенная Б.П. Колесниковым (1974) схема генетической классификации лесных массивов по степени их преобразования антропогенными воздействиями во многом схожа с классификацией Теплоухова. Согласно этой классификации массивы таежных лесов подразделяются на девственные, первобытные и современные, разделяющиеся дальше на природные и антропогенные леса. Термины «первобытные», «девственные», «коренные» леса применялись многими исследователями, в основном как качественное значение, для отличия малоизмененных человеком лесов от вторичных или нарушенных интенсивной хозяйственной деятельностью или природными катастрофическими факторами (Сочава, 1930, Толмачев, 1954). В настоящее время в литературе используется большое число терминов, близких к понятию «ненарушенные» или «малонарушенные» леса: неосвоенные леса (Bryant et al., 1997), старовозрастные леса (Aksenov et al., 1999), природные леса, первоначальные леса и др. (Манько, 1984, Девственные леса..., 2000). К сожалению, до настоящего времени большая часть терминов используется авторами в различном значе-

нии, хотя можно выделить основные критерии, применяющиеся для определения минимально нарушенных лесов:

- длительное время существования лесной экосистемы без влияния интенсивной хозяйственной деятельности человека (низко интенсивные хозяйственные воздействия, не ведущие к существенному преобразованию структуры и изменению динамики природных экосистем, или определяющими эту динамику в течение сотен лет, не учитываются);

- соответствие существующих биоценозов зональным типам с учетом условий местообитания;

- полночленная возрастная структура популяций основных древесных эдификаторов и наличие механизмов устойчивого самоподдержания лесной экосистемы;

- полночленность флористического состава лесных биоценозов и отсутствие адвентивной флоры.

В целом при определении наименее нарушенных лесных территорий наилучшим критерием признается близость существующих лесных сообществ по составу и структуре к потенциально возможным климаксным. Однако недостатком такого критерия является отсутствие или недостаточная представленность в настоящее время эталонных климаксных лесных экосистем, а также необходимость проведения детальных обследований значительных по размеру территорий. Поэтому в практической работе большинство исследователей ограничивается отдельными критериями: например, возрастом древостоя при выделении старовозрастных лесов или наличием определенных индикаторных видов при выделении лесов, важных с точки зрения сохранения биологического разнообразия.

Для лесных массивов, минимально нарушенных хозяйственной деятельностью человека, целесообразно использовать термин «малонарушенные лесные территории», под которым понимается единая территория лесного массива, не имеющая внутри поселений, действующих элементов хозяйственной инфраструктуры, и образованная природными экосистемами, не затронутыми интенсивной хозяйственной деятельностью, площадь которой достаточна для устойчивого существования всех компонентов экосистемы, включая популяции крупных хищников, обычно требующих наибольшую площадь для выживания (Ярошенко и др., 2001). Представляется невозможным указать минимальную площадь лесной территории, при которой все ее природные компоненты будут сохраняться бесконечно долго в естественном состоянии. Для сохранения различных компонентов дикой природы в устойчивом состоянии нужны разные площади, изменяющиеся, кроме того, в зависимости от местных условий. Можно лишь указать примерные значения площадей, необходимых для сохранения тех или иных компонентов или природных свойств таежных ландшафтов. Безусловным является лишь то, что чем больше по размеру сохраняемая природная территория, тем большее количество ее компонентов может сохраняться бесконечно долго в естественном состоянии.

Основываясь на существующих оценках минимально необходимой площади территории для существования популяций крупных животных (Rudis, Tansey, 1995, Соколов и др., 1997), можно предложить следующие минимальные размеры малонарушенной лесной территории: минимальная площадь – 50 тысяч гектаров, минимальный линейный размер (ширина, то есть диа-

метр вписанной окружности) – 10 км. В пределах территорий данного размера могут устойчиво поддерживаться:

- динамика мелкомасштабных (вываливание или гибель отдельных деревьев) и крупномасштабных (пожары, массовые ветровалы, усыхание насаждений в результате воздействия насекомых-фитофагов или экстремальных погодных условий) случайных нарушений;
- самодостаточные популяции особо чувствительных к антропогенному воздействию видов животных и растений;
- эталонные, не затронутые хозяйственной деятельностью водосборные бассейны ручьев, болот и малых рек;
- типичные для конкретных ландшафтов наборы и пространственные сочетания экосистем и типов местообитаний;
- редкие и уникальные экосистемы, уничтоженные или быстро исчезающие в условиях сильно фрагментированных и подверженных сильному антропогенному воздействию ландшафтов.

Кроме того, в подавляющем большинстве случаев такая площадь и такие линейные размеры обеспечивают минимальные краевые эффекты (распад примыкающих к вырубленным пространствам стен леса, размножение насекомых-вредителей на порубочных остатках и брошенной древесине на примыкающих к лесу лесосеках, изменение гидрологического режима вследствие осушения прилегающих болот или заболачивания прилегающих вырубков, интенсивного воздействия браконьеров, охотников и рыболовов, частого возникновения пожаров и т.д.).

Особая ценность крупных природных территорий для сохранения всех уровней биологического разнообразия (рис. 2.29) признается многими исследователями (McCloskey, Spalding, 1989; Bryant et al., 1997; Noss, 1999; Ярошенко, 1999 и др.). В частности, именно крупные природные массивы необходимы для сохранения устойчивых популяций крупных животных, особенно чувствительных к антропогенному воздействию или изменению мест обитания, эталонных водных и болотных объектов, естественной динамики лесных экосистем и т.д.

Крупные массивы неосвоенных природных лесных сообществ могут служить эталонами зонального таксономического и структурного разнообразия, восстановление и поддержание которого – основная задача экологически ответственного лесного хозяйства. Кроме того, центральные части крупных природных массивов оказываются наиболее защищенными от «краевых эффектов» – изменения природных экосистем под влиянием сильно измененных хозяйственной деятельностью человека прилегающих территорий. Типичными примерами таких краевых эффектов являются биологическое загрязнение (например, проникновение в естественные экосистемы чужеродных видов растений с прилегающих дорог, вырубков и т.д., способное привести к изменениям в составе и динамике экосистем), изменение водного режима под влиянием прилегающих осушительных систем или заболачивающихся вырубков или распад стен леса, прилегающих к вырубкам. Не менее важно также то, что центральные части крупных природных массивов реже всего посещаются людьми, и в результате меньше всего подвергаются воздействию браконьерства или возникающих по вине людей пожаров.

Необходимо также отметить, что охрана крупных таежных территорий требует существенно меньших материальных затрат, чем охрана многочис-



Рис. 2.29. Минимальные размеры площадей природных территорий, необходимых для сохранения биологического разнообразия на разных уровнях

ленных малых по площади фрагментов, расположенных в пределах сильно преобразованной хозяйственной деятельностью территории. Опыт работы лесхозов, заповедников и национальных парков показывает, что в условиях фрагментированной и населенной территории с развитой дорожной сетью эффективная охрана лесов возможна при численности работников не менее чем в 10–20 человек на каждые 10 тысяч гектаров охраняемой площади. С другой стороны, опыт заповедников таежной зоны показывает, что для охраны единых, не имеющих внутри развитой дорожной сети природных территорий, обычно достаточно не более 7–10 человек лесной охраны на территорию площадью несколько десятков, а иногда и сотен тысяч гектаров.

Малонарушенные лесные территории Европейской России – уникальные природные объекты, представляющие собой значительную ценность с точки зрения охраны природы. Только в их пределах может быть гарантировано сохранение многих элементов естественного лесного покрова умеренной зоны Евразии – например, популяций крупных и особо чувствительных к воздействию человека животных, эталонных бассейнов малых и средних рек, болот и озер, путей миграций многих видов, равновесной динамики случайных нарушений. Только крупные таежные территории обеспечивают охрану природных экосистем от неблагоприятных «краевых эффектов», связанных с воздействием прилегающих территорий, преобразованных хозяйственной деятельностью человека.

Необходимость охраны и экологически ответственного использования таких территорий подчеркивается федеральным законом Российской Федерации «Об охране окружающей среды»:

«В первоочередном порядке охране подлежат естественные экологические системы, природные ландшафты и природные комплексы, не подвергшиеся антропогенному воздействию» (статья 4, пункт 2). Выявленные малонарушенные лесные территории, могут и, видимо, должны стать частью экологического каркаса России как способные к длительному устойчивому самоподдержанию эталонные участки дикой природы.

Традиционное лесное хозяйство чаще всего приводит к снижению структурного, таксономического и генетического (в популяциях деревьев) разнообразия (Смирнова, 1998). В наибольшей степени это относится к основным видам рубок, практикуемых в лесном хозяйстве. Создание лесных монокультур на обширных территориях уже привело к снижению биоразнообразия, возрастанию риска повреждения культур в результате вспышек размножения патогенных микроорганизмов и энтомовредителей, уменьшению почвенного плодородия, снижению почвозащитных и водоохраных функций. Еще большее влияние на современную структуру лесного покрова играют лесные пожары, частота которых по вине человека во много раз превосходит природный уровень.

Сохранение отдельных видов в их естественной среде обитания возможно как при ведении экологически ответственного хозяйства, так и в условиях заповедания определенных участков территории. Наиболее эффективное сохранение биологического разнообразия может быть достигнуто при разумном зонировании конкретного региона, с выделением различных по режимам охраны и использования природных ресурсов зон – от заповедных (целевая функция которых сохранение жизнеспособных эталонов дикой природы) до интенсивно используемых (целевая функция которых обеспечение экономического развития региона). Без сомнения, окончательное решение по охране и ведению хозяйственной деятельности в пределах выделенных малонарушенных лесных территорий должно приниматься с учетом комплекса экологических, экономических и социальных факторов. Многие отрицательные последствия фрагментации естественного таежного покрова и массовой смены коренных лесов производными не могут быть оценены при современном уровне знаний, в связи с чем, сохранение крупных естественных территорий является мерой разумной предосторожности. Кроме того, большинство этих территорий расположено в удаленных и неудобных для эксплуатации районах, а площадь и их лесные ресурсы не настолько велики, чтобы их исключение из эксплуатации (полное или частичное) могло бы оказать существенное воздействие на общие объемы заготовок древесины.

**ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ
ПОПУЛЯЦИОННОЙ БИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ
(ЭДИФИКАТОРОВ И АССЕКТАТОРОВ)
СОВРЕМЕННОГО ЛЕСНОГО ПОЯСА**

**3.1. Общие представления популяционной биологии
и экологии растений**

3.1.1. Основные понятия

Как было показано в первой главе, цель этой книги – проанализировать структуру и динамики живого покрова восточноевропейских лесов с популяционных позиций. В третьей главе проведен анализ основных особенностей популяционной биологии растений восточноевропейских лесов. В качестве интегральной характеристики видов рассматривается их популяционное поведение или популяционная стратегия.

Распределение видов по типам популяционных стратегий проведено отдельно для групп видов, существующих в одном времени и пространстве и претендующих на одну и ту же порцию ресурса. В зоологической литературе такие группы видов названы гильдиями, в ботанической – синузиями (Смирнова, 1987). Анализ типов поведения целесообразно проводить у растений близких жизненных форм, занимающих одну пространственно-временную нишу и относящихся к одному трофическому уровню, т.е. принадлежащих одной синузии (Ценопопуляции..., 1988). Это определяется тем, что виды одной синузии характеризуются сходным влиянием на окружающую среду и выполняют близкую роль в сообществе. Кроме того, биологическое своеобразие видов наиболее полно проявляется при одновременном исследовании всей исторически сформировавшейся совокупности видов. В лесах умеренной зоны в качестве таковых обычно рассматриваются синузии деревьев, кустарников, летневегетирующих трав и кустарничков, и ранневесенних эфемероидов (Восточноевропейские ..., 1994).

Наиболее подробно популяционная стратегия охарактеризована у деревьев (раздел 3.3.) и кустарников (раздел 3.4), менее подробно – трав и кустарничков (раздел 3.5). Среди трав рассмотрены следующие синузии: эфемероидов, дубравного широкоотравья, бореального мелкотравья, полянно-опушечного высокотравья. Поскольку исследования популяционной биологии предполагают использование представлений не однозначно трактуя-

щихся в литературе, в этом разделе приведены пояснения основных понятий популяционной биологии (Смирнова и др., 2002 а,б).

Определение понятия «популяция». Термином «популяция» в демографических исследованиях обозначается совокупность особей одного вида, совместно живущих на определенной территории, связанных между собой отношениями родства (потоком поколений), системой внутренних взаимоотношений, и отграниченных от других подобных совокупностей (Ценопопуляции..., 1976, 1988). Разработаны представления об иерархии биосистем популяционного уровня от ценопопуляции до видовой популяции (вся совокупность особей вида в пределах ареала). В большинстве случаев реальные границы скопления особей вида распознать трудно или невозможно, тогда популяцией называют совокупность особей исследуемого вида в рамках пространства, ясно ограниченного границами некоторого природного объекта. Так, совокупность особей вида в границах фитоценоза, принято называть «ценопопуляцией», а в границах одного экотопа – экотопической популяцией. Далее при описании конкретных примеров мы используем общий термин «популяция», ранг объекта популяционного уровня (ценопопуляция, локальная популяция, экотопическая и пр.) уточняется при необходимости.

3.1.2. Периодизация онтогенеза и диагностики онтогенетических состояний растений

Основа для исследования состава и структуры популяций – способность видеть в природе отличающиеся по многим параметрам друг от друга организмы одного вида. В первую очередь различия определяются возрастными, онтогенетическими особенностями, что делает чрезвычайно важным членение непрерывного процесса индивидуального развития (онтогенеза) на биологически, экологически и ценотически различные периоды (или этапы). Онтогенез особи делится на этапы на основе объединения в группы 1) особей близкого возраста (например, классы возраста у деревьев) или 2) особей, находящихся на одном и том же этапе индивидуального развития, т.е. в одном возрастном состоянии (имеющих одинаковый биологический, физиологический возраст). Индикаторами возрастных состояний чаще всего бывают морфологические изменения, коррелятивно связанные с функциональными. Календарный (астрономический) возраст и возрастное состояние всегда сопряжены между собой. Однако соотношение их не всегда однозначно. Особи одного календарного возраста могут находиться на разных этапах своего онтогенетического развития, т.е. быть в разных возрастных состояниях, и, наоборот, особи одного возрастного состояния могут быть разного календарного возраста (Ценопопуляции..., 1976; 1988).

В популяционно-демографических исследованиях растений преимущественно используется определение онтогенетического состояния, а календарный возраст служит дополнительной характеристикой. Такое предпочтение объясняется тем, что, во-первых, роль растений одного возрастного состояния в жизни популяции примерно одинакова, а, во-вторых, особи растений разных видов и разных жизненных форм проходят одни и те же онтогенетические состояния в течение разного времени, и поэтому сравнительная оценка (сопоставление) их роли в сообществе на основе календарного возраста

теряет биологический смысл. Кроме того, определение календарного возраста у многих растений затруднено или невозможно вследствие обновления побегов и корней, определение возрастного состояния всегда реально. Разумеется, при решении некоторых популяционных и ценогенетических задач целесообразно, и даже необходимо использовать оба параметра.

Особь, относящиеся к одному онтогенетическому состоянию, объединяются в одну группу. Выделение их проводится в соответствии с классификацией онтогенетических состояний семенных растений (Работнов, 1950; Уранов, 1975; Ценопопуляции..., 1976, 1988). Сейчас изучены онтогенезы более трехсот видов сосудистых растений. Кроме того, описаны этапы онтогенеза для спорофитов и даже для гаметофитов некоторых видов споровых растений и лишайников (Жукова, 1999). Для них разработаны в соответствии с периодизацией онтогенеза, принятой для спорофитов семенных растений, соответствующие периодизации и диагнозы возрастных состояний.

Качественные признаки (диагнозы) онтогенетических состояний семенных растений достаточно универсальны и могут быть использованы при описании любых видов семенных растений. Конкретные примеры описания онтогенезов растений разных жизненных форм приведены в серии выпусков «Диагнозы и ключи возрастных состояний...» (1980, 1983а, б, 1987, 1989), в Методических указаниях к спецкурсу «Популяционная экология растений» (1994), в «Онтогенетическом атласе лекарственных растений» (1997, 2000), в монографиях и журнальных публикациях. При описании диагнозов онтогенетических состояний в скобках приведены названия, используемые как синонимы.

Проростки (всходы), pl – смешанное питание (за счет веществ семени или семядолей и ассимиляции первых листьев); наличие морфологической связи с семенем и/или наличие семядолей; наличие зародышевых структур: семядолей, первичного (зародышевого) корня и побега.

Ювенильные, j – простота организации, несформированность признаков и свойств, присущих взрослому растению; наличие листьев иной формы и иного расположения на побеге, чем у взрослых особей; иной тип нарастания и ветвления или отсутствие ветвления в побеговой сфере; возможно изменение типа корневой системы; сохранение некоторых зародышевых структур: первичных корня и побега; потеря связи с семенем (семя исчерпало запасы и семенная кожура засохла), как правило, отсутствие семядолей – их запасы использованы целиком, семядоли засыхают и опадают.

Имматурные (прематурные), it – наличие свойств и признаков, переходных от ювенильных к взрослым: развитие листьев и корневой системы переходного типа; появление некоторых признаков взрослого растения в структуре побегов (например, смена типа нарастания, начало ветвления, появление плагиотропных побегов и прочее); сохранение отдельных элементов первичного побега.

Виргинильные (молодые и взрослые вегетативные), v – появление основных черт типичной для вида жизненной формы; растение имеет характерные для вида взрослые листья, побеги и корневую систему; генеративные органы отсутствуют.

Молодые генеративные, g₁ – появление генеративных органов, преобладание процессов новообразования над отмиранием, проявляющееся в разных формах. Окончательное формирование взрослых структур.

Средневозрастные генеративные, g_2 – уравнивание процессов новообразования и отмирания – максимальные размеры и биомасса, максимальный ежегодный прирост биомассы, максимальное число генеративных органов (максимальная семенная продуктивность).

Старые генеративные, g_3 – преобладание процессов отмирания над процессами новообразования: резкое снижение генеративной функции, ослабление процессов побего- и корнеобразования, в некоторых случаях – упрощение жизненной формы, которое проявляется, в частности, в потере способности образования побегов разрастания.

Субсенильные (старые вегетативные), ss – отсутствие генеративных органов (возможно наличие скрыто генеративных побегов), значительное преобладание процессов отмирания над процессами новообразования; возможно, упрощение жизненной формы, проявляющееся в смене способа нарастания побега или в потере способности к ветвлению; появление листьев переходного (имматурного) типа.

Сенильные, s – накопление отмерших (прекративших рост и разрушающихся) частей растения, предельное упрощение жизненной формы; вторичное появление некоторых ювенильных черт (форма листьев, характер побегов и другое); в некоторых случаях – полное отсутствие почек возобновления и других новообразований.

3.1.3. Поливариантность онтогенеза

Описанная последовательность этапов онтогенеза у семенных растений представляет собой обобщение и усреднение известного к настоящему моменту разнообразия процессов индивидуального развития. При проведении конкретных работ необходимо учитывать различные проявления дифференциации растений в популяциях – поливариантность онтогенеза (Воронцова, Заугольнова, 1978; 1979; Чистякова, 1994). Наиболее детально поливариантность онтогенеза у семенных растений проанализирована Л.А. Жуковой (1995).

При исследовании структуры популяций и особенностей ее развития в конкретных экологических и ценологических условиях одним из наиболее существенных параметров выступает **размерная поливариантность** онтогенеза, которая проявляется в дифференциации особей по жизненности (виталитетности). Под жизненностью особи обычно понимают такие свойства, как мощность вегетативных и генеративных органов, а также устойчивость к неблагоприятным воздействиям, что определяет перспективы дальнейшего развития особи. Распределение особей на группы разной жизненности производится в пределах одной популяции на основе определения значений количественных признаков в каждой возрастной группе (Злобин, 1989) и некоторых качественных признаков (см. ниже).

У семенных растений часто выделяют три группы особей по жизненности или три уровня жизненности (иногда выделяют 4, 5, 6 уровней). В группу *оптимальной (нормальной) жизненности* входят особи, онтогенез которых проходит без задержек, возвращений в более ранние состояния или пропусков возрастных состояний (например, переход из имматурного состояния в сенильное у деревьев низкой или сублетальной жизненности). В ходе онто-

гене́за размеры и биомасса особей последовательно увеличиваются вплоть до старого генеративного, развитие вегетативной сферы положительно коррелирует с интенсивностью образования плодов и семян.

В группу *пониженной жизненности* входят особи с задержками в развитии как в прегенеративном, так и в генеративном периодах. Размеры и биомасса особей меньше, чем у растений оптимальной жизненности в соответствующих возрастных группах, часто отсутствуют положительные корреляции между параметрами вегетативной и генеративной сферы.

В группу *низкой (сублетальной) жизненности* входят особи, для которых характерны длительные задержки в развитии на ранних этапах онтогенеза, сильное сокращение или пропуск генеративного периода. У них отсутствуют корреляции между абсолютным возрастом и этапом развития. В этой группе нарушается основной принцип прохождения онтогенеза особями оптимальной и пониженной жизненности – преобладание в течение первой половины онтогенеза процессов роста и новообразования над процессами отмирания. У молодых особей этой группы часто формируются старческие структуры. Особи этой группы жизненности обычно имеют малые размеры и биомассу по сравнению с особями оптимальной и нормальной жизненности в рассматриваемой популяции.

3.1.4. Типы онтогенезов и вегетативное размножение

Разнообразие онтогенезов семенных растений можно объединить в два типа (Смирнова, 1987). В первом типе всю последовательность этапов развития проходит одна и та же особь, умирающая по завершению онтогенеза (*простой онтогенез*). Во втором последовательность этапов развития осуществляется в серии особей нескольких поколений (*сложный онтогенез*), причем особь-родоначальница (семенного происхождения) не умирает, а однажды или многократно делится вегетативным путем на несколько особей, образуя *клон*. Смерть всего вегетативного потомства может наступить после последовательного прохождения серии поколений.

В популяционной биологии растений особь, возникшая из семени, и все ее вегетативное потомство называется «генета», особь вегетативного происхождения – «рамета». Иногда раметой называют относительно самостоятельное структурное образование, входящее в физически целостную особь и потенциально способное к самостоятельной жизни (например, парциальный куст в системе парциальных кустов у черники или лещины).

Вегетативное размножение свойственно растениям разных жизненных форм. Это – естественное или искусственное отделение от материнского растения его частей, способных к самостоятельному существованию и развитию. По времени появления в онтогенезе и по глубине омоложения вегетативного потомства можно выделить три типа вегетативного размножения (Смирнова, 1987).

Размножение первого типа происходит в постгенеративном периоде и не сопровождается омоложением потомства, его называют старческой (сенильной) партикуляцией (Работнов, 1969). Отмеченное у некоторых видов значительное увеличение числа особей вследствие старческой партикуляции определяет правосторонний тип возрастного спектра популяции.

Второй тип вегетативного размножения (нормальная партикуляция по Т.А. Работнову, 1969) начинается в генеративном периоде и сопровождается неглубоким омоложением потомства. В пределах этого типа виды растений различаются по вегетативной подвижности: одни (например, копытень европейский) разрастаются со скоростью в несколько сантиметров в год; другие (например, будра плющевидная) – со скоростью несколько десятков сантиметров в год. Вегетативное размножение этого типа приводит к заметному увеличению числа взрослых особей в популяциях. Виды, для которых свойственен этот тип вегетативного размножения, обычно имеют одновершинные возрастные спектры с максимумом на взрослых (генеративных) особях. Второй тип играет весьма существенную роль в самоподдержании популяций: к нему относится много видов кустарников, кустарничков и трав, у которых семенное возобновление происходит эпизодически, а вегетативное – регулярно. При этом господство вегетативного типа размножения в популяциях не свидетельствует об их плохом состоянии.

Третий тип вегетативного размножения осуществляется глубоко омоложенными (ювенилоподобными или «ювенильными») особями (ювенильная партикуляция). Они могут образовываться как на взрослых, так и на молодых растениях. Одно из проявлений такого типа вегетативного размножения – образование в вегетативной или генеративной части побега свободно отделяющихся диаспор (например, вегетативных почек у чистяка весеннего) или придаточных почек на корнях (например, у иван-чая узколистного). Третий тип, как и второй, играет весьма существенную роль в самоподдержании популяций, часто он оказывается единственным способом. Этот тип вегетативного размножения наиболее часто отмечается у трав. Большое число глубоко омоложенных вегетативных зачатков определяет левосторонний характер возрастного спектра популяций.

3.1.5. Оценка состояния популяции по типу онтогенетического спектра

Счетные единицы. Расчеты возрастных (онтогенетических) спектров у растений основываются на выделении и использовании счетных единиц. Вопрос о выделении счетной единицы достаточно сложен в связи со способностью растений как модульных организмов формировать в пределах физически целостной особи вегетативные структуры (парциальные кусты и побеги, клубни, луковицы, придаточные почки на корнях и пр.), способные к самостоятельному существованию и развитию и выступающие как единицы воздействия на среду. В исследованиях популяций растений используются две счетные единицы. Первая единица – морфологическая, при выделении таких единиц основным признаком считается физическая целостность анализируемой структуры, т.е. особи. Такой подход вполне правомерен и целесообразен, если исследователь имеет дело с одноствольным деревом, компактным кустом, луковичным растением и т.п.

Когда объект исследования физически целостная система корневых отпрысков, например, осины, состоящая из взрослых, молодых деревьев и только начавших развиваться побегов, выделять морфологические единицы физически невозможно и нецелесообразно с точки зрения анализа возрас-

тной и пространственной структуры популяций. В связи с этим, сформировалось представление о второй – фитоценотической – счетной единице.

Счетные единицы существенно различаются у растений моноцентрических, явнополицентрических и неявнополицентрических биоморф, выделенных на основе особенностей пространственного распределения побегов, почек возобновления и корней (Смирнова, 1987).

Взрослые особи *моноцентрических биоморф* характеризуются тем, что корни, побеги (побег) и почки возобновления сконцентрированы в единственном центре, который представляет собой центр разрастания особи и центр воздействия на среду. Взрослые особи *явнополицентрических биоморф* имеют несколько четко выраженных центров разрастания особи, представляющих собой относительно автономную часть особи. Такими центрами могут быть парциальные кусты, а при отсутствии ветвления (кущения) – парциальные побеги. Взрослые особи *неявнополицентрических биоморф*, как и в предыдущем типе, имеют несколько центров разрастания (Смирнова, 1987), однако в онтогенезе растения эти центры возникают так близко, что практически их трудно разграничить. В связи с этим, неявнополицентрическая особь условно рассматривается как единый центр воздействия на среду.

Типы онтогенетических (возрастных) спектров популяций. Наиболее просто определяемый признак устойчивого состояния популяции – это полночленный онтогенетический спектр, в котором численное соотношение особей разных онтогенетических групп определяется биологическими свойствами видов: 1) общей продолжительностью онтогенеза и отдельных состояний; 2) темпами развития особей в разных состояниях; 3) способом самоподдержания популяций: глубокоомоложенными диаспорами (семенами и вегетативными зачатками), неглубокоомоложенными вегетативными особями или разным сочетанием названных выше способов; 4) интенсивностью и периодичностью инспермации и элиминации особей, 5) способностью создавать почвенный запас семян, 6) размерами площади поглощения ресурсов особями разных онтогенетических состояний (синоним – площадь питания). Такие спектры названы базовыми (характерными); они характеризуют дефинитивное (динамически устойчивое) состояние популяций (Ценопопуляции..., 1988).

Типы базовых спектров выделяют по положению абсолютного максимума в спектре онтогенетических состояний. В пределах каждого типа в зависимости от способа самоподдержания популяции выделяют варианты.

Конкретные спектры популяций могут проявлять как большое сходство с базовыми спектрами, так и значительно отличаться от них. Разнообразие конкретных спектров можно объединить в несколько типов, соответствующих тому или иному состоянию (или этапу жизни) популяции:

- *инвазионное состояние* – в спектре представлены лишь прегенеративные (иногда и молодые генеративные) растения;

- *нормальное состояние:*

- а) полночленный спектр, в котором представлены все или почти все онтогенетические группы растений (семенного и/или вегетативного происхождения); может быть левосторонним, одновершинным (с максимумом на генеративных растениях) и правосторонним;

- б) вегетативно-полночленный спектр, где представлены растения только вегетативного происхождения;

в) прерывистый спектр, где представлена большая часть онтогенетических групп;

- *регрессивное состояние* – популяция состоит лишь из постгенеративных растений;
- состояние, при котором представлены лишь некоторые (часто одна) онтогенетические группы – *фрагментарный спектр*.

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 развития 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. Популяции становятся регрессивными в тех случаях, когда старые растения прекращают плодоношение, или условия в сообществе препятствуют развитию подраста. Помимо перечисленных вариантов в нарушенных лесных сообществах популяции могут быть представлены отдельными особями некоторых возрастных состояний (фрагментами популяций). Обычно это свидетельствует об эпизодическом приживании вида при крайне низком уровне численности, и свойственно популяциям видов-ассектаторов. Перспективы развития таких популяций оценить очень трудно. Диагностика состояния популяций, основанная на указанных выше признаках, позволяет осуществить прогноз дальнейшего развития ценопопуляций, а также позволяет подойти к оценке сукцессионного состояния сообщества. При этом для адекватной оценки перспектив популяции необходим учет биологических и экологических особенностей вида.

3.1.6. Представления о популяционных стратегиях видов

Типы популяционных стратегий. Популяционная стратегия или популяционное поведение – совокупность биологических свойств, проявляющихся на организменном и популяционном уровне, – определяет способность вида господствовать или занимать подчиненное положение в сообществах в целом или в его структурно-функциональных подразделениях: синузиях, ярусах, микрогруппировках (Работнов, 1975; Grime, 1979; Миркин, 1983; Смирнова, 1987). Представления о популяционных стратегиях основываются на представлениях Л.Г. Раменского (1935) о фитоценотипах и о г-отборе и К-отборе (Пианка, 1981). Популяционная стратегия отражает фитоценотически-значимое поведение вида или его фитоценотические потенции. Она может быть охарактеризована большим набором частных признаков, различающихся у растений разных жизненных форм, и наиболее общими интегральными признаками, среди которых следующие:

- *конкурентноспособность* (большая конкурентная мощьность) – способность одних видов подавлять другие вследствие высокой энергии жизнедеятельности и полноты использования среды;
- *фитоценотическая толерантность* (выносливость, устойчивость к крайне неблагоприятным фитоценотическим условиям) – способность видов длительно существовать на территории, контролируемой конкурентноспо-

собными видами, за счет максимального снижения энергии жизнедеятельности (задержки в росте и развитии);

- *реактивность* (динамичность, пионерность, рудеральность) – способность видов максимально быстро захватывать освобождающиеся территории в результате высоких темпов размножения и разрастания.

Виды, у которых в наибольшей степени выражена конкурентоспособность, относятся к конкурентным, фитоценотическая толерантность – к толерантным (или стресс-толерантным (по Grime, 1979)), реактивность – к реактивным или к пионерным. Разная степень выраженности перечисленных свойств у разных видов определяет наличие переходных типов популяционных стратегий (см. раздел 3.2).

Наиболее четко принадлежность вида к тому или иному типу популяционной стратегии удастся охарактеризовать, если сравнивать частные проявления популяционного поведения (например, темпы роста и развития, семенную и вегетативную продуктивность и др.) в условиях экологического оптимума и при отсутствии конкуренции за ресурсы, с одной стороны, и в условиях экологического пессимума и конкуренции за ресурсы, с другой стороны. Разработку классификаций популяционных стратегий целесообразно проводить отдельно для каждой синузии (или гильдии), рассматриваемой как совокупность видов, существующих в одном времени и пространстве и претендующих на один и тот же ресурс (Смирнова, 1987). Так, в широколиственных лесах можно выделить синузии деревьев, кустарников, летне-вегетирующих трав и эфемероидов. Конкретные признаки популяционных стратегий этих групп видов и классификации типов стратегий приведены в книге «Восточноевропейские широколиственные леса» (1994).

Представления о ранне- и поздне-сукцессионных видах и соотношение этих представлений с представлениями о типах стратегий. Изучение процессов смен видов растений и животных в ходе восстановительных сукцессий (демутаций) показало, что на ранних этапах восстановления обычно господствуют реактивные виды (пионерной или рудеральной стратегии), а на поздних этапах – толерантные и конкурентные виды, которые были соответственно названы ранне- и поздне-сукцессионными (Forest succession..., 1981). Однако исследования видов деревьев и сукцессионных процессов в лесных сообществах выявили значительно более сложные соотношения между типом стратегии вида и его ролью в сукцессиях. Их причина – в отсутствии полного соответствия между типом стратегии и светолюбием (теневыносливостью) видов деревьев. Все светолюбивые виды могут господствовать только на ранних этапах сукцессий, когда осваиваются безлесные территории, все теневыносливые виды способны сменять светолюбивые на более поздних этапах сукцессий и доминировать в климаксовых сообществах. В зависимости от дальности заноса семян светолюбивые виды осваивают большие или меньшие территории. В связи с этим, среди ранне-сукцессионных видов (РСВ) восточноевропейских лесов выделены ранне-сукцессионные виды с большой дальностью разноса семян – виды реактивной (пионерной, рудеральной) стратегии (сосна обыкновенная, осина, березы, ивы), а также виды с небольшой дальностью разноса семян, так называемые, «опушечники» – виды конкурентной и толерантной стратегии (дуб черешчатый, яблоня лесная, груша обыкновенная и др.). Группа поздне-сукцессионных видов (ПСВ) включает теневыносливые широколиственные (ясень, клены, липа, вязы) и

хвойные (ель, пихту и кедр) виды. Соотношение видов в сообществах по типам стратегий позволяет составить прогнозы развития сообществ и получить дополнительную информацию о его структурном разнообразии. Обычно сукцессивные сообщества отличаются от климаксового неполным набором типов популяционных стратегий и их количественными соотношениями, не соответствующими особенностям биологии видов.

3.1.7. Оценка сукцессионного состояния лесных сообществ по демографической структуре популяций деревьев

Оценка сукцессионного состояния сообщества проводится путем сравнения возрастных онтогенетических спектров и численности популяций видов деревьев, входящих в его состав (Смирнова и др., 1990). Антропогенные нарушения, инициирующие сукцессии, можно условно разделить на три группы по степени уничтожения существовавшей древесной растительности: 1) сильные – сплошные рубки с уничтожением подроста и нарушением напочвенного покрова, верховые пожары, распашка; 2) средние – сплошные рубки без уничтожения подроста и нарушения напочвенного покрова; 3) слабые – выборочные рубки, выпас, рекреация, низовые пожары. Для определения стадии сукцессии и ее направления наиболее существенным является соотношение состояний ценопопуляций ранне- и позднесукцессионных видов (табл. 3.1.).

На ранних этапах сукцессий, после сильных и средних нарушений, чаще всего формируются сообщества с доминированием или значительным участием РСВ. Это, прежде всего, леса с доминированием берез и других видов реактивной стратегии – сосны, серой ольхи, осины. При возможности инвазии ПСВ с первых лет участвуют в составе сообщества, но по скорости роста отстают от РСВ, дольше находясь в ярусе кустарников или втором подъярусе древостоя. Распад поколения РСВ обычно происходит относительно синхронно и может носить катастрофический характер.

Следующая стадия сукцессии – формирование сомкнутого леса из ПСВ с выраженной ярусной структурой, иногда расцениваемое как завершение сукцессии. В этот период происходит уменьшение видового разнообразия даже лесных, относительно теневыносливых видов.

Современное состояние большинства лесных сообществ европейской России соответствует стадиям господства РСВ или формирования сомкнутого леса из ПСВ. При этом во многих лесах популяции ПСВ представляют собой первое поколение после сильных антропогенных нарушений. Примерами таких сообществ являются ельники, возникшие после интенсивной выборочной рубки соснового древостоя, широколиственные леса с деревьями порослевого происхождения, выросшими после сплошных рубок; лесные культуры. В зависимости от множества факторов (определяемых, в основном, характером предшествующих нарушений) распад первого поколения ПСВ может быть как асинхронным, так и массовым, катастрофическим. В первом случае начинает формироваться устойчивая мозаично-ярусная структура сообщества, во втором случае время ее формирования задерживается. В дальнейшем формируется абсолютно разновозрастный полидоминантный лес с выраженной гар-мозаикой. Для формирования спонтанно развивающегося лесного сообщества требуется время, сопоставимое с временем жизни, как минимум, двух–трех поколений ПСВ. Часто происходят

**Состояние лесных сообществ при различных состояниях популяций
раннесукцессионных (РСВ) и позднесукцессионных (ПСВ) видов деревьев**

Тип возрастных спектров популяций		Сукцессионный этап развития лесного сообщества
РСВ	ПСВ	
Нормальные	Нормальные	Разновозрастный лес – квазиклимакс, субклимакс, сформированный при отсутствии заноса зачатков части РСВ и/или ПСВ
Нормальные	–	Разновозрастный лес – субклимакс, сформированный при отсутствии заноса зачатков ПСВ или при периодически повторяющихся нарушениях
Инвазионные	–	Ранний этап сукцессии после сильного нарушения
Инвазионные	Инвазионные	Ранний этап сукцессии после среднего или сильного нарушения
Регрессивные	Инвазионные	Средний этап сукцессии после среднего или сильного нарушения
Регрессивные	Нормальные	Поздний этап сукцессии после среднего или сильного нарушения
–	Инвазионные	Ранний этап сукцессии после среднего или слабого нарушения
Регрессивные	–	Задержка сукцессии при постоянных нарушениях и/или регрессия к безлесной территории
–	Регрессивные	Задержка сукцессии при постоянных нарушениях и/или регрессия к безлесной территории

отклонения от описанной динамики, их основные причины – постоянные или частые экзогенные нарушения (например, пожары, выпас) и/или отсутствие возможности инвазии ПСВ. В этом случае может формироваться субклимаксное сообщество, основными эдификаторами которого являются РСВ. Так, многократно повторяющиеся пожары приводят к формированию разновозрастных сосновых лесов.

Возможность инвазии в сообщество как эдификаторов, так и подчиненных видов имеет определяющее значение для протекания сукцессии от ее начальных и до конечных стадий. В некоторых случаях длительные предшествующие преобразования растительности и экотопа приводят к невозможности возобновления ПСВ даже при их доминировании в сообществе. Тогда вследствие дигрессии происходит формирование пустошей или иных безлесных территорий.

Разделение различных вариантов разновозрастного леса, образованного ПСВ, на сукцессионные, субклимаксные и климаксные представляет наибольшую трудность и не может быть основано только на демографических исследованиях. Необходимо учитывать особенности видового и структурного разнообразия сообществ, а также признаки сукцессионного состояния сообщества, отраженные в почвенном покрове. Для оценки последних возможно использование метода «археология экосистем», разработанного Е.В. Пономаренко с соавторами (Смирнова и др., 1990; Сукцессионные процессы..., 1999). Пониманию причин современного состояния сообществ и более обоснованному суждению о сукцессионных процессах помогает также знание истории природопользования на исследуемой территории (Сукцессионные процессы..., 1999; Оценка..., 2000).

3.2. Эколого-ценотические группы в растительном покрове лесного пояса Восточной Европы

3.2.1. Формирование представлений об эколого-ценотических группах растений

В середине XX века в фитоценологии возникли представления о том, что средопреобразующее воздействие вида-эдификатора или особенности экотопы в тех случаях, когда эдификатор (по представлениям авторов) отсутствует, обуславливают существование в сообществе экологически близких видов. При появлении первых эколого-ценотических классификаций видов растений (Ниценко, 1969, 1971; Каразия, 1977; Сабуров, 1972, 1984) в качестве объектов исследований выбирали сообщества с относительно выровненной структурой. Основными признаками растительного сообщества при этом считали: (а) однородность условий существования подчиненных видов растений, созданных мощным воздействием древесного вида-эдификатора, и (б) жесткую связь между видом-эдификатором (или группой видов-эдификаторов) и остальными членами сообщества. Совокупность подчиненных видов рассматривалась как сопровождение, «свита» эдификатора. Название «эколого-ценотическая группа» отражало, с одной стороны, экологическую близость видов этой группы, а с другой стороны, совместное обитание видов в созданной эдификатором ценотической среде (Ниценко, 1969). Название «свита» по представлениям авторов отражало не только экологическую близость, но и сходный генезис в процессе эволюции растительных сообществ (Зозулин, 1955, 1973). Однако исследование изменений растительности в плейстоцене и голоцене (см. главу 2) заставляет с достаточной осторожностью относиться к существующим представлениям о генезисе тех или иных групп растений. В них не учтена антропогенная трансформация растительности в результате тысячелетней истории природопользования, в результате некоторые антропогенно сформированные совокупности видов рассматриваются как индикаторы былых климатических условий (см. раздел 2.3).

Во второй половине XX века представления об эколого-ценотических группах (или свитах) растений получили широкое распространение. Исследования растительных сообществ лесного пояса Восточной Европы с позиций выявления групп видов, приуроченных к определенным типам сообществ, привели к разработке региональных классификаций эколого-ценотических групп растений (Ильинская и др., 1982, 1985; Нешатаев, Доронина, 1995; Булохов, 1996; Василевич, 1998; Дегтева, 2002). Большинство этих классификаций разработано на основе экспертных представлений, однако в работах конца XX века и начала XXI века все чаще принадлежность вида к той или иной группе проверяется и уточняется статистическими методами путем определения коэффициентов совместной встречаемости и выявления групп сопряженных видов (Василевич, 1998; Булохов, 1973, 1996; Ермаков, 2001). Эти методы получили широкое распространение в синтаксономии (Миркин, Наумова, 1998).

Следует особо подчеркнуть, что вне зависимости от методов выделения эколого-ценотических групп видов лесных растений (экспертных или стати-

стических), исходный материал собирался и собирается в физиономически однородных участках леса с равномерно сомкнутым пологом и выровненным напочвенным покровом, поскольку именно такие участки рассматриваются как типичные. Мозаику окон, ВПК и зоогенных нарушений в лесах, как правило, не рассматривают, так как эти естественные проявления жизни лесного сообщества оценивают как нарушения и считают нетипичными. Особенностью сбора материала в лесных сообществах было стремление исследователей выявить наборы видов трав и кустарничков, наиболее часто и в наибольшем обилии встречающихся под сомкнутым пологом, образованным взрослыми деревьями широколиственных, темно- и светлохвойных, мелколиственных видов. Таким образом, в качестве эталонных лесных сообществ для выявления наборов эколого-ценотических групп видов рассматривали сообщества на стадии сукцессии, характеризующейся формированием первого зрелого поколения деревьев (состоящим из g_2 – g_3 особей). Здесь произрастал ограниченный набор видов трав и кустарничков. Для выявления этого набора закладывали площадки размером 10×10 м и менее, что позволяло получать относительно однородные выборки видов. Экологические требования этих групп видов в наибольшей степени соответствовали экологическим условиям жизни под пологом сомкнутого взрослого поколения тех или иных видов деревьев.

Развитие представлений о структуре и функционировании спонтанно развивающегося биогеоценотического покрова привело исследователей к пониманию гетерогенности как одного из главных свойств живого покрова. В главе 1 показано, что ключевые виды растений и животных создают экологически разнообразные микроместообитания, которые, в свою очередь, определяют возможность произрастания в одном сообществе видов, экологические потребности которых существенно различны. Большое разнообразие микроместообитаний в климаксовых лесах, связанное с существованием оконной мозаики, мозаики ветровально-почвенных комплексов, зоогенной и микогенной мозаики и наличием построек животных, зоогенных нарушений субстрата и растительного покрова, определяет возможность совместного произрастания трав и кустарничков разной экологии. Например, виды трав, постоянно встречающихся в пойменных лесах из черной ольхи, в водораздельных хвойно-широколиственных и широколиственных лесах, обычно занимают западины, сформированные в результате вывалов деревьев и последующего использования их кабанями в качестве купален (Восточноевропейские..., 1994). В таких западинах может создаваться экологический режим, сходный с режимом мелководий с застойным увлажнением, типичный для черноольшаников. Современные исследования структуры и состава лесов с хорошо выраженной гар-мозаикой (см. разделы 6.2, 7.2, 8.2) показали, что эколого-ценотические группы видов, которые по А.А. Ниценко (1969) характеризуют сообщество в целом, в таких лесах приурочены к отдельным микроместообитаниям. Так, например, в хвойно-широколиственных лесах виды «неморальной теневой свиты», по А.А. Ниценко (1969), наиболее часто встречаются в подкroновых пространствах взрослых деревьев широколиственных видов, а виды «елово-кисличной свиты» – на валеже средних стадий разложения или в подкroновом пространстве взрослых особей пихты и ели. Некоторые примеры приуроченности видов разных эколого-ценотических групп к разным микроместообитаниям приведены в табл. 3.2.

Примеры приуроченности видов разных эколого-ценотических групп к микросайтам разных типов в высокоствольных водораздельных и долинных темнохвойных лесах Коми и Карелии

Типы микросайтов	Эколого-ценотические группы видов	Индикаторные виды
А: Окно в пологе леса		
1. Лежащий ствол крупного дерева; слабоумифицированный;	Бореальные лесные кустарнички; зеленые мхи	Кустарнички – <i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>V. myrtillus</i> , мхи – <i>Pleurozium shreberi</i> , <i>Hylacomitrium splendens</i>
гумифицированный	Бореальные лесные травы	<i>Gymnosarptium dryopteris</i> , <i>Trientalis europaea</i> , <i>Maianthemum bifolium</i>
2. Холмик из почвы (бутор), возникший в результате вывала;	Бореальные деревья и кустарники; бореальные опушечные полукустарники и травы	Входы деревьев – <i>Betula</i> , <i>Populus</i> , <i>Salix</i> и кустарников – <i>Sambucus racemosa</i> ; травы – <i>Chamaenerion angustifolium</i> , <i>Rubus idaeus</i>
3. Яма в почве, возникшая в результате вывала;	Прибрежно-водные травы	<i>Caltha palustris</i> , <i>Comarum palustre</i> , <i>Equisetum palustre</i>
переувлажненная с глеевым горизонтом	Олиготрофно-болотные травы, кустарнички и полукустарнички, сфагновые мхи	Мхи – <i>Sphagnum</i> sp., кустарнички – <i>Vaccinium uliginosum</i> , травы – <i>Carex globularis</i> , <i>Rubus chamaemorus</i>
4. Ровное пространство: переувлажненное без глеевого горизонта	Нитрофильные опушечные травы	<i>Athyrium filix-femina</i> , <i>Filipendula ulmaria</i> , <i>Cirsium heterophyllum</i>
дренированное	Бореальные опушечные виды	<i>Diplazium sibiricum</i> , <i>Dryopteris assimilis</i> , <i>Crepis sibirica</i> , <i>Senecio nemorensis</i> , <i>Delphinium elatum</i>
Б: Полог леса		
темнохвойных видов	Бореальные лесные виды	<i>Calamagrostis arundinacea</i> , <i>Lerchenfeldia flexuosa</i> , <i>Melampyrum pratense</i>
мелколиственных видов	Нитрофильные, бореальные и неморальные опушечные травы	<i>Crepis paludosa</i> , <i>Geranium sylvaticum</i> , <i>Solidago virgaurea</i>
широколиственных видов	Неморальные лесные виды	<i>Dryopteris cartusiana</i> , <i>Milium effusum</i> , <i>Melica nutans</i>
светлохвойных видов	Боровые лесные виды	<i>Diphaziatrum complanatum</i> , <i>Calluna vulgaris</i> , <i>Antennaria dioica</i>

Таким образом, эволюцию представлений об эколого-ценотической структуре лесных сообществ, инициированную пересмотром концепции климакса с позиций «gap mosaic concept», «mosaic cycle concept of ecosystem» и концепции популяционной организации сообществ, можно представить следующим образом: на начальном этапе в одном типе сообществ господствуют виды одной эколого-ценотической группы; на современном этапе в одном типе сообществ сосуществуют виды разных эколого-ценотических групп.

Исследования микроместообитаний, формирующихся в спонтанно функционирующем живом покрове, позволили расширить имеющиеся эколого-ценотические классификации за счет включения новых видов, а также пересмотреть наборы групп и их объемы. Так, описания природных (зоогенных и фитогенных) нарушений – пороев и выбросов грунта животными, отсыпок вывалов – показали биологическую нецелесообразность выделения группы «сорно-рудеральных видов», ибо в лесах, на лугах и в степях существуют специфические наборы видов этой группы, они маркируют природные нарушения и входят в состав природной флоры тех или иных сообществ как обитатели специфических микроместообитаний (Гиляров, 1951; Млекопитающие..., 1985; Смирнова, 1998).

С позиций современных представлений о популяционных стратегиях видов также нецелесообразно выделять «бетулярную» группу (по Г.М. Зозулину, 1973), поскольку в современном растительном покрове виды берез (*Betula pubescence*, *B. verrucosa*) – раннесукцессионные и не обладают эдификаторными свойствами. В зависимости от антропогенной истории формирования березняков, в них могут господствовать неморальные, бореальные, луговые или опушечные виды (Оценка..., 2000). Что касается представлений Г.М. Зозулина о генетических связях «бетулярной свиты» с растительностью плейстоценовых лесостепей, то (как упоминалось ранее) они дискуссионны и нуждаются в подробном дополнительном анализе с точки зрения оценки роли ключевых видов животных в формировании растительности травяных сообществ и экотонных в лесном поясе.

Исследование приуроченности видов к разным микроместообитаниям в лесах климаксового типа позволяет составить представление об эколого-ценотической структуре таких лесов и использовать эти представления для характеристики сукцессионного этапа развития сообществ и выяснения причин отсутствия или малого числа видов той или иной эколого-ценотической группы. Так, например, отсутствие «опушечной свиты видов» (по терминологии А.А. Ниценко, 1969) в лесных сообществах может свидетельствовать о несформированности гар-мозаики, что характерно для срединных этапов сукцессий в лесах, когда после сплошных рубок или пожаров развивается первое взрослое поколение поздне-сукцессионных видов (таких как ель, пихта, липа, клены), сквозь сомкнутый полог которого в нижние ярусы проникает очень мало света. Такая ценотическая обстановка не позволяет развиваться видам «опушечной группы», обычно доминирующим на первых этапах образования окон в пологе леса (см. раздел 1.2). Ситуации, когда в сообществе развита гар-мозаика, но отсутствуют виды опушечной группы, возникают после предшествующих нарушений, настолько великих, что за время восстановления устойчивого оборота поколений в популяциях видов деревьев-эдификаторов опушечные виды, в связи с медленными темпами их

Таблица 3.3

Примеры природных микросайтов в сообществах лесного пояса (собственно леса, опушки, лугово-степные сообщества, болота) и их антропогенных аналогов

Типы микросайтов	Микросайты природные			Микросайты антропогенные
	фитогенные	зоогенные	аблюгенные	
1. Микросайты, субстрат которых состоит из почв и грунтов: рыхлый субстрат	Бугры ветровально-почвенных комплексов	Выбросы из нор	Осыпающиеся берега водоемов, карстовых провалов	Отвалы противоположных полог; насыпи дорог; локальные распадки
уплотненный субстрат	–	Тропы, лежки, стоянки	–	Тропы, грунтовые дороги, скопотопогоны и сбои
переувлажненный или обводненный субстрат	Западины ветровально-почвенных комплексов, болотные мочажинны	Ванны копытных, запруды бобров	Днища карстовых провалов прирусловые отмели, молодые прирусловые валы	Кюветы дорог, днища противопожарных рвов, меллоративные канавы
каменистый субстрат	–	–	Выходы горных пород	Карьеры
широкие участки	–	–	Локальные пожарища от молний	Кострища, фрагменты низовых пожаров
2. Микросайты, субстрат которых состоит из мертвых и живых растений: субстрат из мертвых растений	Валежины ветровально-почвенных комплексов	Растительный материал хаток и плотин бобров, муравейников	–	Порубочные остатки древесины
субстрат из живых растений	Ольховые кочки; осоково-пушицевые кочки; сплавины	–	Болотные гривы; болотные мочажинны	–
субстрат из опада живых растений	Подкороновые пространства деревьев	–	–	–

расселения или отсутствием агентов, не успели заселить сформировавшиеся окна. Более подробно возможности анализа эколого-ценотической структуры сообществ для оценки их сукцессионного состояния рассмотрены в главах 6–8.

Следует подчеркнуть, что разработка системы типов микроместообитаний для всех сообществ, встречающихся в границах лесного пояса, и последующее выявление групп видов, преимущественно связанных с тем или иным типом микроместообитания, – одна из насущных задач в развитии представлений об эколого-ценотической структуре растительного покрова.

Итак, средопреобразующее воздействие ключевых видов разных функциональных групп на растительный покров лесного пояса обуславливало его сложную эколого-ценотическую структуру. Антропогенные преобразования, хотя и разрушили значительную часть природных сообществ, изменили структуру ландшафтов, создали и создают некоторое подобие природных микросайтов (табл. 3.3), в результате чего в целом поддерживается эколого-ценотическое разнообразие современной растительности, хотя и в упрощенном виде.

3.2.2. Система эколого-ценотических групп растений

Для обозначения единиц эколого-ценотической классификации в литературе используют термины «свита» и «группа». Поскольку термин «свита» предполагает наличие представлений о флорогенетических связях, которые для многих видов флоры требуют специальных исследований, мы предлагаем для обозначения единиц эколого-ценотической классификации использовать нейтральный термин «группа». Под эколого-ценотическими группами (ЭЦГ) будем понимать группы видов растений, сходных по отношению к совокупности экологических факторов, присущих биотопам того или иного типа; характеризующихся высокой степенью взаимной сопряженности и приуроченных к микроместообитаниям определенного типа.

Следует отметить, что создание классификации ЭЦГ видов растений лесного пояса Восточной Европы, основанной на оценке степени приуроченности видов к тем или иным микросайтам в растительном покрове лесного пояса в целом (включая лесные и нелесные сообщества) затруднительно по нескольким причинам:

- во-первых, в современном лесном поясе отсутствуют климаксовые биоценозы (см. главы 1, 2), и только в лесных и болотных сообществах отчасти сохранились природные микросайты, где можно определить свойственный для них набор видов;

- во-вторых, значительная часть видов растений лесного пояса эвритопны (см. раздел 3.6 этой главы), и растительный покров в целом континуален. В результате одни и те же виды могут встречаться в микроместообитаниях и в сообществах в целом не только одного, но и разных типов, и, следовательно, неизбежны расхождения мнений разных авторов по поводу отнесения видов к той или иной эколого-ценотической группе.

В связи с этим, мы используем некоторый компромиссный подход к разделению флоры лесного пояса Восточной Европы на ЭЦГ видов. Был предложен следующий алгоритм. Сначала экспертным путем определяли ядра каждой выделенной группы: их составляли виды, в отношении которых мне-

ния разных экспертов (включая литературные сведения) совпадали. Затем методами многомерной статистики проводили анализ экологических и ценологических свойств видов, по результатам которого состав групп уточняли. Анализ экологических свойств видов проводили по экологическим шкалам Эленберга (Ellenberg, 1974), Ландольта (Landolt, 1977) и Цыганова (Цыганов, 1983), а ценологические свойства видов оценивали по их встречаемости и обилию, зарегистрированным в геоботанических описаниях сообществ различных типов.

Таким образом, суть компромисса в том, что статистический анализ проводили для растительного покрова сообществ в целом, а не для микрогруппировок растений, приуроченных к микросайтам. Основой его было предположение, что связь между видом-эдификатором (группой сходных видов-эдификаторов) и группой подчиненных видов (ассектаторов) сохраняется и в антропогенно преобразованных сообществах. Это проявляется в присутствии максимально возможного числа видов-ассектаторов рассматриваемой группы в наибольшем числе сообществ с конкретным видом-эдификатором.

Кроме того, антропогенные воздействия могут приводить к формированию местообитаний, экологически сходных с местообитаниями в природных сообществах, но, как правило, имеющих иные пространственные и временные масштабы. Так, например, в климаксовых хвойно-широколиственных лесах группа бореальных лесных видов (и наиболее обычный в этой группе доминант – кислица, *Oxalis acetosella*) растут на валеже конечных стадий разложения. В ельниках-кисличниках, сформированных в результате неоднократных сплошных рубок или посадок по пашне, где отсутствует валеж, эти виды произрастают на почве, которая по своим экологическим свойствам оказывается сходной со старыми валежинами. В связи с этим, использование геоботанических описаний ельников-кисличников, например, позволяет выявить хотя бы часть бореальных видов трав и кустарничков, ценологически связанных с темнохвойными видами деревьев.

Для анализа взяты 1456 видов флоры сосудистых растений Центральной России. Общий список флоры сосудистых растений Московской и сопредельных с ней 11 областей, составленный М.М. Шовкуном по более чем 120 литературным источникам, на настоящее время насчитывает 2600 видов и доступен через Интернет ([http:// www.jcbi.ru/eco1/index.shtml](http://www.jcbi.ru/eco1/index.shtml)).

На основе экспертных сведений о приуроченности видов к сообществам определенных типов или к отдельным типам микроместообитаний в них все виды разделены на 18 групп. Номенклатура только разрабатывается, в используемой в книге классификации не выдержан единый принцип наименований групп. Для большинства групп даны традиционные названия, что определено преемственностью между наиболее широко распространенными классификациями А.А. Ниценко (1969) и Г.М. Зозулина (1973) и предлагаемой классификацией. Классификации этих авторов разработаны только для трав и кустарничков (то есть видов, испытывающих на себе влияние эдификаторов), наша классификация включает в себя виды деревьев, кустарников, кустарничков и трав. Для удобства пользования, помимо полных названий, приведены краткие условные обозначения (формулы) из букв латинского алфавита.

1. Бореальная лесная группа, образована видами сомкнутых темнохвойных лесов (*boreal forest plants* – BrF).

2. Бореальная опушечная группа, образована видами, растущими в окнах темнохвойных лесов и на опушках (*boreal forest edge plants* – BrEg).

3. Неморальная лесная группа, образована видами сомкнутых широколиственных лесов (*nemoral forest plants* – NmF).

4. Неморальная опушечная группа, образована видами, растущими в окнах широколиственных лесов и на опушках (*nemoral forest edge plants* – NmEg).

5. Нитрофильная (ольшаниковая) лесная группа, образована видами сомкнутых черноольховых лесов (*nitrophillous forest plants* – NtF).

6. Нитрофильная (ольшаниковая) опушечная группа, образована видами разреженных черноольховых лесов (*nitrophillous forest edge plants* – NtEg).

7. Боровая лесная группа, образована видами сомкнутых сосновых лесов северной части лесного пояса (*pine forest plants* – PnF).

8. Боровая опушечная группа, образована видами разреженных (остепненных) сосновых лесов южной части лесного пояса (*pine forest edge plants* – PnEg).

9. Группа растений разреженных широколиственных лесов лесостепи (байрачных дубрав) (*xerophytic oak-forest plants* – Ox).

10. Группа растений луговых и настоящих степей (*steppe plants* – St).

11. Группа растений сухих лугов (суходольно-луговая) (*dry meadow plants* – MDr).

12. Группа растений влажных лугов (влажно-луговая) (*fresh meadow plants* – MFr).

13. Группа растений верховых (олиготрофных) болот (*oligotrophic bog plants* – Olg).

14. Группа растений низинных (мезотрофных) болот (*mesotrophic swamp plants* – Sw).

15. Группа прибрежно-водных растений (*water plants, amphiphytes* – WrA).

16. Группа растений свежего аллювия (*alluvial plants* – Al).

17. Группа внутриводных растений (*intrawater plants* – InW).

18. Группа адвентивных растений (*adventitious plants* – Ad).

В зависимости от задач исследования, выделенные ЭЦГ можно объединять разными способами для получения более информативного результата. Так, например, при анализе лесных территорий целесообразно использовать следующий набор ЭЦГ:

- группы лесных видов растений: BrF, NmF, NtF, PnF, каждая из которых учитывается отдельно;

- обобщенная группа видов растений опушек разных лесов, включая разреженные байрачные леса $Eg = BrEg + NmEg + NtEg + PnEg + Qx$, виды всех перечисленных групп учитываются вместе;

- обобщенная группа видов растений разных лугов и степей $Md = St + MDr + MFr$, виды всех перечисленных групп учитываются вместе;

- группа видов растений олиготрофных болот – Olg;

- обобщенная группа видов растений низинных болот, прибрежно-водных видов, внутриводных видов и видов свежего аллювия: $Wt = Sw + WrA + InW + Al$; виды всех перечисленных групп учитываются вместе;

- группа адвентивных видов растений – Ad.

При таком объединении получается 9 ЭЦГ растений. В книге используются несколько способов объединения 18 групп в более крупные совокупно-

Средние значения экологических факторов, рассчитанные для эколого-ценотических групп видов (ЭЦГ)

ЭЦГ	L	F	R	N	T	K
Br	5,31	6,00	4,00	3,51	4,21	4,74
Nm	4,80	5,38	6,73	5,73	5,37	3,85
Nt	6,04	7,34	6,79	6,17	5,58	4,56
Pn	7,00	3,65	5,09	2,12	5,86	5,12
Md	7,20	4,90	6,40	4,12	5,77	4,58
Wt	7,26	9,03	5,75	5,09	5,29	4,35
Среднее	6,27	6,05	5,79	4,46	5,35	4,54

Примечание. L – освещенность, F – влажность почвы, R – кислотность почвы, N – богатство почвы азотом, T – температурный режим, K – континентальность климата

сти. В этой главе далее при анализе ЭЦГ бореальные (Br), неморальные (Nm), нитрофильные (Nt) и боровые (Pn) виды не делятся на лесные и опушечные, а рассматриваются как целостные группы, остальные виды соединены в две группы: лугово-степные (Md) и водно-болотные (Wt).

Для уточнения состава ЭЦГ по экологическим свойствам видов исследовались характеристики 900 видов (из 1456, разделенных на ЭЦГ), взятые из шкал Элленберга: увлажнения почвы F, обеспеченности почв азотом N, кислотности почвы R, освещенности L, температурного режима T и континентальности климата K (прочие виды в работе Элленберга отсутствуют).

Выявлено, что в пространстве шести указанных экологических факторов все ЭЦГ различаются статистически значимо. Средние значения и стандартные отклонения экологических факторов по ЭЦГ приведены в табл. 3.4 и 3.5, соответственно. При множественных попарных сравнениях средних выявлено, что, по критерию Дункана, ЭЦГ различаются практически по всем экологическим факторам, при этом более всего – по фактору увлажнения почвы (все группы значимо различны), менее всего – по фактору континентальности климата. Не имеют значимых различий по фактору обеспеченности почв азотом только группы Nm и Nt, по фактору освещенности – группы Pn, Md и Wt. По фактору кислотности почвы нет значимых различий между группами Pn и Wt; а также между группами Nt, Md и Nm. По фактору температурного режима не различаются значимо группы Nm и Wt, Nm и Nt, а также группы Nt, Md и Pn. По фактору континентальности климата практически все пары не имеют значимых различий, за исключением групп Wt и Pn; кроме того, группа Nm значимо отличается от всех других групп. Расчет стандартных отклонений показал, что наибольшей вариацией по группам обладает фактор обеспеченности почв азотом (среднее стандартное отклонение 1,87), тогда как наиболее однородны группы по фактору температурного режима (0,85) – около 90% видов попадают в интервал из трех классов.

Разделение видов на ЭЦГ в пространстве указанных экологических факторов было проверено с помощью многомерного дискриминантного анализа (McCune et al., 2002). В целом, для 56% видов наблюдалось одновременное соответствие между положением вида в системе ЭЦГ и оценкой дискриминантного анализа. Наибольший вклад в разделение видов по группам вно-

Стандартные отклонения экологических факторов, рассчитанные для эколого-ценотических групп видов (ЭЦГ)

ЭЦГ	L	F	R	N	T	K
Br	1,88	1,62	1,94	1,99	0,98	1,58
Nm	1,66	1,17	1,14	1,85	0,68	1,18
Nt	1,44	1,46	1,07	1,58	0,82	1,44
Pn	1,20	1,35	2,23	1,42	0,79	1,70
Md	0,97	1,80	1,82	2,07	0,85	1,45
Wt	0,96	1,35	2,01	2,31	0,96	1,44
Среднее	1,35	1,46	1,70	1,87	0,85	1,47
<i>Примечание.</i> Буквенные обозначения факторов см. в табл. 3.4.						

сил фактор увлажнения, на втором месте – освещенность, далее с большим отрывом по уменьшению значимости следовали факторы богатства почвы азотом, температурного режима, континентальности и кислотности.

Для анализа состава ЭЦГ по приуроченности видов к сообществам определенных типов использовалась следующая процедура. Были обработаны массивы геоботанических описаний по нескольким модельным объектам (заповедникам «Калужские засеки», «Брянский Лес», «Приокско-Террасный», «Воронинский», леспаркхозу «Горки Ленинские»). Для каждого объекта проводилась классификация геоботанических описаний (см. раздел 4.2) и рассчитывались индикаторные значения видов по методу IndVal (см. раздел 4.3). Далее выбирались сообщества с наиболее четким доминированием видов одной ЭЦГ, и «ценотическая мера» принадлежности вида к ЭЦГ задавалась максимальным индикаторным значением вида в ряду выделенных сообществ.

Для примера приведены данные обработки 755 описаний растительности заповедника «Калужские засеки», включающих информацию по 588 видам сосудистых растений. На основе классификации было выделено 13 типов сообществ (Ханина и др., 2002) (см. Приложение, рис. 8). Была проведена ординация видов, и для каждой ЭЦГ были построены 70%-ные доверительные эллипсы (см. Приложение, рис. 9). Положение видов различных ЭЦГ в определенных частях ординационной диаграммы хорошо иллюстрирует приуроченность видов разных групп к соответствующим сообществам. Для 453 видов травянистых растений были рассчитаны индикаторные значения, из них у 384 видов значения оказались статистически значимыми (они приведены в Интернете по адресу <http://www.issp.serpukhov.su/lab/lem/index.html>). Все шесть анализируемых ЭЦГ в ценопространстве, сформированном 755 описаниями заповедника, оказались статистически значимо различны по индикаторным значениям видов. В целом для 64% видов отмечено соответствие между их ценотическими свойствами и принадлежностью к ЭЦГ: для 82% видов лугово-опушечной группы, для 72% видов нитрофильной группы, для 65% неморальных видов, для 29% бореальных и 10% боровых видов. Для видов водно-болотной группы не было получено оценок, так как в исследуемом массиве отсутствовали описания водно-болотных сообществ.

Информация о принадлежности видов к ЭЦГ доступна через Интернет по адресу <http://www.jcbi.ru/eco1/index.shtml>.

**Число и доля видов разных эколого-ценотических групп в составе автохтонной флоры
Центральной России**

Названия ЭЦГ	Буквенные обозначения	Число видов	Доля видов разных ЭЦГ, %
Бореальная лесная	BrF	74	5,1
Неморальная лесная	NmF	100	6,9
Ольшаниковая (нитрофильная) лесная	NtF	44	3
Боровая лесная	PnF	18	1,2
Бореальная опушечная	BrEg	29	2
Неморальная опушечная	NmEg	98	6,9
Ольшаниковая (нитрофильная) опушечная	NtEg	37	2,5
Боровая опушечная	PnEg	79	5,4
Байрачных широколиственных лесов	Qx	93	6,4
Степная	St	227	15,6
Сухих лугов	MDr	60	4,1
Влажных лугов	MFr	265	18,2
Олиготрофных болот	Olg	36	2,5
Мезотрофных болот	Sw	44	3
Прибрежно-водная	Wt	120	8,2
Аллювиальная	Al	51	3,5
Внутриводная	InW	81	5,6
Сумма видов		1456	100

* * *

В результате анализа 1456 видов флоры Центральной России были разделены на ЭЦГ (табл. 3.6). Особенность анализируемой флоры лесного пояса в том, что собственно лесная флора, состоящая из собственно лесных и из опушечных видов, составляет 39,4% региональной флоры, т.е. немногим больше 1/3. Из них теневые и полутеневые виды составляют только 16,2%, а опушечные виды и виды байрачных (светлых) лесов – 23,2%.

Представляет значительный интерес то обстоятельство, что большая доля (37,9%) приходится на луговые и степные виды. Такая особенность региональной флоры лесного пояса Восточной Европы косвенно свидетельствует о значительной роли ключевых видов животных-фитофагов, поддерживавших в доагрикультурных ландшафтах лугово-опушечные и лугово-степные сообщества в пределах лесного пояса.

Созданную классификацию эколого-ценотических групп видов мы рассматриваем как предварительную. Она будет совершенствоваться, как по мере получения новых фактов об особенностях мозаичной организации основных типов природных сообществ лесного пояса, так и по мере пополнения базы данных геоботанических описаний сообществ, находящихся на разных стадиях сукцессий, и использования разных количественных методов для корректировки видового состава выделенных эколого-ценотических групп видов.

3.3. Популяционные стратегии видов деревьев

3.3.1. Интегральные свойства стратегий

На территории Восточной Европы отсутствуют леса климаксового типа (см. главу 1), поэтому остро встает вопрос о создании моделей климаксовых сообществ. Составной частью построения таких моделей может быть выявление популяционных стратегий, или типов поведения у видов, слагающих ценоз. Популяционная стратегия – это способность вида господствовать или занимать подчиненное положение, которая выработалась в результате длительной эволюции в доагрикультурных климаксовых сообществах (Смирнова, Чистякова, 1980; Работнов, 1983). Популяционная стратегия представляет собой характеристику фитоценотических потенций вида. Реальное положение вида в каждом конкретном ценозе – это его фитоценотические позиции. Наиболее полного совпадения фитоценотических потенций и позиций следует ожидать в климаксовых сообществах. Реальное положение вида в современных лесах существенно отличается от его роли в климаксовых ценозах, поскольку структура сообществ коренным образом преобразована деятельностью человека.

Для выявления популяционных стратегий у видов деревьев использованы перечисленные ниже приемы (Grime, 1979; Смирнова, Чистякова, 1980; Смирнова, 1987; Онипченко и др., 1991; Onipchenko et al., 1998; Миркин и др., 1999).

1. В качестве интегральных, фитоценотически значимых свойств популяционных стратегий видов рассматриваются конкурентоспособность, толерантность и реактивность.

Конкурентоспособность (виолентность, конкурентная мощность) – способность видов создавать и контролировать среду в сообществе, а также подавлять другие организмы вследствие высокой энергии жизнедеятельности и большой интенсивности использования среды.

Толерантность (пациентность, устойчивость, выносливость к крайне неблагоприятным фитоценотическим условиям) – способность видов длительно существовать на территории, занятой другими организмами, за счет максимального снижения энергии жизнедеятельности.

Реактивность (эксплерентность, динамичность, пионерность, рудеральность) – способность видов к максимально быстрому освоению освободившихся ресурсов в сообществе за счет быстрого роста и значительного репродуктивного усилия.

2. Эти интегральные свойства присущи каждому виду, но выражены они в разной степени. Виды, у которых преобладает конкурентоспособность, относятся к конкурентным, толерантность – к толерантным, а реактивность – к реактивным. Кроме групп видов, характеризующихся этими тремя типами стратегий, исследователи, вслед за Дж. Граймом (Grime, 1979), выделяют группы видов, занимающих переходное положение.

3. В каждой анализируемой группе видов интегральные свойства реализуются в виде специфичного набора комплекса дифференциальных свойств. Эти наборы дифференциальных (частных) свойств могут быть выявлены только в результате подробного исследования популяционной биологии видов, составляющих исследуемую группу видов.

4. Изучение стратегий основывается на исследовании биологических свойств видов. Это положение предполагает дифференцированный подход к изучению биологических (поведенческих) и экологических свойств видов (Смирнова, 1987). Познание экологических свойств выявляет требования видов к ресурсам среды, а изучение биологических особенностей – способ и характер использования этих ресурсов. Другими словами, экологические свойства растений определяют видовой состав сообщества, а биологические – главенствующую или подчиненную роль видов в сообществе.

Этот подход к выявлению типов поведения у растений отличается от способов изучения ценоципов, предложенных Л.Г. Раменским (1935), и типов стратегий, разработанных Дж. Граймом (Grime, 1979). Так, пациенты Раменского (или стресс-толеранты Грайма) выделяются на основе экологических свойств видов, в то время как виоленты (конкурентные виды) и эксплеренты (рудеральные виды) – на основе биологических.

Популяционная стратегия видов деревьев исследована в разных частях ареала восточноевропейских лесов (Восточноевропейские..., 1994). К настоящему времени популяционные стратегии описаны у 18 видов деревьев: береза бородавчатая (*Betula pendula*) и пушистая (*B. pubescens*), бук лесной (*Fagus sylvaticus*), вяз шершавый (*Ulmus glabra*), граб обыкновенный (*Carpinus betulus*), дуб черешчатый (*Quercus robur*), ель обыкновенная (*Picea abies*), ива козья (*Salix caprea*), клен остролистный (*Acer platanoides*), полевой (*A. campestre*) и татарский (*A. tataricum*), липа сердцелистная (*Tilia cordata*), ольха черная (*Alnus glutinosa*), осина (*Populus tremula*), рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia*), сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*), яблоня лесная (*Malus sylvestris*) и ясень обыкновенный (*Fraxinus excelsior*).

3.3.2. Конкурентоспособность

Признаки конкурентоспособности деревьев

Конкурентоспособность – это характерное свойство всех организмов (Работнов, 1993). Особь и популяция любого вида преобразуют условия произрастания и поглощают ресурсы, уменьшая их доступность для других организмов. При этом одни виды существенно изменяют ценоцическую среду и сильнее подавляют соседей, а влияние других видов на сообщество – незначительно; у первых конкурентоспособность выражена ярче, а у вторых – слабее. Степень конкурентоспособности видов зависит от мощности взрослых особей, интенсивности их продукционных процессов, эффективности поглотительной деятельности корней, уровня насыщенности надземной и подземной среды активно работающими частями растения и др. (Смирнова, 1987).

Конкурентоспособность в популяциях древесных растений наиболее ярко выражена у взрослого поколения. Это связано с тем, что у древесных растений интенсивность продукционных процессов увеличивается до средневозрастного генеративного состояния (Лир и др., 1974), а значения некоторых морфологических параметров (высоты растения, диаметра кроны и др.) возрастают до старого генеративного состояния (Диагнозы..., 1989).

Анализ литературы (Смирнова, Чистякова, 1980; Восточноевропейские..., 1994, Brzeziecki, Kienast, 1994 и др.) и собственные исследования позволили выбрать следующие частные (дифференциальные) признаки взрослых деревьев, которыми можно охарактеризовать конкурентоспособность видов:

- 1) максимальная высота g_2 – g_3 особей (Вмакс.), м;
- 2) максимальный диаметр ствола g_2 – g_3 особей на уровне груди (Дмакс.), см;
- 3) максимальный возраст g_3 особей (ВОмакс.), годы;
- 4) максимальная площадь горизонтальной проекции кроны g_2 – g_3 особей (Пмакс.), м²;
- 5) максимальный объем пространства, занимаемого надземной частью g_2 – g_3 особей (Омакс. = Вмакс. × Пмакс.), м³;
- 6) максимальный текущий прирост древесины в чистых посадках g_2 особей (ТПмакс.), м³ · га⁻¹ · год⁻¹;
- 7) максимальный запас древесины в чистых посадках g_2 особей (Змакс.), в м³ · га⁻¹;
- 8) плотность древесины g_2 особей (ПД), кг · м⁻³;
- 9) максимальная удельная плотность листа (УПЛ) у g_2 особей (УПЛмакс.), мг · дм⁻²;
- 10) доля неурожайных лет в генеративном периоде дерева (ДНЛ), %;
- 11) возраст начала плодоношения особей в лесу (ВНПмакс.), годы;
- 12) максимальная масса 1000 семян g_2 особей (МСмакс.), г.

подавляющее большинство количественных показателей по частным признакам конкурентоспособности получено из литературных данных. Для выявления потенциальных возможностей вида в проявлении черт конкурентоспособности из множества имеющихся в литературе данных выбирались их максимальные значения. Сведения по УПЛ получены автором этого раздела. Для определения УПЛ подбирались средневозрастные генеративные особи, которые сформировались в условиях свободного роста на опушках, полянах и вырубках. В этих местообитаниях значения УПЛ близки к максимальным (Каплуновский, 1956). В связи с тем, что УПЛ меняется в онтогенезе дерева и в пределах его кроны (Фролов, Горышина, 1982; Восточноевропейские..., 1994), для получения сравнимых данных листья у всех видов брали с лидерного и хорошо освещенного побега в верхней части средневозрастного генеративного дерева. Значения УПЛ для сосны и ели рассчитывали по методике, предложенной Ю.Л. Цельникер (1982). Этот параметр конкурентоспособности определялся в 20-кратной повторности в разных точках ареала.

Для расчета суммарного балла конкурентоспособности вместо исходных значений частных признаков брались их нормированные значения. Это необходимо для приведения всех признаков к единой шкале – от 0 до 1. Для нормирования признаков использовалась формула:

$$N = (X_i - X_{\min}) / (X_{\max} - X_{\min}),$$

где N – нормированная величина частного признака, X_i – среднее для конкретного вида значение частного признака, X_{\min} и X_{\max} – минимальное и максимальное значения частного признака среди всех видов.

1. Максимальная высота g_2 - g_3 особей (Вмакс.). Этот признак отражает вертикальные размеры фитогенного поля у деревьев, а также их способность в использовании света в верхних слоях сообщества. Известно, что в лесу световое довольствие у высоких растений выше, чем у низкорослых (Вальтер, 1982). Это позволяет крупным особям использовать дополнительную освещенность для формирования вегетативных органов, которые усиливают их конкурентную мощь.

Среди деревьев значительная высота характерна для ясеня и ели – их особи могут достигать 60 м (Погребняк, 1968; Чумакова, Васильев, 1984). За ними в порядке убывания этого показателя конкурентоспособности следуют дуб, бук и сосна, осина, вяз, клен остролистный и липа, береза бородавчатая и ольха, граб, клен полевой и береза пушистая, яблоня, ива и рябина, клен татарский (табл. 3.7). Таким образом, ясень и ель, способные размещать листья и хвою в более высоких слоях сообщества, могут получать дополнительные преимущества в использовании света для формирования вегетативных органов.

2. Максимальный диаметр ствола g_2 - g_3 особей на уровне груди (Дмакс.). Считается, что накопление биомассы в вегетативных органах растений усиливает их конкурентную мощь (Grime, 1979; Миркин и др., 1999). В связи с этим для оценки конкурентоспособности можно использовать такой показатель, как диаметр ствола на уровне груди.

Литературные данные (Погребняк, 1968; Шиманюк, 1974) свидетельствуют, что максимальные значения диаметра ствола на уровне груди свойственны дубу, буку, ели, липе, вязу, ясеню, сосне и клену остролистному, средние – осине, грабу, березе бородавчатой и ольхе, минимальные – березе пушистой, иве, клену полемому, яблоне, рябине и клену татарскому (см. табл. 3.7). Таким образом, по этому частному признаку поведения у деревьев первой группы сильнее выражена конкурентная мощь, чем у видов второй и третьей группы.

3. Максимальный возраст g_3 особей (ВОмакс.). Этот показатель характеризует способность вида удерживать за собой территорию в сообществе. Литературные данные (Лир и др., 1974 и др.) показывают, что среди видов деревьев наибольшая длительность жизни характерна для дуба. Возраст его отдельных особей может достигать 2000 лет. У остальных видов предельный возраст существенно ниже и по уменьшению значений этого показателя они располагаются следующим образом: ель, бук, липа, сосна и ясень, клен остролистный, граб, вяз и ольха, береза бородавчатая и осина, яблоня и клен полевой, рябина, береза пушистая, клен татарский, ива козья (см. табл. 3.7). Виды, расположенные в начале этого ряда, отличаются наибольшей длительностью удержания территории и, следовательно, способны осуществлять кумулятивное средообразование в течение большего времени.

4. Максимальная площадь горизонтальной проекции кроны g_2 - g_3 особей (Пмакс.). Ко времени достижения деревом средневозрастного генеративного состояния окончательно оформляется его фитогенное поле. В его пределах выделяются три зоны: первая (внутренняя) область очерчивается контуром кроны и характеризуется максимальным накоплением фитомассы и, стало быть, наибольшим воздействием на среду; вторая зона ограничена те-

Таблица 3.7

**Частные признаки конкурентоспособности деревьев и их нормированные значения
(в скобках)**

Виды	Вмакс., м	Дмакс., см	ВОмакс., годы	Пмакс., м ²	Омакс., м ³	ТПмакс., м ³ · га ⁻¹ · год ⁻¹	Змакс., м ³ · га ⁻¹
<i>Дуб черешчатый</i>	50 (0,78)	440 (1,00)	2000 (1,00)	450 (1,00)	22500 (1,00)	1,71 (0,33)	1532 (0,73)
<i>Ель европейская</i>	60 (1,00)	240 (0,51)	1200 (0,59)	133 (0,25)	7980 (0,34)	4,90 (1,00)	2100 (1,00)
<i>Бук лесной</i>	50 (0,78)	250 (0,54)	930 (0,45)	315 (0,68)	15750 (0,69)	1,67 (0,32)	1767 (0,84)
<i>Ясень обыкновенный</i>	60 (1,00)	170 (0,34)	600 (0,29)	155 (0,30)	9300 (0,40)	1,22 (0,23)	1196 (0,57)
<i>Сосна обыкновенная</i>	50 (0,78)	170 (0,34)	600 (0,29)	155 (0,30)	7750 (0,33)	1,97 (0,39)	1705 (0,81)
<i>Граб обыкновенный</i>	30 (0,33)	100 (0,17)	400 (0,18)	155 (0,30)	4650 (0,19)	0,85 (0,15)	485 (0,23)
<i>Клен обыкновенный</i>	40 (0,56)	150 (0,29)	450 (0,21)	155 (0,30)	6200 (0,26)	0,64 (0,11)	183 (0,08)
<i>Вяз голый</i>	40 (0,56)	200 (0,42)	300 (0,13)	115 (0,20)	4600 (0,19)	0,74 (0,13)	220 (0,10)
<i>Липа сердцевидная</i>	40 (0,56)	200 (0,42)	815 (0,40)	115 (0,20)	4600 (0,19)	0,93 (0,17)	810 (0,38)
<i>Ольха черная</i>	35 (0,44)	90 (0,15)	300 (0,13)	155 (0,30)	5425 (0,23)	3,16 (0,64)	707 (0,33)
<i>Береза бородавчатая</i>	35 (0,44)	90 (0,15)	250 (0,11)	65 (0,08)	2275 (0,08)	2,20 (0,44)	750 (0,35)
<i>Осина</i>	42 (0,60)	110 (0,20)	250 (0,11)	80 (0,12)	3360 (0,13)	1,51 (0,29)	905 (0,43)
<i>Яблоня лесная</i>	20 (0,11)	40 (0,02)	200 (0,08)	65 (0,08)	1300 (0,04)	0,25 (0,03)	25 (0,01)
<i>Рябина обыкновенная</i>	20 (0,11)	40 (0,02)	170 (0,07)	30 (0,00)	600 (0,01)	0,12 (0,00)	25 (0,01)
<i>Клен полевой</i>	25 (0,22)	70 (0,10)	200 (0,08)	65 (0,08)	1625 (0,05)	0,50 (0,08)	125 (0,05)
<i>Береза пушистая</i>	25 (0,22)	60 (0,07)	140 (0,05)	65 (0,08)	1625 (0,05)	0,90 (0,16)	180 (0,08)
<i>Ива козья</i>	20 (0,11)	75 (0,11)	40 (0,00)	30 (0,00)	600 (0,01)	0,80 (0,14)	50 (0,02)
<i>Клен татарский</i>	15 (0,00)	30 (0,00)	60 (0,01)	30 (0,00)	450 (0,00)	0,12 (0,00)	14 (0,00)

Примечание. Виды расположены в порядке уменьшения суммарного балла конкурентоспособности.

нию, которая создается кроной дерева, мощным опадом и довольно высокой насыщенностью корнями; третья зона расположена за пределами непосредственного воздействия надземных частей, преобразования среды связаны с деятельностью корневой системы (Заугольнова и др., 1988). Площадь проекции кроны дерева позволяет оценить размеры внутренней области его фитогенного поля.

ПД, кг · м ⁻³	УПЛ _{макс.} , мг · дм ⁻²	ДНЛ, %	ВНП _{макс.} , годы	МС _{макс.} , г	Суммарный балл конкурентоспособности
650 (0,61)	1022 (0,66)	68 (0,94)	60 (1,00)	4570,0 (1,00)	10,05
430 (0,00)	1201 (1,00)	72 (1,00)	50 (0,78)	7,4 (0,00)	7,47
680 (0,69)	875 (0,38)	65 (0,90)	60 (1,00)	300,0 (0,07)	7,34
650 (0,61)	951 (0,53)	47 (0,65)	45 (0,67)	104,0 (0,02)	5,61
490 (0,17)	1031 (0,68)	43 (0,60)	40 (0,56)	8,9 (0,00)	5,25
790 (1,00)	850 (0,34)	40 (0,56)	30 (0,33)	66,0 (0,01)	3,70
610 (0,50)	714 (0,08)	35 (0,49)	40 (0,56)	180,0 (0,04)	3,48
640 (0,58)	1017 (0,65)	11 (0,15)	30 (0,33)	13,9 (0,00)	3,44
490 (0,17)	765 (0,18)	0 (0,00)	40 (0,56)	43,0 (0,01)	3,24
510 (0,22)	886 (0,41)	0 (0,00)	30 (0,33)	1,40 (0,00)	3,18
610 (0,50)	947 (0,52)	0 (0,00)	25 (0,22)	0,25 (0,00)	2,89
450 (0,06)	950 (0,53)	0 (0,00)	25 (0,22)	0,15 (0,00)	2,69
670 (0,67)	958 (0,54)	50 (0,69)	20 (0,11)	31,0 (0,01)	2,39
730 (0,83)	1133 (0,87)	26 (0,36)	20 (0,11)	4,0 (0,00)	2,39
610 (0,50)	763 (0,17)	20 (0,28)	40 (0,56)	85,0 (0,02)	2,19
610 (0,50)	792 (0,23)	0 (0,00)	25 (0,22)	0,28 (0,00)	1,66
460 (0,08)	1078 (0,77)	0 (0,00)	15 (0,00)	0,11 (0,00)	1,24
610 (0,50)	671 (0,00)	13 (0,18)	30 (0,33)	48,0 (0,01)	1,03

Самая большая площадь кроны развивается у дуба: у отдельных растений она может достигать 450 м². У остальных видов этот показатель конкурентоспособности меньше в 1,5–15 раз (см. табл. 3.7). Таким образом, дуб, обладая значительными горизонтальными размерами фитогенного поля, способен изменять среду в сообществе на большей площади, чем другие виды деревьев.

5. Максимальный объем пространства, занимаемого надземной частью g_2 – g_3 особей (Омакс.). Среди изученных деревьев максимальный объем пространства может занимать дуб. За ним в порядке уменьшения этого показателя следуют бук, ясень, ель, сосна, клен остролистный, ольха, граб, липа, вяз, осина, березы бородавчатая и пушистая, клен полевой, яблоня, ива, рябина и клен татарский (см. табл. 3.7).

6. Максимальный текущий прирост древесины в чистых посадках g_2 – g_3 особей (ТПмакс.). Анализ литературных данных (Мирошников и др., 1980; Загреев и др., 1992 и др.) свидетельствует о том, что у видов деревьев текущий прирост древесины различен (см. табл. 3.7). Так, в группе средневозрастных генеративных деревьев максимальный прирост характерен для ели, ольхи, березы бородавчатой, сосны, дуба, бука, осины и ясени, средний – для липы, березы пушистой, граба, ивы, вяза, кленов остролистного и полевого, минимальный – для яблони, рябины и клена татарского.

7. Максимальный запас древесины в чистых посадках g_2 особей (Змакс.). Этот признак конкурентоспособности можно рассматривать как косвенную характеристику экологической плотности популяции (термин Ю. Одума, 1975) – наибольшее число (или биомасса) особей данного вида, которые могут существовать на единице площади. Экологическая плотность характеризует интенсивность использования среды популяцией (Смирнова, 1987). Косвенной мерой максимальной экологической плотности вида может служить количество древесины, которое формируется на 1 га в одновидовых сомкнутых сообществах. В лесной таксации этот показатель называется запасом насаждения.

Рассматриваемые деревья существенно различаются по запасу (см. табл. 3.7), который они создают в сообществах, и делятся на 4 группы. К первой группе относятся деревья, которые способны сформировать одновидовые сомкнутые сообщества с наибольшим запасом древесины (от 1196 до 2100 м³ · га⁻¹): ясень, дуб, сосна, бук и ель. Ко второй группе принадлежат виды, которые могут создавать сомкнутые сообщества с запасом древесины от 485 до 905 м³ · га⁻¹: граб, ольха, береза бородавчатая, липа и осина. Третья группа представлена вязом, кленом остролистным, березой пушистой и кленом полевым. Их сообщества характеризуются сравнительно небольшим запасом древесины – от 125 до 220 м³ · га⁻¹. В четвертую группу входят яблоня, рябина, ива козья и клен татарский. Эти виды формируют чрезвычайно низкий запас древесины в сообществе (около 10–50 м³ · га⁻¹) и не способны создавать чистых насаждений.

8. Плотность древесины g_2 особей (ПД). Важным фактором долгожительства деревьев является их устойчивость против внедрения и распространения дереворазрушающих грибов и насекомых (Лир и др., 1974). Склонность паразитов к заселению деревьев зависит от содержания воздуха в древесине: чем больше воздуха, тем лучшие условия создаются для развития грибов и насекомых. Известно, что в легкой древесине объем воздуха больше, чем в тяжелой (Рипачек, 1967).

По литературным данным (Brzezieski, Kienast, 1994) максимальная плотность древесины свойственна грабу, рябине, буку, яблоне, ясеню, дубу и вязу, средняя – кленам и березам, минимальная – ольхе, сосне, липе, иве, осине и ели (табл. 3.7). У некоторых деревьев дополнительной защитой от по-

ражения паразитами служат смолы (сосна, ель) и дубильные вещества (дуб) в древесине (Лир и др., 1974; Рожков, Массель, 1982).

9. Максимальная удельная плотность листа g_2 особей (УПЛ_{макс.}). Физиологи растений показали, что между УПЛ и фотосинтезом существует прямая зависимость: листья с высокими значениями УПЛ отличаются более высокой интенсивностью фотосинтеза (Цельникер, 1978). Считается, что значения УПЛ отражают степень выраженности у растений интенсивного способа в использовании света и углекислого газа для нужд фотосинтеза (Горышина, 1969). В силу этого определение УПЛ у деревьев, выросших в условиях свободного роста при полной освещенности, позволяет косвенно оценить потенциальную интенсивность фотосинтеза на уровне единицы площади листа.

Особь деревьев, относящиеся к средневозрастному генеративному состоянию, образуют ряд, в котором значения их УПЛ постепенно уменьшаются: ель, рябина, ива, сосна, дуб, вяз, яблоня, ясень, осина, береза бородавчатая, ольха, бук, граб, береза пушистая, липа, клены полевой, остролистный и татарский (см. табл. 3.7). В этом ряду от вида к виду снижается поглощение света и углекислого газа листом и, соответственно, ослабевает интенсивность использования среды деревьями.

10. Доля неурожайных лет в генеративном периоде дерева (ДНЛ). Масовое цветение и плодоношение отражается на развитии вегетативной сферы древесного растения: в год обильного плодоношения и после него приросты стволов в толщину обычно снижаются в 1,5–2 раза (Лир и др., 1974). Поэтому большинство деревьев щедро плодоносят только периодически. Редкое и слабое плодоношение позволяет растению направить основной поток пластических веществ на развитие вегетативных органов, усиливающих их конкурентоспособность. Склонность дерева к поддержанию индивидуального существования можно охарактеризовать долей неурожайных лет в его онтогенезе. Вслед за В.И. Долгошовым (1964) неурожайными годами у деревьев считались те, в которых плодоношение растений оценивалось 0–2 баллами по шкале В.Г. Каппера (1930).

Анализ литературы (Булыгин, 1964; Долгошов, 1964; Кулясова, 1964; Никончук, 1977 и др.) показал, что в течение генеративного периода на долю неурожайных лет дуба, ели и бука приходится от 65 до 72% времени, у ясеня, сосны, граба и клена остролистного – от 35 до 50%, а у рябины, кленов полевого и татарского – от 13 до 26%. У липы, берез, осины, ивы и ольхи годы со слабым урожаем отмечаются чрезвычайно редко (см. табл. 3.7). Следовательно, среди видов синузии деревьев взрослые особи ели, дуба и бука наименьшую часть времени «отводят» на формирование и поддержание вегетативных органов.

11. Возраст начала плодоношения особей в лесу (ВНП_{макс.}). У деревьев большая часть семян попадает в условия леса и молодые растения развиваются под влиянием взрослых особей. Одно из приспособлений подрастающего поколения к существованию в напряженных ценотических условиях – отсрочка размножения, при которой организмы откладывают плодоношение на некоторое время и все пластические вещества направляют на формирование вегетативных органов. При этом существенно увеличиваются размеры особей и повышается их конкурентная мощь.

Подавляющая часть видов лиственных деревьев на опушках и полянах приступает к плодоношению в возрасте от 4 до 10 лет (Евстигнеев, Корот-

ков, 1992). В условиях леса начало семенного размножения дуба и бука может задержаться до 60 лет, ели – до 50 лет, ясеня – до 45 лет, сосны, липы, кленов остролистного и полевого – до 40 лет, граба, вяза, ольхи и клена татарского – до 30 лет, осины и берез – до 25 лет, яблони и рябины – до 20 лет, а ивы козьей – до 15 лет (Диагнозы..., 1989; Brzeziecki, Kienast, 1994). Такая отсрочка семенного размножения необходима молодому растению для существенного увеличения высоты, которая позволяет ему использовать дополнительную освещенность верхних ярусов леса для развития генеративных органов. Например, в разреженных посадках Неруссо-Деснянского полесья ель начинает плодоносить с 13 лет, достигнув высоты 2–3 м, а в условиях леса – с 50–70 лет при высоте особей от 18 до 22 м (Романовский, 2001).

12. Максимальная масса 1000 семян средневозрастных генеративных особей (МСмакс.) Формирование крупного семени – один из возможных путей повышения конкурентной мощности молодых растений и снижения их гибели при прорастании (Harper, 1977; Марков, 1990). Проростки, развивающиеся из семени с большим «капиталом», конкурентоспособнее, поскольку они формируют более развитую корневую систему, лучше усваивают питательные вещества и активнее противостоят фитоценотическим воздействиям (Бигон и др., 1989).

Среди деревьев наибольший «вклад» в отдельного потомка вносит дуб (Минин, 1949). «Инвестиции» других видов в одно семя на 1–3 порядка меньше (см. табл. 3.7), что существенно ослабляет конкурентоспособность проростков и значительно уменьшает их выживаемость в напряженных ценологических условиях.

Интегральная оценка исследованных видов по суммарному баллу конкурентоспособности

Для интегральной оценки конкурентоспособности видов деревьев использовалась сумма нормированных величин частных признаков – суммарный балл конкурентоспособности (см. табл. 3.7). Виды деревьев восточноевропейских лесов в порядке ослабления их конкурентоспособности выстроились следующим образом: дуб, ель, бук, ясень, сосна, граб, клен остролистный, вяз, липа, ольха, береза бородавчатая, осина, яблоня, рябина, клен полевой, береза пушистая, ива козья и клен татарский.

Среди видов древесной синузии большая конкурентоспособность характерна для дуба, ели, бука, ясеня и сосны. По суммарному баллу этого свойства они значительно превосходят остальные виды (см. табл. 3.7). Во взрослом состоянии им свойственны максимальные размеры, наибольшая длительность удержания территории и большой текущий прирост биомассы. Этот комплекс биологических черт определяется тем, что у дуба, ели, бука, ясеня и сосны значительная доля биомассы в течение онтогенеза направляется на построение вегетативных органов. У этих видов существенная отсрочка начала семенного размножения в условиях леса и длительные периоды со слабой семенной продуктивностью сочетаются с максимальными ежегодными приростами биомассы, что позволяет «инвестировать» большее количество пластических веществ в отдельное семя и получать потомков с высокой выживаемостью и конкурентоспособностью.

Перечисленные особенности позволяют дубу, ели, буку, ясеню и сосне доминировать в сообществах, создавая большой запас биомассы, существенно трансформировать ценоотическую среду и длительное время играть роль эдификаторов.

Суммарные баллы конкурентоспособности у граба, клена остролистно-го, вяза, липы, ольхи черной, березы бородавчатой и осины характеризуется средними значениями (см. табл. 3.7). По степени выраженности частных признаков конкурентной мощности эта группа неоднородна. Так например, у ольхи черной, березы бородавчатой и осины максимальные значения текущего прироста биомассы сочетаются с минимальной длительностью удержания территории; у клена остролистного и липы сравнительно небольшой текущий прирост биомассы совмещается с относительно крупными размерами взрослых особей; у граба высокая плотность древесины и существенная отсрочка размножения в условиях леса согласуются с относительно небольшой длительностью жизни. Видимо, такое проявление черт конкурентоспособности у этих видов позволяло им в климаксовых сообществах заполнять пространство, которое свободно от популяций эдификаторов, и выполнять функцию субдоминантов.

Суммарные баллы конкурентоспособности яблони, рябины, клена полевого, березы пушистой, ивы и клена татарского имеют минимальные значения (см. табл. 3.7). Виды этой группы, отличаясь небольшими размерами особей во взрослом состоянии, не способны создавать мощного фитогенного поля и существенно изменять среду в сообществе. Этот комплекс биологических свойств ограничивал их возможности в климаксовых сообществах ролью ассектаторов.

3.3.3. Толерантность

Признаки толерантности деревьев

При расселении лесных деревьев часть семян попадает в неблагоприятные ценоотические условия. Как следствие, у всех видов деревьев при длительном совместном существовании выработался комплекс биологических черт толерантного типа, направленный на освоение ресурсов, которые не удалось освоить конкурентно мощным растениям. Фитоценоотическая толерантность видов реализуется через снижение энергии жизнедеятельности, которое проявляется в сокращении интенсивности ростовых и продукционных процессов. Толерантные черты присущи каждому виду, но выражены они по-разному.

Фитоценоотическая толерантность в популяциях древесных растений наиболее ярко выражена у молодого поколения. В связи с этим при оценке фитоценоотической толерантности деревьев использованы характеристики подростa, который сформировался в условиях угнетения под пологом взрослых деревьев и у которого все проявления жизнедеятельности минимальны.

Анализ литературы (Смирнова, Чистякова, 1980; Смирнова и др., 1984; Истомина, Богомолова, 1991; Восточноевропейские..., 1994) позволил выбрать из комплекса биологических свойств растений частные (дифференциальные) признаки поведения, по которым можно оценить сте-

пень выраженности фитоценотической толерантности у деревьев. К этим признакам относятся:

1) длительность жизни особей иматурного онтогенетического состояния первой подгруппы (im_1) при фитоценотическом угнетении (ДЖмин.), годы;

2) минимальная продукция im_1 особей (ПРмин.), г · год⁻¹;

3) минимальная удельная плотность листьев im_1 особей (УПЛмин.), мг · дм⁻²;

4) минимальная интенсивность нетто-ассимиляции (НА) листа im_1 особей (НАмин.), мг · см⁻² · год⁻¹;

5) минимальный среднегодовой прирост по высоте im_1 особей (ПВмин.), см · год⁻¹;

6) способность im особей переходить в квазисенильное состояние (КВ), балл: 0 – не способны переходить в квазисенильное (qs) состояние, 1 – qs особи формируется преимущественно под пологом светлых лесов (березняков, сосняков); 2 – qs особи формируется в основном под пологом полутеневых лесов (дубравы, ясеневники и т.п.); 3 – qs особи способны формироваться под пологом наиболее темных лесов (бучины, грабняки и т.п.);

7) число вариантов жизненной формы у видов деревьев в широколиственных и хвойно-широколиственных лесах Восточной Европы (ЖФ), шт.

Первые шесть признаков фитоценотической толерантности определены у крайне угнетенных im_1 особей семенного происхождения, выросших под пологом леса. В этих условиях все количественные параметры особей близки к минимальным. Возраст подроста определен по морфологическим признакам (подсчетом годичных приростов по почечным кольцам на месте опавших чешуй) и по анатомическим признакам (подсчетом числа годичных колец на срезах древесины в основании стволика). Минимальную продукцию (ПРмин.), или среднегодовой прирост биомассы, вычисляли по формуле:

$$\text{ПРмин.} = \text{Мм}/\text{В} + \text{Мл},$$

где Мм – масса многолетних частей, Мл – масса листьев, В – возраст растения в годах. Интенсивность НА – это скорость накопления органического вещества в растительных тканях на единицу площади листьев, за вычетом того органического вещества, которое использовалось при дыхании растений за изучаемый период (Лир и др., 1976). В качестве такого периода можно выбрать 1 день, неделю или сезон. У древесных растений при массовых экологических исследованиях интенсивность НА удобнее рассчитывать за весь вегетационный сезон (Карманова, 1976), поэтому в настоящей работе интенсивность НА вычисляли по формуле:

$$\text{НА} = \text{ПРмин.}/\text{Пл},$$

где ПРмин. – продукция, Пл – площадь листьев. УПЛ – масса листа с поверхностью 1 дм². Площадь листьев определялась весовым методом: масса листьев особи делилась на массу 1 дм² листа. Последняя величина – среднее из 1000 высечек из листьев с разных частей кроны размером 1 дм². Все весовые параметры определялись в воздушно-сухом состоянии. Способность деревьев переходить в квазисенильное состояние оценивалось по доле квазисе-

нильных особей в скоплениях имматурных особей, обитающих в условиях крайнего ценотического угнетения. Количественные показатели фитоценотической толерантности определяли в 20–30-кратной повторности в разных точках ареала изучаемых видов; в табл. 3.8 представлены средние значения показателей с 95%-ным доверительным интервалом.

Расчет суммарного балла фитоценотической толерантности проводился тем же способом, что и расчет суммарного балла конкурентоспособности.

Частные признаки толерантности видов деревьев

1. Длительность жизни im_1 особей при фитоценотическом угнетении (ДЖмин.). Один из способов переживания популяциями деревьев неблагоприятных ценотических условий – формирование «запаса» из молодых особей, которые подолгу задерживаются на начальных этапах развития, дожидаясь изменения светового режима. Такие особи имеют низкую жизнеспособность. Они отличаются минимальными потребностями в ресурсах, способны накапливаться под пологом леса и выполняют функцию популяционного буфера, который реализуется при улучшении ценотических условий. Склонность деревьев к созданию буферной части популяции можно оценить по длительности жизни подроста в условиях сильного затенения.

По увеличению средней продолжительности жизни im_1 особей в условиях сильного затенения виды деревьев выстраиваются в следующий ряд: ольха, осина, береза бородавчатая, ива, береза пушистая, сосна, дуб, вяз, бук, клен полевой, яблоня, ясень, клены татарский и остролистный, липа, рябина, ель и граб (см. табл. 3.8). Продолжительность жизни молодого поколения при световом голоде зависит от его способности экономить пластические вещества, которые образуются при фотосинтезе. Подрост деревьев с высокой интенсивностью дыхания относительно быстро погибает при световом голоде, а подрост с низкой интенсивностью дыхания выдерживает угнетение в течение значительного времени (Малкина и др., 1970; Лир и др., 1974; Цельникер, 1978). Большая длительность существования подроста позволяет деревьям сформировать популяции с высокой плотностью молодых растений. Исследования в грабовых лесах Каневского заповедника показали, что среди теневыносливых видов наибольшая плотность подроста характерна для популяций клена остролистного, меньшая – для популяций вяза (Смирнова и др., 1991; Евстигнеев и др., 1992). У первого вида средняя продолжительность существования im_1 подроста в условиях угнетения составляет 14 лет, а у второго – только 9 лет.

2. Минимальная продукция im_1 особей (ПРмин.). Значение этого показателя, определенное у особей низкой жизнеспособности, видимо, близко к точке компенсации на световой кривой продуктивности (Цельникер, 1978). Виды с малой продукцией отличаются невысоким темновым дыханием и способны в условиях фитоценотического стресса поддерживать положительный баланс пластических веществ при низкой интенсивности света (Цельникер, 1978; Wallace, 1988). Напротив, виды с относительно высокой продукцией, как правило, характеризуются повышенным уровнем дыхания. Положительный баланс вещества у такого подроста может сохраняться только при относительно высокой освещенности, например, в крупных окнах леса. Следовательно,

минимальные значения среднегодовых приростов биомассы молодых особей отражают нижний предел продукционных и световых возможностей вида, а также характеризуют способность его подроста к ограничению потребностей в пластических веществах при фитоценотическом угнетении.

Среди изученных видов деревьев выделены три группы, которые отличаются значениями продукции im_1 особей низкой жизненности, выросших под пологом леса (см. табл. 3.8). Наименьшую продукцию имеют клены остролиственный и полевой, ясень, ель, липа, яблоня и рябина. Подрост этих видов способен сохраняться в наиболее затененных участках лесного сообщества. Повышенную продукцию имеют березы, осина, ива козья, дуб и сосна. Подрост этих видов выживает только в относительно светлых участках лесного сообщества. Остальные виды занимают промежуточное положение в ряду по увеличению рассматриваемого показателя.

3. Минимальная удельная плотность листьев (УПЛ) im_1 особей (УПЛ_{мин}). Значения этого параметра, определенного у особей низкой жизненности под пологом леса, характеризуют нижний предел фотосинтетической активности листа. По данным физиологов УПЛ тесно связана с интенсивностью фотосинтеза единицы площади листа: чем меньше значения УПЛ, тем ниже интенсивность фотосинтеза (Цельникер, 1978). Одновременно эти значения УПЛ являются косвенным показателем освещенности в точке компенсации на световой кривой фотосинтеза листа (Каллис и др., 1974). Небольшие значения УПЛ свидетельствуют о том, что растение способно удовлетворять свои потребности невысоким фотосинтезом и занимать наиболее затененные участки сообщества.

По уменьшению значений УПЛ виды деревьев выстраиваются в следующий ряд: осина, береза бородавчатая, дуб, береза пушистая, рябина, яблоня, ива, клен татарский, граб, бук, ольха, клен полевой, вяз, клен остролиственный, ясень, липа, сосна и ель (см. табл. 3.8). Видоспецифичность УПЛ определяет неравномерность размещения деревьев в горизонтальной мозаике сообщества: виды, расположенные в начале приведенного ряда, как правило, возобновляются в светлых участках леса, а остальные – в темных.

4. Минимальная интенсивность нетто-ассимиляции (НА) листа im_1 особей (НА_{мин}). Нетто-ассимиляция (НА) – это скорость накопления органического вещества в растительных тканях, рассчитанная на единицу площади листьев за сезон. Относительно низкие значения нетто-ассимиляции у подроста, выросшего при фитоценотическом угнетении, свидетельствует о том, что он в этих условиях может довольствоваться небольшим уровнем накопления органического вещества.

По уменьшению значений этого параметра исследованные виды расположены в следующий ряд: осина, дуб, ива козья, березы бородавчатая и пушистая, яблоня, рябина, ясень, граб, клен татарский, бук, ольха, клены остролиственный и полевой, вяз, липа, сосна и ель (см. табл. 3.8). Относительно низкие значения интенсивности НА у подроста деревьев, расположенных в конце этого ряда, свидетельствуют об их предрасположенности к значительному сокращению энергии жизнедеятельности в условиях сильного конкурентного давления.

5. Минимальный среднегодовой прирост по высоте im_1 особей (ПВ_{мин}). Один из механизмов противостояния подроста ценоценотическому угнетению – сокращение интенсивности ростовых процессов. Полагают,

Частные признаки фитоценотической толерантности деревьев и их нормированные величины (в скобках)

Виды	ДЖмин., год	ПРмин., г · год ⁻¹	УПЛмин., мг · дм ⁻²	НАмин, мг · см ⁻² · год ⁻¹	ПВмин, см · год ⁻¹	КВ, балл	ЖФ, шт	Балл
<i>Ель европейская</i>	14,8 (0,96)	1,18 (0,77)	70 (1,00)	0,73 (1,00)	1,5 (1,00)	0 (0,00)	1 (0,00)	4,73
<i>Ясень обыкновенный</i>	13,5 (0,83)	0,96 (1,00)	201 (0,23)	4,50 (0,06)	2,8 (0,49)	2 (0,67)	4 (0,75)	4,03
<i>Клен полевой</i>	12,0 (0,68)	1,61 (0,50)	225 (0,19)	3,45 (0,12)	3,3 (0,40)	3 (1,00)	5 (1,00)	3,89
<i>Липа сердцевидная</i>	14,2 (0,90)	1,63 (0,49)	171 (0,30)	3,01 (0,15)	3,9 (0,32)	2 (0,67)	5 (1,00)	3,83
<i>Клен остролистный</i>	13,5 (0,83)	1,26 (0,70)	203 (0,23)	3,61 (0,11)	3,0 (0,45)	3 (1,00)	3 (0,50)	3,82
<i>Рябина обыкновенная</i>	14,8 (0,96)	1,50 (0,55)	326 (0,07)	4,83 (0,05)	3,6 (0,35)	2 (0,67)	5 (1,00)	3,65
<i>Гراب обыкновенный</i>	15,2 (1,00)	1,89 (0,39)	269 (0,13)	4,45 (0,07)	3,6 (0,35)	2 (0,67)	4 (0,75)	3,36
<i>Яблоня лесная</i>	12,3 (0,71)	1,51 (0,54)	301 (0,09)	4,87 (0,05)	4,3 (0,28)	1 (0,33)	5 (1,00)	3,00
<i>Клен татарский</i>	13,5 (0,83)	2,03 (0,34)	280 (0,11)	4,38 (0,07)	4,1 (0,30)	1 (0,33)	5 (1,00)	2,98
<i>Вяз голый</i>	8,6 (0,34)	1,71 (0,45)	204 (0,22)	3,45 (0,12)	5,9 (0,17)	2 (0,67)	5 (1,00)	2,97
<i>Бук лесной</i>	11,0 (0,58)	2,39 (0,25)	267 (0,13)	3,89 (0,09)	5,3 (0,21)	3 (1,00)	1 (0,00)	2,26
<i>Ольха черная</i>	5,2 (0,00)	1,78 (0,42)	237 (0,17)	3,68 (0,10)	8,0 (0,10)	1 (0,00)	5 (1,00)	2,12
<i>Ива козья</i>	6,0 (0,08)	3,50 (0,09)	290 (0,10)	6,01 (0,02)	11,3 (0,04)	1 (0,33)	3 (0,50)	1,16
<i>Сосна обыкновенная</i>	6,3 (0,11)	2,44 (0,24)	158 (0,34)	2,28 (0,24)	5,7 (0,18)	0 (0,00)	1 (0,00)	1,11
<i>Дуб черешчатый</i>	6,8 (0,16)	2,61 (0,21)	378 (0,04)	6,87 (0,00)	5,4 (0,20)	1 (0,33)	1 (0,00)	0,94
<i>Береза пушистая</i>	6,2 (0,10)	3,20 (0,13)	331 (0,07)	5,10 (0,04)	11,0 (0,04)	1 (0,33)	1 (0,00)	0,71
<i>Осина</i>	5,3 (0,01)	3,90 (0,06)	454 (0,00)	6,99 (0,00)	15,4 (0,00)	1 (0,33)	2 (0,25)	0,65
<i>Береза бородавчатая</i>	5,5 (0,03)	4,80 (0,00)	385 (0,03)	5,71 (0,03)	12,0 (0,03)	1 (0,33)	1 (0,00)	0,45

что этот механизм позволяет растению переориентировать поток пластических веществ с дыхания роста на поддерживающее дыхание (Цельникер, 1978). О способности древесных растений к сокращению расхода пластических веществ на дыхание роста можно судить по величине приростов у подроста, который сформировался при световом голоде. В этих условиях особи формируют минимально возможные приросты по высоте, поскольку продукция их органического вещества близка к нулю (Малкина и др., 1970).

Среди im_1 особей исследованных видов минимальные значения приростов по высоте в условиях низкой освещенности характерны для ели, ясеня, кленов остролистного и полевого, граба, рябины и липы. Средние значения этого показателя определены у клена татарского, яблони, бука, дуба, вяза и сосны, максимальные – у ольхи, берез, ивы и осины (см. табл. 3.8).

6. Способность im особей переходить в квазисенильное состояние (КВ).

Длительность жизни подроста в неблагоприятных фитоценологических условиях может быть существенно увеличена с переходом части особей в qs состояние (Смирнова и др., 1984). При этом у молодого деревца отмирают почти все надземные побеги и сохраняются только их базальные части. Они представлены системой многочисленных «пеньков» с придаточными корнями. Пеньки содержат запас спящих почек, из которых периодически формируются недолговечные побеги ювенильного или имматурного облика. Они сменяют друг друга, и в таком состоянии растение «ожидает» появления подходящих условий для дальнейшего развития. Биологический смысл перехода в qs состояние – отторжение значительной части многолетних (дышащих) органов, в результате чего у растения появляются дополнительные резервы пластических веществ, необходимые для существования при длительном фитоценологическом стрессе.

Анализ литературы (Смирнова и др., 1984, 1989) и собственные исследования показали, что в синузии деревьев выделяют 4 группы видов по особенностям формирования qs особей (см. табл. 3.8). К первой группе относят бук, клены полевой и остролистный.

Их qs особи способны формироваться в наиболее темных сообществах, которые, например, создаются буком и грабом. Ко второй группе принадлежат ясень, вяз, липа, рябина и граб. У этих видов qs особи чаще встречаются в местообитаниях с большим световым довольствием – например, под пологом дубрав. Третья группа представлена дубом, яблоней, кленом татарским, березами, ивой и осинкой. Их qs особи встречаются только в подросте светлых сообществ – березняков и сосняков, а также в приопушечной полосе широколиственных и хвойно-широколиственных лесов. Четвертая группа образована елью и сосной. Подрост этих видов, из-за отсутствия спящих почек в основании стволиков, не способен переходить в qs состояние.

Демографические исследования популяций деревьев, проведенные в теневых лесах, показали, что в скоплениях имматурных особей бука и клена полевого на долю qs растений может приходиться от 60 до 70%, а в скоплениях липы, граба, ясеня и вяза – от 5 до 20%. Это обстоятельство обеспечивает выживание существенной части подроста до момента гибели старых деревьев и образования «окна» в пологе леса.

7. Число вариантов жизненной формы у видов деревьев в широколиственных и хвойно-широколиственных лесах Восточной Европы (ЖФ).

Морфологическая поливариантность, или разнообразие жизненных форм у одного вида в разных условиях, отражает степень фитоценологической пластичности видов и возможности растений использовать разнообразные местообитания внутри сообщества (Чистякова, 1988). У исследованных видов деревьев выделяются шесть вариантов жизненной формы: одноствольное дерево, многоствольное компактное аэроксильное дерево, многоствольное компактное геоксильное дерево, многоствольное диффузное геоксильное ксилоризомное дерево, многоствольное диффузное геоксильное корне-

Таблица 3.9

Варианты жизненных форм видов деревьев восточноевропейских лесов

№ группы	Виды	Одноствольная	Многоствольная				Стланник
			компактная		диффузная		
			аэроксилная	геоксилная	геоксилная	геоксилная	
	Береза бородавчатая	+					
	Береза пушистая	+					
1	Бук лесной	+					
	Ель европейская	+					
	Соена обыкновенная	+					
	Дуб черешчатый	+					
	Осина	+					
2	Клен остролистный	+	+				
	Ива козья	+	+				
3	Грав обыкновенный	+	+		+		
	Ясень обыкновенный	+	+		+		
4	Ольха черная	+	+		+		
	Вяз голый	+	+		+		
	Клен полевой	+	+		+		+
	Клен татарский	+	+		+		+
5	Яблоня лесная	+	+		+		+
	Рябина обыкновенная	+	+		+		+
	Липа сердцевидная	+	+		+		+

нижняя часть побегов возобновления без придаточных корней

нижняя часть побегов возобновления с придаточными корнями

побеги возобновления ксилоризомного происхождения

побеги возобновления ксилоризомного происхождения

отпрысковое дерево и дерево в виде стланика (Smirnova et al., 1999). Виды с большим разнообразием жизненных форм, характеризуются лучшим выживанием в неблагоприятных ценологических условиях и отличаются более широкими возможностями в обеспечении непрерывного оборота поколений. По числу жизненных форм, свойственных деревьям в экологически оптимальных условиях, виды делят на пять групп.

К первой группе относят сосну, ель, березу, бук и дуб. Эти виды образуют только одну жизненную форму – одноствольное дерево (табл. 3.8, 3.9). Вторая группа включает виды, которые имеют 2–3 жизненные формы. Для ивы и клена остролистного характерны одноствольное дерево и два варианта компактного многоствольного дерева; осина может расти как одноствольное дерево и как многоствольное диффузное корнеотпрысковое дерево. Третья, четвертая и пятая группы включают виды, которым свойственны 4–5 вариантов жизненной формы. Виды третьей группы (рябина, ясень, граб) имеют все варианты компактной жизненной формы и только один вариант диффузной жизненной формы – ксилоризомное дерево. Виды четвертой группы (ольха, вяз) близки к третьей группе. Однако они представлены всеми вариантами компактной и диффузной жизненной формы. Пятая группа (липа, яблоня, клены полевой и татарский) отличается от третьей дополнительным вариантом жизненной формы – стлаником. В восточноевропейских лесах образование стланика – это реакция особей на глубокое затенение, создаваемое верхними ярусами леса. Онтогенез постоянно формирующихся вегетативных особей стланиковой жизненной формы ограничен *j* и *im* онтогенетическими состояниями. Такая форма роста позволяет: 1) существенно сократить траты пластических веществ на образование механических тканей; 2) поддерживать положительный баланс пластических веществ за счет постепенного отторжения многолетних (дышащих) органов. При улучшении освещения *j* и *im* особи стланика могут сформировать древовидные жизненные формы и завершить онтогенез.

Интегральная оценка исследованных видов по суммарному баллу толерантности

Все рассмотренные выше частные (дифференциальные) признаки поведения видов представляют собой конкретное проявление фитоценологической толерантности. Для интегральной оценки этого свойства деревьев использовалась сумма нормированных величин частных признаков – суммарный балл фитоценологической толерантности (см. табл. 3.8). Этот расчет позволяет выстроить виды деревьев в порядке ослабления их фитоценологической толерантности: ель, ясень, клен полевой, липа, клен остролистный, рябина, граб, яблоня, клен татарский, вяз, бук, ольха, ива, сосна, дуб, береза пушистая, осина и береза бородавчатая. В этом ряду снижается способность видов к длительному существованию на занятой территории за счет максимального снижения энергии жизнедеятельности.

Среди видов синузии деревьев наименьшая фитоценологическая толерантность характерна для берез, осины, ивы, дуба, сосны и ольхи: по величине суммарного балла они значительно уступают другим видам. Подрост этих видов не способен к существенному сокращению энергии жизнедеятельности в условиях ценологического стресса: под пологом леса его приросты по

высоте и показатели продукции остаются на высоком уровне. При такой активности ростовых процессов невозможно длительное существование растений в сомкнутом сообществе.

Остальным видам (ель, ясень, виды рода клен, липа, рябина, граб, яблоня, вяз и бук) свойственна значительная терпимость к давлению эдификаторов, и по суммарному баллу фитоценотической толерантности они образуют относительно компактную группу (см. табл. 3.8). Подрост этих видов в условиях угнетения способен существенно сокращать интенсивность процессов, ответственных за рост и продукцию. Физиологи отмечают, что в аналогичных обстоятельствах у подростка древесных растений пластические вещества тратятся, в основном, на поддержание существующих структур (Малкина и др., 1970). Фитоценотическая толерантность видов может усиливаться также высокой лабильностью жизненной формы (например, у вяза, кленов полевого и татарского, липы, рябины и яблони) и способностью подростка переходить в *qs* состояние (бук, клены полевой и остролистный). Совокупность этих черт позволяет подросту деревьев длительно существовать и накапливаться под пологом леса в ожидании благоприятных ценотических условий.

3.3.4. Реактивность

Признаки реактивности деревьев

Одно из приспособлений растений к существованию в лесном сообществе – это использование локальных «нарушений», которые периодически возникают на месте гибели особей в популяциях эдификаторов (Работнов, 1985). У всех лесных растений при длительной эволюции в климаксовых сообществах выработался комплекс биологических свойств реактивного типа, направленный на освоение внезапно освободившихся ресурсов. Реактивность видов проявляется через особенности их плодоношения и вегетативного разрастания, запаса семян в почве и распространения диаспор, темпов роста и развития в молодости и др. (Смирнова, Чистякова, 1980; Смирнова, 1987; Заугольнова и др., 1988). Реактивность свойственна любому виду, но выражена она в разной степени.

Одна из функций молодого поколения в популяциях древесных растений – быстрое освоение ресурсов, которые освобождаются при формировании «окон» в лесном пологе; а взрослых – обеспечение популяции семенами, которые необходимы для сохранения вида в ценозе и для его расселения. В связи с этим для оценки темпов освоения свободных ресурсов деревьями использовались имматурные (*im*) и виргинильные (*v*) особи, а для оценки семенной продукции – средневозрастные генеративные (g_2) особи.

Анализ литературы (Смирнова, Чистякова, 1980; Пианка, 1981; Онпченко и др., 1991; Восточноевропейские..., 1994), Brzeziecki, Kienast, 1994 и др.) позволил выбрать частные (дифференциальные) признаки, которыми можно охарактеризовать реактивность у деревьев:

- 1) средняя масса 1000 семян g_2 особей (МСр.), г;
- 2) максимальная длительность покоя семян у вида (ПСмакс.), годы;
- 3) средний возраст перехода особей из *j* в *im* состояние (ВРср.), годы;
- 4) средняя продукция *v* особей (ПРср.), $\text{кг} \cdot \text{год}^{-1}$;

Таблица 3.10

Частные признаки реактивности деревьев и их нормированные величины (в скобках)

Виды	ВСр., г	ПСмакс., годы	ВРср., годы	ПРср., кг · год ⁻¹	ДЛср., %	ПЛср., м ²	УПЛср., мг · дм ⁻²	НАср., мг · см ⁻² · год ⁻¹
Осина	0,12 (0,92)	0 (0,00)	2,6 (0,90)	4,38 (0,75)	60 (0,93)	24,26 (0,26)	976 (0,75)	18,2 (0,80)
Ива козья	0,11 (1,00)	0 (0,00)	2,8 (0,81)	5,82 (1,00)	63 (1,00)	49,87 (0,54)	917 (0,67)	11,7 (0,40)
Береза бородавчатая	0,17 (0,65)	0–5 (1,00)	3,1 (0,69)	2,73 (0,46)	52 (0,74)	18,77 (0,20)	833 (0,54)	13,6 (0,52)
Ольха черная	1,28 (0,09)	0–5 (1,00)	2,4 (1,00)	2,90 (0,49)	43 (0,53)	19,08 (0,20)	828 (0,54)	15,2 (0,61)
Береза пушистая	0,19 (0,58)	0–5 (1,00)	3,3 (0,63)	2,60 (0,44)	47 (0,63)	19,55 (0,21)	764 (0,44)	13,3 (0,50)
Вяз голый	9,10 (0,01)	0–1 (0,33)	4,2 (0,42)	4,57 (0,78)	38 (0,42)	33,57 (0,36)	888 (0,62)	14,6 (0,58)
Сосна обыкновенная	5,60 (0,02)	0–5 (1,00)	3,5 (0,57)	4,95 (0,85)	51 (0,72)	40,53 (0,44)	987 (0,77)	12,2 (0,43)
Рябина обыкновенная	3,50 (0,03)	1–5 (0,83)	5,0 (0,29)	0,12 (0,00)	31 (0,26)	0,59 (0,00)	1055 (0,87)	19,9 (0,90)
Ель европейская	5,10 (0,02)	0–5 (1,00)	7,6 (0,07)	4,81 (0,82)	53 (0,77)	91,55 (1,00)	458 (0,00)	5,2 (0,00)
Гراب обыкновенный	45,00 (0,00)	1–6 (1,00)	3,6 (0,55)	0,85 (0,13)	39 (0,44)	6,61 (0,07)	749 (0,42)	13,2 (0,49)
Ясень обыкновенный	72,00 (0,00)	1–6 (1,00)	4,3 (0,40)	1,38 (0,22)	28 (0,19)	7,93 (0,08)	793 (0,49)	16,9 (0,72)
Липа сердцевидная	31,00 (0,00)	1–6 (1,00)	4,1 (0,44)	1,32 (0,21)	32 (0,28)	11,50 (0,12)	620 (0,23)	12,9 (0,47)
Дуб черешчатый	3080 (0,00)	0–3 (0,67)	4,8 (0,32)	2,03 (0,34)	20 (0,00)	10,18 (0,11)	1148 (1,00)	21,5 (1,00)
Яблоня лесная	23,00 (0,01)	1 (0,17)	9,0 (0,00)	0,67 (0,10)	25 (0,12)	5,32 (0,05)	795 (0,49)	12,9 (0,47)
Клен остролистный	125,0 (0,00)	0–1 (0,33)	6,0 (0,18)	1,78 (0,29)	33 (0,30)	14,33 (0,15)	747 (0,42)	13,7 (0,52)
Клен полевой	57,00 (0,00)	1 (0,17)	6,3 (0,16)	0,53 (0,07)	36 (0,37)	3,74 (0,03)	671 (0,31)	14,7 (0,58)
Бук лесной	275,00 (0,00)	0–2 (0,50)	5,5 (0,23)	1,03 (0,16)	25 (0,12)	5,47 (0,05)	813 (0,51)	18,9 (0,84)
Клен татарский	40,00 (0,00)	1 (0,17)	6,5 (0,14)	0,11 (0,00)	27 (0,16)	1,17 (0,01)	616 (0,23)	9,1 (0,24)

Примечание. Виды расположены в порядке уменьшения суммарного балла реактивности.

5) средняя доля биомассы листьев от общей биомассы *it* особей (ДЛср.), %;

6) средняя площадь листьев *v* особей (ПЛср.), м²;

7) средняя удельная плотность листьев *v* особей (УПЛср.), мг · дм⁻²;

8) средняя интенсивность нетто-ассимиляции *v* особей (НАср.), мг · см⁻² · год⁻¹;

ПВмакс., см · год ⁻¹	ВПмин., годы	СПмакс., тыс. семян на 1 дерево	ДУЛ, %	ДР, м	СВР, балл	Суммарный балл реактив- ности
137 (0,93)	4 (1,00)	23500 (0,26)	57 (0,57)	2000 (1,00)	1 (0,50)	9,57
100 (0,49)	4 (1,00)	38700 (0,43)	100 (1,00)	2000 (1,00)	0 (0,00)	9,34
117 (0,69)	6 (0,58)	90000 (1,00)	16 (0,16)	2000 (1,00)	0 (0,00)	8,23
143 (1,00)	8 (0,38)	4617 (0,05)	10 (0,10)	1500 (0,72)	2 (1,00)	7,71
92 (0,40)	9 (0,31)	10000 (0,11)	16 (0,16)	2000 (1,00)	0 (0,00)	6,41
131 (0,86)	6 (0,58)	4965 (0,05)	33 (0,33)	300 (0,06)	2 (1,00)	6,40
78 (0,24)	5 (0,75)	1346 (0,01)	4 (0,04)	1000 (0,44)	0 (0,00)	6,28
62 (0,05)	5 (0,75)	460 (0,00)	39 (0,39)	1000 (0,44)	1 (0,50)	5,31
90 (0,38)	12 (0,17)	1537 (0,02)	19 (0,19)	1000 (0,44)	0 (0,00)	4,88
98 (0,47)	15 (0,08)	500 (0,01)	50 (0,50)	200 (0,00)	1 (0,50)	4,66
61 (0,04)	7 (0,46)	170 (0,00)	21 (0,21)	400 (0,11)	1 (0,50)	4,42
62 (0,05)	8 (0,38)	583 (0,01)	33 (0,33)	300 (0,06)	1 (0,50)	4,08
58 (0,00)	7 (0,46)	112 (0,00)	4 (0,04)	450 (0,14)	0 (0,00)	4,08
90 (0,38)	6 (0,58)	971 (0,01)	25 (0,25)	1000 (0,44)	1 (0,50)	3,57
92 (0,40)	5 (0,75)	466 (0,00)	5 (0,05)	250 (0,03)	0 (0,00)	3,42
88 (0,35)	10 (0,25)	832 (0,01)	0 (0,00)	250 (0,03)	1 (0,50)	2,83
60 (0,02)	20 (0,00)	80 (0,00)	14 (0,14)	450 (0,14)	0 (0,00)	2,71
61 (0,04)	5 (0,75)	4566 (0,05)	20 (0,20)	250 (0,03)	1 (0,50)	2,52

9) максимальная длина годичного прироста по высоте у v особей (ПВмакс.), см · год⁻¹;

10) минимальный возраст семеношения особей (ВПмин.), годы;

11) максимальная семенная продуктивность g_2 особей (СПмакс.), тыс. семян на 1 дерево;

12) доля урожайных лет в генеративном периоде дерева (ДУЛ), %;

13) дальность разноса семян у вида (ДР), м;

14) разнообразие способов вегетативного размножения (СВР), балл: 0 – вегетативное размножение не выражено, 1 – размножается либо ксилоризомами, либо корневыми отпрысками, 2 – размножается и ксилоризомами, и корневыми отпрысками.

Перечисленные признаки определены у особей, растущих в крупных прогалинах леса, на полянах и опушках. Считается, что в этих условиях значения признаков реактивности близки к максимальным (Восточноевропейские ..., 1994).

Методы определения продукции, площади листьев, плотности листьев (УПЛ), интенсивности нетто-ассимиляции (НА) и возраста изложены ранее. Семенная продуктивность (СП_{макс.}) рассчитана по формуле

$$\text{СП}_{\text{макс.}} = N_c \cdot N_{\text{ц}} \cdot N_{\text{с.з.}},$$

где N_c – общее число соцветий, формируемых особью, $N_{\text{ц}}$ – среднее число цветков в соцветии, $N_{\text{с.з.}}$ – среднее число семян, образуемых в завязи. Семенная продуктивность, определенная таким образом, близка к максимально возможной. У каждого вида проанализировано по 10–20 особей в 2–3 точках ареала в пределах зон широколиственных и хвойно-широколиственных лесов. В таблице 3.10 приведены средние данные по всем измерениям. Расчет суммарного балла реактивности проведен тем же способом, что конкурентоспособности и толерантности.

Частные признаки реактивности видов деревьев

1. Средняя масса 1000 семян g_2 (МС_{ср.}) – одна из характеристик популяционной стратегии видов. У видов с легкими семенами обычно больше радиус разноса (Левина, 1957) и выше генеративная продуктивность особи (Пианка, 1981). Мелкосемянные растения, как правило, «избегают» напряженных ценологических ситуаций, они «предпочитают» приживаться в условиях «конкурентного вакуума», где достаточно ресурсов для развития сеянцев, а крупnoseмянные растения способны прорасти в сомкнутых сообществах (Марков, 1990).

Наиболее легкие семена образуют ива козья, осина, березы бородавчатая и пушистая, ольха (Минин, 1949). Масса семян других исследованных видов деревьев на 1–3 порядка больше, чем у перечисленных выше (см. табл. 3.10) и по увеличению значений этого показателя они образуют следующий ряд: рябина, ель, сосна, вяз, яблоня, липа, клен татарский, граб, клены полевой и остролистный, ясень, бук и дуб.

Исследования в разновозрастных многовидовых лесах (см. главу 1) показали, что семена ивы, осины, ольхи, березы бородавчатой и пушистой прорастают преимущественно на перегнивающих колодах, лишенных развитого травяного покрова. Большая часть проростков рябины и ели также приурочена к колодам, однако их проростки можно встретить и среди напочвенных зеленых мхов. Семена сосны «предпочитают» прорасти на оголенном песчаном субстрате, который образуется на буграх вывалов и на пороях животных. Большая часть проростков вяза приурочена к валежу или к вывальным ямам с небольшим покрытием травяного покрова. Активное семенное возобновление липы и граба отмечалось на пороях мышевидных грызунов среди травяного покрова. Значительная доля проростков ясеня наблюдалась в западинах вывалов, а также по ненарушенным участкам травяного покро-

ва. Сеянцы кленов, бука и дуба способны приживаться в лесу среди сомкнутого травяного покрова. Эти наблюдения показывают, что успешное приживание деревьев с более мелкими семенами приурочено, как правило, к начальным этапам зарастания оголенного субстрата, который формируется в результате нарушений разного типа.

2. Максимальная длительность покоя семян у вида (ПСмакс.). В лесных сообществах особи древесных растений могут активно плодоносить только при образовании «окон», освещенность которых соответствует световому доволствию генеративных особей (Восточноевропейские..., 1994). По мере зарастания «окон» и формирования подстилки часть популяции переходит в скрытую фазу и существует в виде жизнеспособных семян. Латентное состояние позволяет семенам «ожидать» благоприятной ситуации для прорастания. Формирование популяциями запаса жизнеспособных диаспор в почве – одна из черт реактивной стратегии вида (Работнов, 1983). О способности деревьев к созданию семенного банка можно судить по длительности покоя семян.

Покой семян у деревьев бывает двух типов: вынужденный и врожденный. Вынужденный покой характерен для семян, которые готовы к прорастанию, но их рост тормозится неблагоприятными экологическими и ценогическими обстоятельствами. Этот тип покоя отмечен у ивы козьей, осины, берез, вяза, бука, дуба, ели, клена остролистного, ольхи черной и сосны. Их семена могут прорасти в сезон плодоношения. Однако, если отсутствуют условия, необходимые для развития проростков, семена ивы и осины теряют всхожесть в течение 1–3 месяцев. У вяза, ели и клена остролистного жизнеспособные семена в почве обычно сохраняются только до первой весны после плодоношения, у бука – до второй весны, у дуба – до третьей, а у сосны, ели, ольхи и берез семена могут пролежать в почве 5 лет и более (Филимонова, 1958; Нестерович и др., 1967; Thompson et al., 1996). Врожденный покой семян обусловлен внутренними причинами – их созреванием. У деревьев с врожденным покоем семян первые проростки появляются только на следующий год после плодоношения. При этом, у ясеня, граба и липы семена могут созревать в почве в течение от 1 года до 6 лет, у рябины – от 1 до 5 лет, а у яблони, кленов полевого и татарского все семена прорастают в ближайшую весну (Заборовский, 1962).

Таким образом, приведенные данные показывают, что среди видов древесной синузии высокая склонность к формированию банка семян характерна для березы, ольхи, ясеня, граба, липы, сосны и ели, средняя – для дуба, бука, низкая – для вяза, яблони и видов рода клен. У ивы козьей и осины эта предрасположенность практически полностью отсутствует.

3. Средний возраст перехода особей из *j* в *im* состояние (ВРср.). Прорастание семени еще не обеспечивает захват растением освободившихся мест в сообществе. Первый критический период в жизни деревьев – от момента прорастания семени до выхода из травяного покрова.

Как правило, все деревья выходят из травяного покрова в *im* онтогенетическом состоянии. На опушках у ольхи, ивы и осины это происходит обычно на 2–3 год, у берез, сосны и граба – на 3–4 год, у липы, вяза, ясеня, дуба и рябины – на 4–5 год, у бука и клена остролистного – на 5–6 год, у кленов татарского и полевого – на 6–7 год, у ели – на 7–8 год, а у яблони – на 9 год (см. табл. 3.10).

4. Средняя продукция ν особей (ПРср.). Для растений при захвате освободившихся мест в сообществе важно стремительное освоение свободных ресурсов и быстрое накопление «стартового капитала» для осуществления репродуктивных функций. Одновременно большая скорость увеличения биомассы молодых особей позволяет видам занять лидирующие позиции на первых этапах сукцессии. Показателем темпов освоения свободных ресурсов может служить продукция (среднегодовой прирост биомассы), определенная у молодых растений, выросших в крупных лесных окнах или на полянах.

По убыванию этого показателя виды деревьев выстраиваются в следующий ряд: ива, сосна, ель, вяз, осина, ольха, березы бородавчатая и пушистая, дуб, клен остролистный, ясень, липа, бук, граб, яблоня, клен полевой, рябина и клен татарский. Виды, расположенные в начале этого ряда, обычно обгоняют в развитии другие виды деревьев и занимают главенствующее положение на первых этапах зарастания открытых пространств и крупных прогалин в лесу (Сукцессионные процессы..., 1999; Оценка..., 2000).

5. Средняя доля биомассы листьев от общей биомассы im особей (ДЛср.). Этот показатель используется для характеристики темпов накопления биомассы и усвоения свободных ресурсов: если у молодых растений преобладает использование ассимилятов на формирование листьев, то биомасса особи нарастает экспоненциально (Мокроносов, 1981).

Среди деревьев наибольшая доля массы листьев от общей массы im растений формируется у ивы, осины, ели, березы бородавчатой и сосны. У них на воспроизведение фотосинтетического аппарата тратится более 50% ассимилятов (см. табл. 3.10). За ними в порядке уменьшения значений этого показателя следуют береза пушистая, ольха, граб, вяз, клены полевой и остролистный, липа, рябина, ясень, клен татарский, яблоня, бук и дуб. Эти аллокационные различия (Марков, 1990) у подростка разных видов отражаются на темпах увеличения их биомассы. Например, у ивы, осины и березы бородавчатой масса годовичного сеянца превосходит массу семени в 3000–8000 раз, у ольхи черной и вяза – в 1000–2000 раз, у кленов, липы и ясеня – в 100–300 раз, у граба – в 30 раз, а у дуба – всего в 5 раз.

6. Средняя площадь листьев ν особей (ПЛср.). Продукция особи также зависит от площади ее листьев: чем больше размеры ассимилирующей поверхности, тем выше скорость роста биомассы (Мокроносов, 1981) и, соответственно, использования свободных ресурсов.

В группе ν особей у ели и сосны формируется значительная фотосинтезирующая поверхность. Она на 1–2 порядка больше, чем у других видов (см. табл. 3.10). Это связано с тем, что хвоя у молодых елей сохраняется обычно в течение 6–8 лет, а у сосны – до 2 лет. Остальные виды древесной синузии выстраиваются в следующий ряд по уменьшению значений площади листьев: ива, вяз, осина, береза пушистая, ольха, береза бородавчатая, клен остролистный, липа, дуб, ясень, граб, бук, яблоня, клены полевой и татарский, рябина.

7. Средняя удельная плотность листьев ν особей (УПЛср.). Быстрое освоение молодыми растениями свободных ресурсов зависит также от интенсивности их фотосинтеза. Существует прямая зависимость между УПЛ и интенсивностью фотосинтеза: листья с высокими значениями УПЛ отличаются

ся более высокой интенсивностью фотосинтеза (Цельникер, 1978). В связи с этим определение УПЛ у молодых деревьев, выросших в условиях свободного роста при полной освещенности, позволяет косвенно оценить потенциальную интенсивность фотосинтеза на уровне единицы площади листа.

Среди v особей деревьев наибольшие значения УПЛ характерны для дуба, рябины, сосны, осины, ивы, вяза, березы бородавчатой и ольхи, средние – для яблони, ясеня, березы пушистой, граба, клена остролистного и бука, минимальные – для кленов полевого и татарского, липы и ели (см. табл. 3.10).

8. Средняя интенсивность нетто-ассимиляции v особей (НАср.). Напряженность работы фотосинтетических органов молодых растений можно оценить также по интенсивности нетто-ассимиляции, НА (Карманова, 1976): чем больше значения этого показателя, тем выше скорость чистой ассимиляции, рассчитанной на единицу поверхности листьев.

В группе v особей максимальные значения НА характерны для дуба, ольхи, рябины, бука и осины, минимальные – для ели и клена татарского. Остальные виды имеют промежуточные значения этого показателя реактивности (см. табл. 3.10).

Рассмотрение продукционных параметров у молодых деревьев показало, что среднегодовой прирост биомассы и, соответственно, темпы освоения свободных ресурсов зависят от соотношения интенсивного и экстенсивного способов в использования света. Первый способ реализуется за счет увеличения напряженности работы фотосинтетического аппарата (высоких значений фотосинтеза, УПЛ и НА), а второй – благодаря расширению рабочей (листовой) поверхности особи. Сходные темпы освоения свободных ресурсов у видов древесной синузии достигаются разными способами: например, высокий среднегодовой прирост биомассы молодых особей дуба формируется, в основном, за счет высоких значений НА, у ели – благодаря большой площади листьев, а у ивы, вяза, сосны, берез и ольхи – вследствие высоких показателей НА и значительной площади листьев. Большая продуктивность в молодом возрасте позволяет деревьям быстро накапливать вегетативную массу и развивать мощные приросты по высоте, а затем в генеративном периоде направлять основное усилие на производство семян.

9. Максимальная длина годичного прироста по высоте у v особей (ПВмакс.) отражает темпы освоения древесными растениями свободного пространства по вертикальной толще сообщества. Длина годичных приростов определялась по лидерной оси. Это связано с тем, что побеги на лидерной оси, отличаясь усиленным ростом и крупными размерами, позволяют растениям завоевывать пространство в верхних слоях сообщества.

Среди деревьев в v состоянии максимальная длина годичных приростов лидерной оси характерна для ольхи, осины, вяза, березы бородавчатой, ивы и граба, средняя – для клена остролистного, березы пушистой, яблони, ели, клена полевого и сосны, минимальная – для липы, рябины, ясеня, клена татарского, бука и дуба (см. табл. 3.10). Образование деревьями лидерных побегов значительной протяженности позволяет им вынести листья в верхние ярусы леса, где больше освещенность, а также закрепить позиции на первоначальных стадиях зарастания «окон».

10. Минимальный возраст семеношения особей (ВПмин.). В лесном сообществе всегда существует определенная вероятность гибели подроста при

смыкании над ним полога взрослых деревьев. В этом случае для растения выгодно раннее семенное размножение, которое повышает шансы оставить потомство.

Среди деревьев наиболее раннее семеношение в условиях свободного роста отмечается у осины, ивы козьей, березы бородавчатой, вяза, яблони, рябины, сосны, кленов татарского и остролистного. Они способны дать первые семена на 4–6 году жизни (см. табл. 3.10). У дуба, ясеня, ольхи, липы, березы пушистой и клена полевого плодоношение начинается в 7–10 лет, а у ели, граба и бука – после 10 лет. Таким образом, у видов первой группы меньше интервал времени от прорастания до первого плодоношения и, следовательно, выше вероятность оставить семенное потомство, прежде чем над ним сомкнется ярус древостоя.

11. Максимальная семенная продуктивность g_2 особей (СПмакс.). Максимальная семенная продуктивность отмечена у березы бородавчатой и пушистой, ивы и осины. У остальных видов число семян, образуемых одним деревом, на 1–2 порядка ниже (см. табл. 3.10). Высокий уровень семенной продуктивности видов берез, ивы и осины, видимо, свидетельствует о том, что в сомкнутом растительном покрове подходящие местообитания для приживания их потомства появляются чрезвычайно редко и занимают относительно небольшую площадь. Эти ниши возобновления представлены перегнивающими колодами, которые размещены в крупных окнах (Евстигнеев, Коротков, 1992).

12. Доля урожайных лет в генеративном периоде дерева (ДУЛ). Этот показатель отражает распределение пластических веществ по годам между репродуктивными и вегетативными органами растения. Частое плодоношение указывает на высокое репродуктивное усилие вида: при прочих равных условиях плодовитость будет больше, чем больше актов размножения. Вслед за В.И. Долгошовым (1964) урожайными годами у деревьев считались те, в которых плодоношение растений оценивалось 4–5 баллами по шкале В.Г. Каппера (1930).

Анализ литературы (Булыгин, 1964; Долгошов, 1964; Никончук, 1977) показывает, что по особенностям плодоношения изученные деревья делятся на три группы. К первой группе относятся виды, у которых на долю урожайных лет приходится от 50 до 100% длительности генеративного периода: ива козья, осина и граб. Вторую группу образуют виды, у которых этот показатель меняется от 10 до 50%: ольха, березы, липа, вяз, рябина, яблоня, клен татарский, ясень, ель и бук. Третья группа включает виды, у которых число урожайных лет меняется от 0 до 10%: клены полевой и остролистный, дуб и сосна.

13. Дальность разноса семян у вида (ДР). Расселение – неотъемлемое свойство популяции, поскольку в сообществе население всех видов сменяет друг друга во времени и пространстве (Бигон и др., 1989). Расселение позволяет популяциям занимать освободившиеся участки и расширять площадь обитания, равномерно распределять особи по территории и снижать внутривидовую конкуренцию, «уходить» от изменившихся ценотических условий и возобновлять участие в сукцессионных циклах растительности. Способность вида к расселению можно оценить по дальности разноса семян.

Рассматриваемые виды деревьев по преобладающим формам диссеминации делятся на две группы: анемохорные и зоохорные.

Анемохорные виды имеют два варианта диаспор: парящие и планирующие. Парящие диаспоры свойственны иве козьей и осине. В.Г. Нестеров (1950) считает, что семена этих видов могут обильно налетать на лесосеки с расстояния в 2000 м. Планирующие диаспоры характерны для березы, ольхи, вяза, ели, сосны, ясеня, липы и всех видов рода клен. Радиус рассеивания у березы может достигать 2000 м, у ольхи – 1500 м, а у вяза – 300 м, у ели и сосны – 1000 м, у ясеня – 400 м, у липы – 300 м, у кленов – 250 м, у граба – 200 м (Левина, 1957; Погребняк, 1968; Удра, 1988).

Различия в дальности разноса семян анемохорных видов обусловлено также двумя обстоятельствами: 1) «парусностью» диаспор и 2) сроками обсеменения деревьев. Количественно «парусность» диаспор выражается коэффициентом $K = S/M$, где S – площадь наибольшего сечения зачатка, $см^2$, M – масса его в граммах (Левина, 1957). Совершенно очевидно, что коэффициент парусности будет тем выше, чем больше площадь сечения зачатка и чем меньше его масса. Вяз, ива и осина обсеменяются в начале лета, клены, липа и граб – осенью, береза и ясень – в конце листопада и в течение всей зимы, ольха – зимой, ель и сосна – в конце зимы и весной. В зимний период, как правило, эффективность рассеивания семян у лиственных видов деревьев больше, поскольку отсутствует листва и увеличивается сила ветра в сообществе, а также создаются условия для распространения зачатков по снежному насту.

Зоохорные виды по преобладающим формам диссеминации делятся на две группы: эндозоохорные и синзоохорные. Семена эндозоохорных видов (рябина и яблоня) проходят через пищеварительный тракт животного, а затем выбрасываются с погадкой или пометом. Таксономический состав потребителей плодов крайне разнообразен: рептилии, птицы и млекопитающие. Наблюдения за возобновлением эндозоохорных видов показывают, что расстояние их подроста от семенников может составлять 1000 м (Левина, 1957). Плоды синзоохорных видов (бук, дуб) активно растаскиваются животными в гнезда или в «кладовые». При этом часть семян теряется, а некоторые запасы остаются неиспользованными. Основными распространителями семян бука и дуба являются птицы из семейства врановых (сойка, кедровка), млекопитающие из семейств мышиные (желтогорлая и лесная мыши, рыжая полевка) и белчьи (обыкновенная белка). Среди этих животных наибольший радиус разноса семян характерен для врановых: прямые наблюдения показали, что они переносят желуди и орехи на 100–450 метров (Левина, 1957; Образцов, 1961; Формозов, 1976). Таким образом, у эндозоохорных деревьев шире площадь «отслеживания» подходящих условий для приживания потомства, чем у синзоохорных.

14. Разнообразие способов вегетативного размножения (СВР). Этот тип размножения играет существенную роль в захвате территории некоторыми видами и нередко выступает в качестве антагониста семенному размножению и расселению: в некоторых ценологических условиях растение переходит на вегетативное размножение, поскольку образование и прорастание семян почему-либо затруднено или подавлено.

У рассматриваемых видов деревьев выражено два способа вегетативного размножения: ксилоризомами и корневыми отпрысками (Чистякова, 1988; Smirnova et al., 1999). По сочетанию способов вегетативного размножения виды делятся на четыре группы. К первой группе относятся вяз и ольха

черная; они способны осваивать новую территорию и ксилоризомами, и корневыми отпрысками. Вторая группа формируется деревьями, вегетативное размножение которых осуществляется только ксилоризомами: граб, липа, рябина, яблоня, ясень, клены полевой и татарский. Третья группа представлена осинкой, для нее свойственно только корнеотпрысковое размножение. У деревьев 4-й группы (березы, бук, ель, ива, клен остролистный и сона) вегетативное размножение не выражено.

Интегральная оценка исследованных видов по суммарному баллу реактивности

Выше рассмотрены частные (дифференциальные) признаки реактивности у деревьев. Для интегральной оценки этого свойства у видов использовалась сумма нормированных значений частных признаков – суммарный балл реактивности (см. табл. 3.10). Этот расчет позволил выстроить деревья в порядке ослабления их реактивности: осина, ива, береза бородавчатая, ольха, береза пушистая, вяз, сосна, рябина, ель, граб, ясень, липа, дуб, яблоня, клен остролистный и полевой, бук и клен татарский.

Наибольшая реактивность характерна для осины, ивы козьей, березы, ольхи и вяза: по суммарному баллу этого свойства они – лидеры (см. табл. 3.10). Молодые растения этих видов отличаются максимальными темпами накопления биомассы и прироста по высоте. Это позволяет им быстро использовать временно освобожденные ресурсы для стремительного наращивания вегетативной массы, необходимой для раннего, обильного и регулярного плодоношения. Высокий темп развития особей, проявляющийся в быстром переходе из одного онтогенетического состояния в другое, базируется на способности молодых растений направлять основной поток пластических веществ в ассимилирующие органы, формировать относительно большую поверхность листьев с высоким уровнем фотосинтетической активности. В g_2 состоянии бурный вегетативный рост этих видов сменяется значительным репродуктивным усилием. Оно позволяет видам производить большое количество мелких анемохорных семян, которое необходимо в поисках подходящих условий для прорастания.

Суммарный балл реактивности у сосны, рябины, ели, граба и ясеня имеет средние значения. Сходная реактивность этих видов достигается разными способами: у сосны и ели – высокими значениями продукции v особей и большим радиусом разноса семян, у рябины – высокими показателями УПЛ, НА, большим радиусом диссеминации и значительной вегетативной подвижностью, у ясеня и граба – относительно высокой вегетативной подвижностью и существенной склонностью к формированию почвенного запаса семян.

Остальные виды (липа, дуб, яблоня, бук, виды рода клен) характеризуются минимальными значениями суммарного балла реактивности. Лишь отдельные частные признаки реактивности этих видов отличаются высокими значениями: так, у липы жизнеспособность семян в почве может сохраняться относительно длительное время, для эндозоохорной яблони характерен большой радиус разноса семян, для кленов остролистного и татарского свойственно раннее плодоношение на опушках и полянах; молодые особи дуба и бука отличаются высокой напряженностью работы фотосинтетического аппарата молодых растений, которая проявляется в больших значениях НА и УПЛ.

3.3.5. Классификация видов деревьев по типам популяционной стратегии

Проведенный анализ биологических черт позволяет распределить виды деревьев в поведенческом пространстве по градиентам интегральных свойств – конкурентоспособности, фитоценотической толерантности и реактивности (рис. 3.1), а также выявить их фитоценотические потенции. Ординация показала, что виды деревьев восточноевропейских лесов неоднородны по конкурентоспособности и в порядке убывания этого свойства расположены следующим образом: дуб, ель, бук, ясень, сосна, граб, клен остролистный, вяз, липа, ольха, береза бородавчатая, осина, яблоня, рябина, клен полевой, береза пушистая, ива козья и клен татарский. Лидерами по этому интегральному свойству являются дуб, ель, бук, ясень и сосна – по величине суммарного балла конкурентоспособности они значительно превосходят другие виды деревьев. Ряд видов, выстроенный по ослаблению фитоценотической толерантности, выглядит следующим образом: ель, ясень, клен полевой, липа, клен остролистный, рябина, граб, яблоня, клен татарский, вяз, бук, ольха, ива, сосна, дуб, береза пушистая, осина и береза бородавчатая. Среди деревьев наименьшая фитоценотическая толерантность характерна для берез, осины, дуба, сосны, ивы и ольхи. Остальным видам свойственна значительная терпимость к давлению эдификаторов, и по суммарному баллу фитоценотической толерантности они образуют относительно компактную группу (см. рис. 3.1). Последовательность деревьев, расположенная по уменьшению степени реактивности, смотрится в таком виде: осина, ива, береза бородавчатая, ольха, береза пушистая, вяз, сосна, рябина, ель, граб, ясень, липа, дуб, яблоня, клен остролистный и полевой, бук и клен татарский. По этому интегральному свойству безусловное первенство принадлежит осине, иве, березам, ольхе и вязу. По значению обобщенного балла реактивности они существенно превалируют над прочими видами древесной синузии.

Таким образом, у дуба, ели, бука, ясени и сосны преобладающим интегральным свойством является конкурентоспособность. Эти виды значительную долю ресурсов направляют на вегетативный рост и на продолжительное поддержание индивидуального существования, а воспроизводство у них реализуется «мелкими партиями» и растянуто на длительный срок. Вместе с тем ординация показала, что у ели, бука и ясени существенно выражены также черты фитоценотической толерантности, а у сосны – реактивности.

У осины, ивы, березы, ольхи и вяза доминирующим интегральным свойством является реактивность. Эти виды в большей мере расходуют ресурсы на сжатое во времени продуцирование многочисленного потомства при кратковременном индивидуальном существовании. Одновременно ординация выявила, что у вяза существенно выражена также фитоценотическая толерантность.

У кленов, липы, рябины, граба и яблони преобладающим интегральным свойством является фитоценотическая толерантность. У этих видов выработалась способность к экономии ограниченных ресурсов, которые используются, в основном, на поддержание многолетних дышащих структур. Это позволяет им длительное время существовать в условиях фитоценотического стресса и ожидать подходящих условий для энергичного вегетативного роста и активной репродукции. Вместе с тем сравнение по типам популяцион-

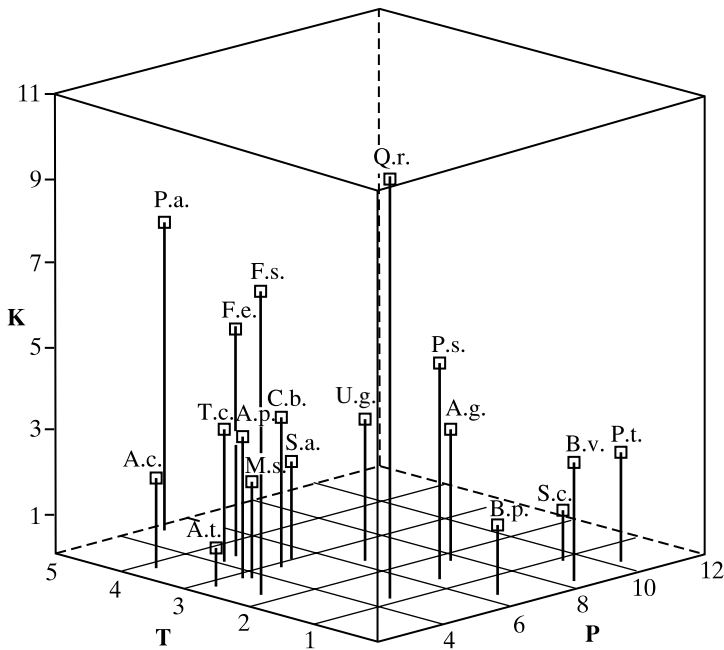


Рис. 3.1. Расположение различных видов деревьев в поведенческом пространстве; ось К – конкурентоспособность; ось Т – фитоценотическая толерантность; ось Р – реактивность; на осях отложены суммарные баллы

Виды деревьев: В.в. – береза бородавчатая, В.р. – береза пушистая, Ф.с. – бук лесной, U.g. – вяз шершавый, С.б. – граб обыкновенный, Q.g. – дуб черешчатый, Р.а. – ель обыкновенная, S.c. – ива козья, А.р. – клен остролистный, А.с. – клен полевой, А.т. – клен татарский, Т.с. – липа сердцелистная, А.г. – ольха черная, Р.т. – осина, S.a. – рябина обыкновенная, Р.с. – сосна обыкновенная, М.с. – яблоня лесная, Ф.е. – ясень обыкновенный

ных стратегий показало, что у клена остролистного и липы существенно выражены также черты конкурентоспособности, а у граба – и конкурентоспособности, и фитоценотической толерантности.

Результатом ординации интегральных свойств у видов древесной синустии является их классификация по типам поведения:

I тип. Конкурентные виды

- 1-й подтип – собственно конкурентные: дуб обыкновенный;
- 2-й подтип – толерантно-конкурентные: ель обыкновенная, бук обыкновенный, ясень обыкновенный;
- 3-й подтип – реактивно-конкурентные: сосна обыкновенная.

II тип. Толерантные виды

- 1-й подтип – собственно толерантные: клен полевой, клен татарский, рябина обыкновенная, яблоня обыкновенная;
- 2-й подтип – конкурентно-толерантные: липа сердцевидная, клен остролистный;
- 3-й подтип – конкурентно-реактивно-толерантные: граб обыкновенный.

III тип. Реактивные виды

- 1-й подтип – собственно реактивные: осина, ива козья, береза бородавчатая, береза пушистая, ольха черная;
- 2-й подтип – толерантно-реактивные: вяз шершавый.

Выяснение фитоценологических потенций у деревьев позволяет понять некоторые особенности в организации ценозов климаксового типа: стабильную основу синузии деревьев составляют конкурентные виды, они господствуют по численности и биомассе, вовлекают наибольшую порцию вещества и энергии в сообщество, существенно изменяют ценологическую среду и играют роль эдификаторов; толерантные виды, существуя на предельно низком уровне жизненности, используют ресурсы, которые не удалось освоить конкурентно мощным растениям; реактивные виды «кочуют» от одного нарушения к другому и «штопают» дырки, периодически возникающие в сообществе на месте гибели особей в популяциях эдификаторов. Анализ взаимоотношения видов с разными типами поведения в синузии деревьев показывает, что в сообществе они выступают как комплементарные образования, которые наиболее полно используют экологическую емкость местообитания.

3.4. Популяционные стратегии видов кустарников

Общие подходы к анализу популяционных стратегий у растений изложены в разделе 3.3, который посвящен видам деревьев восточноевропейских лесов. В этом разделе описана популяционная стратегия широко распространенных кустарников: бересклетов бородавчатого (*Euonymus verrucosa*) и европейского (*E. europaea*), бузины красной (*Sambucus racemosa*), жимолости лесной (*Lonicera xylosteum*), калины обыкновенной (*Viburnum opulus*), крушины ломкой (*Frangula alnus*), лещины обыкновенной (*Corylus avellana*) и свидины кроваво-красной (*Swida sanguinea*).

Основной материал по популяционной биологии кустарников был одновременно собран в широколиственных и хвойно-широколиственных лесах Неруссо-Деснянского Полесья – Брянская область России (Евстигнеев и др., 1999). Это позволило получить сравнительные количественные характеристики для всех изученных видов. Дополнительные характеристики приведены из литературы.

3.4.1. Конкуренетоспособность

Признаки конкурентоспособности кустарников

Анализ литературы (Смирнова, Чистякова, 1980; Восточноевропейские..., 1994; Brzeziecki, Kienast, 1994 и др.) позволил выбрать частные (дифференциальные) признаки, которыми можно охарактеризовать конкурентоспособность кустарников:

- 1) максимальная высота g_2 – g_3 особей, м;
- 2) максимальный диаметр надземной части куста g_2 – g_3 особей, м;
- 3) максимальный диаметр основания наиболее крупной скелетной оси g_2 – g_3 особей, см;
- 4) максимальный возраст g_3 особей, годы;
- 5) максимальный объем надземной части g_2 – g_3 особей, м³;
- 6) максимальная биомасса g_2 особей, приходящаяся на единицу площади горизонтальной проекции кроны, кг · м⁻²;

- 7) максимальный среднегодовой прирост биомассы, или максимальная продукция, $\text{кг} \cdot \text{год}^{-1}$;
- 8) максимальная площадь листьев g_2 особей, м^2 ;
- 9) максимальная масса листьев g_2 особей, кг ;
- 10) максимальная удельная плотность листа (УПЛ) у g_2 особей, $\text{мг} \cdot \text{дм}^{-2}$;
- 11) максимальная интенсивность нетто-ассимиляции (НА) листа у g_2 особей, $\text{мг} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$;
- 12) доля неурожайных лет в генеративном периоде кустарника, %;
- 13) максимальная масса 1000 семян у g_2 особей, г.

Большая часть перечисленных параметров видов кустарников, выбранных для характеристики их конкурентоспособности, совпадает с таковыми у видов деревьев (см. раздел 3.3). Способы расчетов одинаковых параметров изложены в разделе 3.3. Объяснение биологического смысла показателей дифференциальных свойств популяционной стратегии, общих для деревьев и кустарников, приведено в разделе 3.3.

Диаметры надземной части куста и оснований его скелетных осей измеряли в двух взаимно перпендикулярных направлениях, а затем получали среднее значение этих параметров. Возраст куста определяли морфологически – подсчетом у самой старой скелетной оси годовых приростов по почечным кольцам на месте опавших почечных чешуй, и анатомически – по числу годовых колец на срезе в основании стволика. У каждого вида проанализировано по 10–20 особей, затем из этого множества выбирались максимальные значения признаков для оценки конкурентоспособности (табл. 3.11).

Конкурентоспособность особей наиболее полно проявляется у взрослых особей в условиях достаточного обеспечения их ресурсами. В связи с этим для оценки конкурентоспособности кустарников подбирались g_2 и g_3 особи, которые сформировались в условиях свободного роста: на опушках, полянах и вырубках.

Расчет суммарного балла конкурентоспособности видов кустарников был проведен тем же способом, что и видов деревьев.

Частные признаки конкурентоспособности видов кустарников

1. Максимальная высота g_2 – g_3 особей. Этот признак отражает вертикальные размеры фитогенного поля у кустарников, а также их способность в использовании света в верхних слоях сообщества.

Среди лесных кустарников значительная высота характерна для лещины: ее особи могут достигать 13,3 м. Предельная высота остальных растений в 1,5–3 раза меньше (см. табл. 3.11). Таким образом, лещина, размещая листья в более высоких слоях сообщества, получает дополнительные преимущества в использовании света для формирования вегетативных органов.

2. Максимальный диаметр надземной части куста у g_2 – g_3 особей. Самый большой диаметр куста отмечен для особей лещины: у отдельных растений он может достигать 10,8 м. У остальных видов этот показатель конкурентоспособности меньше в 2–3 раза (см. табл. 3.11). Стало быть, лещина, обладая значительными размерами фитогенного поля в горизонтальной плоскости, способна изменять среду в сообществе на большей площади, чем другие виды кустарников.

Таблица 3.11

Частные признаки конкурентоспособности кустарников и их нормированные величины (в скобках)

Признаки	Лесина обычно- венная	Бузина красная	Калина обычно- венная	Свидина красная	Бересклет бородавча- тый	Жимо- лость лесная	Бересклет европей- ский	Крушина ломкая
Максимальная высота g_2-g_3 особей, м	13,3 (1,00)	5,6 (0,14)	5,0 (0,07)	7,5 (0,35)	5,5 (0,12)	4,4 (0,00)	8,1 (0,42)	4,9 (0,06)
Максимальный диаметр надземной части куста g_2-g_3 особей, м	10,8 (1,00)	5,5 (0,33)	4,9 (0,25)	5,0 (0,26)	4,5 (0,20)	2,9 (0,00)	5,1 (0,28)	3,0 (0,01)
Максимальный диаметр основания наиболее крупной скелетной оси у g_2-g_3 особей, см	14 (1,00)	8 (0,40)	5 (0,10)	8 (0,40)	8 (0,40)	4 (0,00)	8 (0,40)	4 (0,00)
Максимальный возраст скелетной оси у g_3 особей, годы	50 (1,00)	16 (0,00)	16 (0,00)	32 (0,47)	44 (0,82)	19 (0,09)	28 (0,35)	24 (0,24)
Максимальный объем надземной части g_2-g_3 особей, м ³	1220 (1,00)	130 (0,08)	95 (0,05)	145 (0,10)	85 (0,05)	30 (0,00)	165 (0,11)	35 (0,00)
Максимальная биомасса g_2-g_3 особей, приходящаяся на единицу площади горизонтальной проекции кроны, кг · м ⁻²	6,3 (1,00)	5,5 (0,85)	3,9 (0,55)	2,7 (0,32)	2,6 (0,30)	2,7 (0,32)	1,0 (0,00)	2,8 (0,34)
Максимальный среднегодовой прирост биомассы, или максимальная продукция, g_2 особей, кг · год ⁻¹	2,1 (1,00)	1,6 (0,72)	1,2 (0,50)	1,0 (0,39)	0,3 (0,00)	0,5 (0,11)	0,4 (0,06)	0,4 (0,06)
Максимальная площадь листьев g_2 особей, м ²	28 (1,00)	13 (0,40)	11 (0,32)	10 (0,28)	5 (0,08)	4 (0,04)	3 (0,00)	7 (0,16)
Максимальная масса листьев g_2 особей, кг	1,3 (1,00)	0,7 (0,50)	0,7 (0,50)	0,4 (0,25)	0,1 (0,00)	0,2 (0,08)	0,2 (0,08)	0,2 (0,08)
Максимальная УПЛ у g_2 особей, мг · дм ⁻²	461 (0,44)	571 (0,78)	640 (1,00)	365 (0,14)	427 (0,34)	524 (0,64)	359 (0,12)	320 (0,00)
Максимальная интенсивность НА у g_2 особей, мг · см ⁻² · год ⁻¹	7,6 (0,25)	12,8 (1,00)	11,1 (0,75)	9,6 (0,54)	5,9 (0,00)	11,7 (0,84)	6,7 (0,12)	6,1 (0,03)
Доля неурожайных лет в генеративном периоде кустарника, %	70 (1,00)	0 (0,00)	0 (0,00)	7 (0,10)	15 (0,21)	25 (0,36)	0 (0,00)	0 (0,00)
Максимальная масса 1000 семян у g_2 особей (Минин, 1949), г	1300,0 (1,00)	3,9 (0,00)	50,0 (0,04)	68,0 (0,05)	28,0 (0,02)	4,2 (0,00)	54,0 (0,04)	31,0 (0,02)
Суммарный балл конкурентоспособности вида (сумма нормированных величин)	11,69	5,20	4,13	3,65	2,54	2,48	1,98	1,00

3. Максимальный диаметр основания наиболее крупной скелетной оси у g_2 – g_3 особей. Максимальные значения диаметра оснований составных скелетных осей отмечены у лещины, средние – у бересклетов, бузины и свидины, минимальные – у калины, крушины и жимолости (см. табл. 3.11). Следовательно, по этому частному признаку поведения у лещины сильнее выражена конкурентная мощь, чем у других видов.

4. Максимальный возраст g_3 особей. Этот параметр характеризует способность организма удерживать за собой территорию в сообществе. Продолжительный онтогенез позволяет растению в течение большего времени изменять среду его обитания. У кустарников надземные оси постоянно обновляются, поэтому длительность жизни кустарников оценивалась по возрасту наиболее старой скелетной оси.

Среди видов кустарниковой синузии наибольшая длительность жизни характерна для лещины и бересклета бородавчатого, средняя – для свидины, бересклета европейского и крушины, минимальная – для жимолости, калины и бузины (см. табл. 3.11).

5. Максимальный объем надземной части g_2 – g_3 особей. Этот признак характеризует способность видов изменять и контролировать среду сообщества одновременно в горизонтальном и вертикальном направлениях. В синузии кустарников максимальный объем пространства занимает лещина. За ней в порядке убывания значений этого параметра следуют бересклет европейский, свидина, бузина, калина, бересклет бородавчатый, крушина и жимолость (см. табл. 3.11).

6. Максимальная биомасса g_2 – g_3 особей, приходящаяся на единицу площади горизонтальной проекции кроны. Среди видов синузии кустарников в g_2 состоянии максимальную биомассу на единицу площади проекции кроны формирует лещина. За ней в порядке убывания по этому параметру конкурентной мощи следуют бузина, калина, крушина, свидина, жимолость и бересклеты (см. табл. 3.11). Вероятно, максимальное проявление этого признака у лещины позволяет ее популяциям значительно снижать доступность ресурсов для других видов и выступать в качестве эдификатора.

7. Максимальный среднегодовой прирост биомассы, или максимальная продукция, g_2 особей. Используя часть ресурсов сообщества, растение уменьшает их количество, доступное другим организмам. Анализ литературных данных позволяет оценить интенсивность использования ресурсов древесными растениями по продукции (среднегодовому приросту биомассы) g_2 особей в условиях свободного роста (Смирнова, Чистякова, 1980). Этот показатель отражает верхний предел продукционных возможностей вида и характеризует потенциальную способность растений в использовании ресурсов среды – света, минеральных веществ и т.п.

Кустарники имеют разную продукцию в g_2 состоянии (см. табл. 3.11). Максимальная выраженность этого параметра характерна для лещины. За ней в порядке уменьшения значений формируемой продукции следуют бузина, калина, свидина, жимолость, бересклет европейский, крушина и бересклет бородавчатый.

8. Максимальная площадь листьев g_2 особей. Размерами листовой поверхности можно оценить напряженность фитогенного поля растений (Заугольнова и др., 1988) и составить представления о способности видов к затенению и угнетению соперников. Этот показатель также характеризует

выраженность у вида экстенсивного способа в улавливании солнечной энергии для нужд фотосинтеза за счет увеличения рабочей поверхности всей особи (Горышина, 1969).

Максимальная площадь листьев в g_2 состоянии характерна для особей лещины; средняя – для особей бузины, калины и свидины; минимальная – для крушины, бересклета бородавчатого, жимолости и бересклета европейского (см. табл. 3.11). Таким образом, среди видов синузии кустарников лещина, обладающая значительной площадью фотосинтезирующей поверхности, видимо, отличается большей напряженностью фитогенного поля и более существенным влиянием на соседей.

9. Максимальная масса листьев g_2 особей. По этому показателю можно судить о способности кустарников к средообразованию, одним из проявлений которого можно рассматривать формирование подстилки. Среди кустарников по массе листьев лидируют g_2 особи лещины. За ней в порядке убывания следуют g_2 особи бузины, калины, свидины, жимолости, крушины и бересклетов (см. табл. 3.11).

10. Максимальная УПЛ у g_2 особей. Среди g_2 особей кустарников наибольшие значения УПЛ характерны для калины, бузины и жимолости (см. табл. 3.11). За ними в порядке убывания этого показателя конкурентоспособности следуют лещина, бересклет бородавчатый, свидина, бересклет европейский и крушина. Этот ряд свидетельствует, что единица площади листьев у калины, бузины и жимолости способна более интенсивно поглощать свет и углекислый газ.

11. Максимальная интенсивность НА у g_2 особей. Сопоставление величин НА (см. табл. 3.11) показывает, что по этому признаку максимальная конкурентоспособность выражена у g_2 особей бузины, жимолости и калины; средняя – у свидины и лещины; минимальная – у крушины и бересклетов.

12. Доля неурожайных лет в генеративном периоде кустарника. Анализ литературы (Булыгин, 1964; Долгошов, 1964 и др.) показал, что в течение генеративного периода на долю неурожайных лет лещины приходится 70% времени, а у свидины, бересклета бородавчатого и жимолости – от 7 до 25% (см. табл. 3.11). У бузины, калины, крушины и бересклета европейского годы со слабым урожаем отмечаются чрезвычайно редко.

13. Максимальная масса 1000 семян у g_2 особей. Некоторые исследователи считают, что характерной чертой конкурентоспособности вида является значительный вклад энергии в отдельного потомка (Пианка, 1981). Среди кустарников значительный «вклад» в отдельного потомка вносит лещина. «Инвестиции» других видов в одно семя на 1–3 порядка меньше (см. табл. 3.11). Это существенно снижает конкурентоспособность проростков и значительно уменьшает их выживаемость в напряженных ценологических условиях.

Интегральная оценка исследованных видов по суммарному баллу конкурентоспособности

Для интегральной оценки конкурентоспособности видов кустарников использовалась сумма нормированных величин частных признаков – суммарный балл конкурентоспособности (см. табл. 3.11). Виды кустарников в порядке ослабления их конкурентоспособности выстроились в такой ряд:

лещина, бузина, калина, свидина, бересклет бородавчатый, жимолость, бересклет европейский и крушина.

Среди видов кустарниковой синузии наибольшая конкурентоспособность характерна для лещины: по суммарному баллу этого свойства она абсолютный лидер (см. табл. 3.11). Для лещины свойственны наибольшая длительность удержания территории взрослыми особями, максимальные размеры генеративных кустов и значительная продукция биомассы в зрелом возрасте. Этот комплекс биологических черт определяется тем, что у лещины значительная доля энергии и времени направлена на продолжительное поддержание индивидуального существования. В ее онтогенезе основная часть биомассы используется на формирование и поддержание вегетативных органов. Длительные периоды со слабой семенной продуктивностью сочетаются с максимальными ежегодными приростами биомассы. Это дает лещине возможность периодически формировать крупные семена. Перечисленные особенности позволяют лещине длительное время играть роль эдификатора в ярусе кустарников, существенно трансформировать среду в сообществе, а также вовлекать наибольшую порцию вещества и энергии в биоценотические циклы.

Конкурентоспособность остальных видов в несколько раз слабее, чем у лещины. По суммарному баллу конкурентоспособности они образуют компактную группу и далеко отстоят от лещины (см. табл. 3.11). Все виды этой группы, отличаясь небольшими размерами особей во взрослом состоянии, не способны создавать мощное фитогенное поле и существенно изменять среду в сообществе. По степени выраженности остальных признаков конкурентной мощности эта группа неоднородна: например, у бузины и калины максимальные значения продукции, интенсивности НА и УПЛ сочетаются с минимальной длительностью удержания территории; у бересклета бородавчатого большая длительность удержания территории совмещается с малыми значениями продукции и НА; у жимолости высокие значения УПЛ и НА согласуются с относительно маленькими размерами взрослых особей. Видимо, такое проявление черт конкурентоспособности позволяет этим видам выступать в роли временных доминантов в особых ценотических условиях – например, при формировании крупных окон в пологе леса и на опушках. У бересклета европейского и крушины все частные признаки конкурентной мощности характеризуются относительно небольшими значениями. Это сокращает возможности господства их в ярусе кустарников климаксового леса.

3.4.2. Толерантность

Признаки толерантности кустарников

Фитоценотическая толерантность в популяциях видов кустарников наиболее ярко выражена у молодого поколения. В связи с этим при оценке фитоценотической толерантности кустарников целесообразно использовать признаки подроста, который вырос в условиях фитоценотического угнетения и у которого все проявления жизнедеятельности характеризуются минимальными значениями.

Оценка степени выраженности фитоценотической толерантности у кустарников дана по следующим признакам:

- 1) длительность жизни особей имматурного онтогенетического состояния (*im*) при фитоценоотическом угнетении, годы;
- 2) минимальный среднегодовой прирост биомассы, или минимальная продукция, *im* особей, г · год⁻¹;
- 3) минимальная удельная плотность листа (УПЛ) *im* особей, мг · дм⁻²;
- 4) минимальная интенсивность нетто-ассимиляции (НА) листа *im* особей, мг · см⁻² · год⁻¹;
- 5) минимальный среднегодовой прирост по высоте *im* особей, см · год⁻¹;
- 6) способность *im* особей переходить в квазисенильное состояние (*qs*), %;
- 7) предрасположенность ювенильных (*j*) и *im* особей к формированию стланиковой формы, %;
- 8) число вариантов жизненной формы у исследованных видов, шт.

В этом перечне часть признаков (2, 3, 4) характеризуют нижний предел продукционных возможностей вида, при котором еще реальна жизнедеятельность особей в условиях фитоценоотического стресса, другая часть (5, 6, 7, 8) – морфологические приспособления вида к удержанию территории, занятой растениями с высокой конкурентной мощностью.

Способы расчета перечисленных показателей приведены при описании проявлений толерантности у видов деревьев (см. раздел 3.3). Для получения средних значений перечисленных показателей у каждого вида промерено по 20–30 особей. Способность кустарников переходить в квазисенильное состояние и формировать стланиковую форму оценивалось по доле этих особей в *j* и *im* биогруппах, обитающих в условиях ценоотического угнетения.

Расчет суммарного балла фитоценоотической толерантности видов кустарников проводился так же, как и видов деревьев.

Частные признаки толерантности видов кустарников

1. Длительность жизни *im* особей при фитоценоотическом угнетении.

Один из способов переживания популяциями растений неблагоприятных ценоотических условий – формирование «резерва» из *im* особей, которые по долгу не переходят в следующее онтогенетическое состояние и задерживаются на начальных этапах развития, дожидаясь образования «окна». По средней продолжительности жизни *im* особей в обстоятельствах фитоценоотического угнетения (табл. 3.12) виды кустарников выстраиваются в следующий ряд: бересклеты и крушина (по 9 лет), лещина (8 лет), калина и жимолость (по 7 лет), свидина (6 лет) и бузина (4 года). В этом ряду увеличивается скорость оборота особей в *im* биогруппах, и, видимо, сокращаются возможности видов в формировании популяционного буфера.

2. Минимальный среднегодовой прирост биомассы, или минимальная продукция, *im* особей. Значение этого показателя, определенное у особей низкой жизнестойкости, близко к точке компенсации на световой кривой продуктивности организма (Цельникер, 1978). Виды с малой продукцией имеют невысокое темновое дыхание, поэтому положительный баланс пластических веществ может поддерживаться при низкой интенсивности света (Цельникер, 1978; Wallace, 1988) в условиях фитоценоотического стресса. Таким образом, минимальные значения среднегодовых приростов биомассы

Таблица 3.12

Частные признаки фитоценотической толерантности кустарников и их нормированные величины (в скобках)

Признаки	Береклет бородавчатый	Крушина ломкая	Береклет европейский	Калина обыкновенная	Жимолость лесная	Лещина обыкновенная	Свидина кроваво-красная	Бузина красная
Длительность жизни <i>im</i> особей при фитоценотическом угнетении, годы	8,7 (0,89)	9,3 (1,00)	9,0 (0,95)	7,4 (0,66)	7,2 (0,62)	8,0 (0,76)	5,6 (0,33)	3,8 (0,00)
Минимальная продукция <i>im</i> особей, г · год ⁻¹	0,2 (0,48)	0,5 (0,18)	0,5 (0,18)	0,4 (0,23)	0,1 (1,00)	1,3 (0,05)	1,0 (0,07)	3,3 (0,00)
Минимальная УПП <i>im</i> особей, мг · дм ⁻²	217 (0,81)	211 (0,90)	245 (0,47)	204 (1,00)	299 (0,00)	206 (0,97)	221 (0,76)	278 (0,16)
Минимальная интенсивность НА <i>im</i> особей, мг · см ⁻² · год ⁻¹	3,1 (1,00)	3,3 (0,89)	3,1 (1,00)	4,9 (0,36)	5,3 (0,28)	3,1 (1,00)	3,5 (0,80)	7,3 (0,00)
Минимальный прирост по высоте <i>im</i> особей, см · год ⁻¹	2,9 (0,92)	4,1 (0,60)	3,7 (0,68)	3,5 (0,73)	2,7 (1,00)	6,4 (0,32)	5,2 (0,43)	17,9 (0,00)
Доля <i>qs</i> особей в <i>j-im</i> биогруппах, %	63 (1,00)	22 (0,35)	11 (0,17)	4 (0,06)	0 (0,00)	53 (0,84)	8 (0,13)	6 (0,10)
Доля особей стланниковой жизненной формы в <i>j-im</i> биогруппах, %	33 (0,37)	58 (0,64)	76 (0,84)	90 (1,00)	84 (0,93)	0 (0,00)	56 (0,62)	0 (0,00)
Число вариантов жизненных форм	5 (1,00)	5 (1,00)	4 (0,67)	4 (0,67)	4 (0,67)	2 (0,00)	4 (0,67)	2 (0,00)
Суммарный балл фитоценотической толерантности вида (сумма нормированных величин)	6,47	5,56	4,96	4,71	4,50	3,94	3,81	0,26

отражают нижний предел продукционных возможностей вида и характеризуют его способность ограничивать потребности в пластических веществах при фитоценоотическом угнетении.

Среди кустарников выделяются три группы видов, которые отличаются значениями продукции *im* особей низкой жизненности, выросших под пологом леса (см. табл. 3.12). Самые низкие значения этого показателя определены у жимолости, бересклетов, калины и крушины; самые высокие – у бузины. Свидина и лещина отличаются промежуточными значениями минимальной продукции.

3. Минимальная УПЛ *im* особей. Наименьшие значения этого параметра, определенного у особей низкой жизненности под пологом леса, свойственны калине, лещине, крушине, бересклетам и свидине; наибольшие – жимолости и бузине (см. табл. 3.12). Видоспецифичность УПЛ определяет неравномерность размещения кустарников в горизонтальной мозаике сообщества: виды первой группы могут активно приживаться под пологом деревьев и кустарников, а второй – в прогалинах леса.

4. Минимальная интенсивность НА листа *im* особей. Относительно низкие значения нетто-ассимиляции у подростка, выросшего при фитоценоотическом угнетении, свидетельствуют о том, что он в этих условиях может довольствоваться небольшим уровнем накопления органического вещества.

Сопоставление значений минимальной интенсивности НА у *im* особей кустарников выявило, что за период вегетации 1 см² листьев бересклетов и лещины создает меньше нового органического вещества, чем листья крушины, свидины, калины, жимолости и бузины (см. табл. 3.12). Относительно низкие значения интенсивности НА у подростка лещины и бересклетов свидетельствует об их предрасположенности к значительному сокращению энергии жизнедеятельности в условиях сильного конкурентного давления.

5. Минимальный среднегодовой прирост по высоте *im* особей. Среди *im* особей минимальные приросты по высоте в неблагоприятной обстановке характерны для жимолости, бересклетов, калины и крушины; среднее – для свидины и лещины, максимальные – для бузины (см. табл. 3.12). Известно, что для древесных растений с большими приростами, подобными бузине, отмечается значительная интенсивность дыхания (Лир и др., 1974). При таком уровне «расходов» они не способны оказывать длительное сопротивление ценоотическому угнетению.

6. Способность *im* особей переходить в квазисенильное состояние (*qs*). Длительность жизни подростка в неблагоприятных фитоценоотических условиях может быть существенно увеличена с переходом части особей в *qs* состояние (Смирнова и др., 1984).

Формирование *qs* особей отмечено у большинства изучаемых видов кустарников. Однако их участие в популяции видоспецифично (см. табл. 3.12). Так, в крайних условиях угнетения на долю *qs* растений в *j-im* био группах бересклета бородавчатого приходится 63% особей, лещины – 53%, крушины – 22%, бересклета европейского – 11%, свидины – 8%, бузины – 6% и калины – 4%. В изученных популяциях жимолости *qs* особи не обнаружены. Таким образом, образование *qs* растений является непременным условием для самоподдержания популяций бересклета бородавчатого, лещины и крушины. В популяциях бересклета европейского, свидины, калины и бузины

эти особи, появляясь от случая к случаю, играют незначительную роль в жизни популяций.

7. Предрасположенность *j* и *im* особей к формированию стланиковой формы. Стланик – жизненная форма кустарников, у которых период ортотропного роста побегов относительно невелик, поскольку из-за слабого развития механических тканей стебли полегают, а затем укореняются. В лесах умеренного пояса образование стланика является реакцией особей на глубокое затенение, создаваемое верхним пологом деревьев и взрослых кустарников. В этих условиях формирование стланика ограничено *j* и *im* онтогенетическими состояниями (Истомина, Богомолова, 1991). Такая форма роста позволяет: 1) существенно сократить траты пластических веществ на образование механических тканей; 2) поддерживать положительный баланс пластических веществ за счет постоянного отторжения многолетних (дышащих) органов. При улучшении освещенности *j* и *im* парциальные образования стланика могут сформировать жизненную форму, характерную для взрослых особей, и завершить онтогенез. В лесах умеренного пояса стелющиеся особи изучаемых видов кустарников можно уподобить квазисенильным особям, так как они тоже длительное время существуют на низком (сублетальном) уровне жизненности в условиях угнетения. Но вегетативная подвижность и пластичность побеговой системы позволяет стланику не накапливать стареющие и отмирающие структуры, а «уползать» от них, сохраняя все время лишь ювенило- и имматуроподобные побеги. Это явление можно оценить как альтернативу квазисенильности (квазиювенильности).

В лесах Неруссо-Деснянского Полесья предрасположенность к образованию стланика отмечена у шести видов. В крайних условиях затенения в *j-im* биогруппах калины, жимолости и бересклета европейского на долю особей, формирующих стланик, приходится от 80 до 90%, в группировках свидины и крушины – около 60%, а в группировках бересклета бородавчатого – около 30% (см. табл. 3.12). Особи лещины и бузины не способны приобретать стланиковый вид.

8. Число вариантов жизненной формы. Морфологическая поливариантность, или разнообразие жизненных форм, отражает степень фитоценотической пластичности видов и возможности растений в использовании разнообразных местообитаний внутри сообщества (Истомина, Богомолова, 1994). По способности видов иметь тот или иной набор жизненных форм можно выделить следующие группы кустарников.

Первую группу образуют такие виды, как жимолость, бересклеты, крушина и свидина. Они отличаются широким набором жизненных форм (табл. 3.12, 3.13). Эти виды в благоприятной обстановке (большие окна и опушки) существуют в виде аэроксильного вегетативно-неподвижного кустарника или в древовидной форме. Под пологом леса они образуют «рыхлые» формы – эпигеогенно-геоксильный кустарник (жимолость, бересклеты, крушина) или аэроксильный вегетативно подвижный кустарник (крушина, свидина, бересклет бородавчатый), реже встречаются «деревца» вегетативного происхождения. При сильном затенении эти жизненные формы заменяются стлаником. Ко второй группе принадлежит эдификатор кустарникового яруса – лещина, которая во взрослом состоянии как в благоприятных, так и в неблагоприятных условиях не выходит за пределы гипогеогенной жизненной формы. На первых этапах онтоге-

**Варианты жизненных форм лесных кустарников в Неруссо-Деснянском Полесье
(отмечены значком «+»)**

Вид	Древовидная форма (деревце)	Стланник	Кустовидные формы			
			аэроксильные кустарники		геоксильные кустарники	
			вегетативно-неподвижный	вегетативно-подвижный	эпигеогенно-геоксильный	гипогеогенно-геоксильный
Бересклет бородавчатый	+	+	+	+	+	–
Бересклет европейский	+	+	+	–	+	–
Бузина красная	+	–	+	–	–	–
Жимолость лесная	+	+	+	–	+	–
Лещина обыкновенная	+	–	–	–	–	+
Калина обыкновенная	+	+	+	–	+	–
Крушина ломкая	+	+	+	+	+	–
Свидина кроваво-красная	+	+	–	+	+	–

неза особи лещины семенного происхождения, как правило, представлены жизненной формой «деревце». К третьей группе относится бузина, особи которой в разных ценотических условиях формируют ограниченный набор жизненных форм – аэроксильный вегетативно-неподвижный кустарник и деревце.

*Интегральная оценка исследованных видов
по суммарному баллу толерантности*

Расчет суммарного балла фитоценотической толерантности (см. табл. 3.12) позволяет выстроить кустарники в порядке уменьшения значения этого показателя в следующий ряд: бересклет бородавчатый, крушина, бересклет европейский, калина, жимолость, лещина, свидина и бузина.

Среди видов кустарников наименьшая фитоценотическая толерантность характерна для бузины: по суммарному баллу она значительно уступает другим кустарникам. Подрост бузины не способен к существенному сокращению энергии жизнедеятельности в условиях ценотического стресса: под пологом леса его приросты по высоте и показатели продукции остаются на высоком уровне. При такой активности ростовых процессов невозможно длительное существование растений в сомкнутом сообществе.

Остальным видам (бересклетам бородавчатому и европейскому, крушине, калине, жимолости, лещине и свидине) свойственна значительная терпимость к давлению эдификаторов, и по значениям суммарного балла фитоценотической толерантности они проявляют большое сходство (см.

табл. 3.12). Подрост этих видов в условиях угнетения способен существенно сокращать интенсивность процессов, ответственных за рост и продукцию. Фитоценотическая толерантность видов может усиливаться также высокой лабильностью жизненной формы (например, у видов рода бересклет) и способностью подроста переходить в *qs* состояние (бересклет бородавчатый, лещина и крушина). Совокупность этих черт позволяет подросту кустарников длительно существовать и накапливаться под пологом леса в ожидании благоприятных ценологических условий.

3.4.3. Реактивность

Признаки реактивности кустарников

Анализ литературы (Смирнова, Чистякова, 1980; Пианка, 1981; Онпченко и др., 1991; Восточноевропейские..., 1994; Brzeziecki, Kienast, 1994 и др.) позволил выбрать частные (дифференциальные) признаки, которыми можно охарактеризовать реактивность у кустарников:

- 1) среднюю массу 1000 семян g_2 особей, г;
- 2) максимальная длительность покоя семян у вида, годы;
- 3) средний возраст перехода особей из j в im состояние, годы;
- 4) среднегодовой прирост биомассы, или среднегодовую продукцию, v особей, $\text{кг} \cdot \text{год}^{-1}$;
- 5) среднюю долю биомассы листьев от общей биомассы im особей, %;
- 6) среднюю площадь листьев v особи, м^2 ;
- 7) среднюю удельную плотность листьев (УПЛ) v особей, $\text{мг} \cdot \text{дм}^{-2}$;
- 8) среднюю интенсивность нетто-ассимиляции (НА) v особей, $\text{мг} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$;
- 9) максимальную длину годичного прироста по высоте v особей, $\text{см} \cdot \text{год}^{-1}$;
- 10) реакцию im особей на улучшение освещенности;
- 11) минимальный возраст плодоношения особей, годы;
- 12) максимальную семенную продуктивность g_2 особи, тыс. шт.;
- 13) долю урожайных лет в генеративном периоде растения, %;
- 14) дальность разноса семян у вида, м;
- 15) разнообразие способов вегетативного размножения, балл: 0 – вегетативное размножение не выражено, 1 – размножается либо ксилоризомами, либо корневыми отпрысками, 2 – размножается и ксилоризомами, и корневыми отпрысками.

Перечисленные признаки определяли у свободно растущих особей, которые сформировались в крупных прогалинах леса, на полянах и опушках. Методы расчета перечисленных частных признаков и суммарного балла реактивности приведены при описании реактивности у деревьев в разделе 3.3.

Частные признаки реактивности видов кустарников

1. Средняя масса 1000 семян g_2 особи. Исследователи (Бигон и др., 1989) неоднократно отмечали, что размеры семени – один из признаков реактивного поведения. У видов с мелкими семенами обычно больше радиус разноса их диаспор (Левина, 1957) и выше семенная продуктивность особи (Пианка, 1981).

Наиболее мелкие семена формируют бузина и жимолость. У других кустарников масса семян на 1–3 порядка больше (табл. 3.14). Семена бузины прорастают исключительно на субстрате, который полностью лишен растительного покрова: на месте вывалов деревьев и на породах животных. Семена жимолости, крушины, бересклетов, калины и свидины способны прорастать на субстрате, который покрыт мхом и мелкотравьем. Сеянцы лещины могут появляться среди сомкнутого высокотравья.

2. Максимальная длительность покоя семян у вида. В лесных сообществах популяции древесных растений могут активно плодоносить только при образовании «окон», освещенность которых соответствует световому доминированию генеративных особей (Восточноевропейские..., 1994). По мере зарастания окон часть популяции переходит в скрытую фазу и существует в виде жизнеспособных семян. Латентное состояние позволяет семенам ожидать благоприятной ситуации для прорастания. Формирование популяциями запаса жизнеспособных диаспор в почве – одна из черт реактивной стратегии вида (Работнов, 1983). О способности кустарников к созданию семенного банка можно судить по длительности покоя семян.

Покой семян у кустарников бывает двух типов: вынужденный и врожденный. Вынужденный покой характерен для семян, которые готовы к прорастанию, но их рост тормозится неблагоприятными экологическими и ценологическими обстоятельствами. Этот тип покоя отмечен у жимолости и бузины. Их семена могут прорасти в сезон плодоношения (Рябова, 1980). Однако если отсутствуют условия, необходимые для развития проростков, то латентный период жимолости может затянуться на три года (Нестерович и др., 1967), а бузины – на десять лет и более (Thompson et al., 1996). Врожденный покой семян обусловлен внутренними причинами – их созреванием. У кустарников с врожденным покоем семян первые проростки появляются только на следующий год после плодоношения. При этом часть семян крушины может прорасти на второй, третий и даже на четвертый год после плодоношения (Аксенова, 1978), у калины и бересклетов – на второй год (Сапанкевич, 1960), а у свидины и лещины все семена прорастают в ближайшую весну (Заборовский, 1962). Приведенные данные позволяют выстроить кустарники в ряд по уменьшению их способности к формированию семенного банка: бузина, жимолость и крушина, калина и бересклеты, свидина и лещина. Одновременно в этом ряду сокращаются возможности видов к «расселению во времени».

3. Средний возраст перехода особи из *j* в *im* состояние. Прорастание семени еще не обеспечивает захват растением освободившихся мест в сообществе. Первый критический период в жизни кустарников – от момента прорастания семени до выхода из травяного покрова.

Как правило, все кустарники выходят из травяного покрова в *im* онтогенетическом состоянии. На опушках у бузины это происходит обычно на первый–второй год, у калины и свидины – на второй–третий год, у лещины, бересклета европейского, жимолости и крушины – на третий–четвертый год, а у бересклета бородавчатого – на четвертый–пятый год (см. табл. 3.14).

4. Среднегодовой прирост биомассы, или среднегодовая продукция, *v* особей. Для растений при захвате освободившихся мест в сообществе важно стремительное освоение свободных ресурсов и быстрое накопление «стартового капитала» для осуществления репродуктивных функций. Одновре-

Таблица 3.14

Частные признаки реактивности кустарников и их нормированные величины (в скобках)

Признаки	Бузина красная	Калина обыкновенная	Свидина кроваво-красная	Крушина ломкая	Жимолость лесная	Бересклет европейский	Бересклет бородавчатый	Лещина обыкновенная
1. Средняя масса 1000 семян g_2 особей (Минин, 1949), г	2,3 (1,00)	43,0 (0,05)	49,0 (0,04)	27,0 (0,08)	3,0 (0,77)	43,7 (0,05)	22,3 (0,10)	960,0 (0,00)
2. Длительность покоя семян у вида, годы	0-10 (1,00)	1-2 (0,10)	1 (0,00)	1-4 (0,30)	0-4 (0,40)	1-2 (0,10)	1-2 (0,10)	1 (0,00)
3. Средний возраст перехода особей из j в it -стояние, годы	1,9 (1,00)	2,4 (0,66)	2,9 (0,44)	3,8 (0,18)	3,6 (0,23)	3,6 (0,23)	4,9 (0,00)	3,0 (0,40)
4. Среднегодовая продукция v особей, г · год ⁻¹	293 (1,00)	20 (0,06)	56 (0,18)	8 (0,01)	7 (0,01)	25 (0,07)	4 (0,00)	17 (0,05)
5. Средняя доля биомассы листьев от общей биомассы it особей, %	41 (1,00)	21 (0,00)	35 (0,70)	24 (0,16)	21 (0,00)	27 (0,30)	28 (0,35)	28 (0,35)
6. Средняя площадь листьев v особей, м ²	1,84 (1,00)	0,18 (0,06)	0,77 (0,40)	0,13 (0,03)	0,12 (0,03)	0,43 (0,20)	0,07 (0,00)	0,26 (0,11)
7. Средняя удельная плотность листьев v особей, мг · дм ⁻²	874 (1,00)	448 (0,06)	718 (0,65)	565 (0,32)	422 (0,00)	717 (0,65)	645 (0,49)	526 (0,23)
8. Средняя НА v особей, мг · см ⁻² · год ⁻¹	12,9 (1,00)	7,0 (0,44)	5,5 (0,30)	3,5 (0,11)	5,8 (0,33)	3,5 (0,11)	2,3 (0,00)	2,7 (0,04)
9. Максимальная длина прироста побега формирования v особей, см · год ⁻¹	140 (1,00)	60 (0,38)	40 (0,23)	60 (0,38)	10 (0,00)	40 (0,23)	20 (0,08)	30 (0,15)
10. Кратность увеличения продукции it особей при улучшении освещенности	8 (0,50)	14 (1,00)	3 (0,08)	9 (0,58)	3 (0,08)	10 (0,67)	3 (0,08)	2 (0,00)
11. Минимальный возраст плодоношения особей, годы	3 (1,00)	3 (1,00)	5 (0,00)	3 (1,00)	3 (1,00)	4 (0,37)	4 (0,37)	4 (0,38)
12. Максимальная семенная продуктивность g_2 особей, тыс. шт.	1613 (1,00)	192 (0,12)	36 (0,02)	6 (0,00)	10 (0,00)	22 (0,01)	111 (0,06)	8 (0,00)
13. Доля урожайных лет в генеративном периоде кустарника, %	100 (1,00)	30 (0,26)	50 (0,47)	45 (0,42)	35 (0,32)	20 (0,16)	15 (0,11)	5 (0,00)
14. Дальность разноса семян у вида, м	200-800 (1,00)	200-800 (1,00)	200-800 (1,00)	200-800 (1,00)	200-800 (1,00)	200-800 (1,00)	200-800 (1,00)	100-450 (0,00)
15. Разнообразие способов вегетативного размножения, балл	0 (0,00)	1 (0,50)	2 (1,00)	1 (0,50)	1 (0,50)	1 (0,50)	1 (0,50)	1 (0,50)
Суммарный балл реактивности вида (сумма нормированных величин)	13,50	5,69	5,51	5,07	4,67	4,65	3,24	2,21

менно большая скорость увеличения биомассы молодых особей позволяет видам занять лидирующие позиции на первых этапах сукцессии. Показателем темпов освоения свободных ресурсов может служить продукция (среднегодовой прирост биомассы), определенная у молодых растений, выросших в крупных лесных окнах или на полянах.

Судя по продукции v особей максимальные темпы освоения свободных ресурсов характерны для бузины (см. табл. 3.14). Продукция ее молодых растений на 1–2 порядка выше, чем у других видов. Минимальной скоростью усвоения ресурсов отличаются бересклет бородавчатый, жимолость и крушина. Остальные виды характеризуются промежуточными показателями продукции. Значительная продукция молодых особей бузины позволяет им обогнать в развитии другие виды кустарников и занять главенствующее положение на начальных стадиях зарастания лесных прогалин. Одновременно этот кустарник успевает к g_1 состоянию накопить значительную биомассу. Так, пороговое значение вегетативной массы, при которой бузина начинает цвести и плодоносить, составляет 250 г. У большинства кустарников эта величина существенно меньше: например, у крушины – 80 г, у жимолости и бересклета – 60 г, а у свидины – 40 г. Видимо, значительный «стартовый капитал» позволяет бузине регулярно и обильно плодоносить, начиная с первых годов генеративного периода.

5. Средняя доля биомассы листьев от общей биомассы im особи. Среди кустарников наибольшая доля массы листьев от общей массы im растения формируется у бузины (см. табл. 3.14). У нее на воспроизведение фотосинтетического аппарата тратится 41% ассимилятов. За бузиной следуют свидина, бересклеты и лещина, а затем – крушина, калина и жимолость.

6. Средняя площадь листьев v особи. Продукция особи также зависит от площади ее листьев: чем больше размеры ассимилирующей поверхности, тем выше скорость роста биомассы (Мокроносов, 1981) и, соответственно, использования свободных ресурсов.

У v растений бузины площадь листьев составляет 1,84 м² (см. табл. 3.14). Это примерно в 2 раза больше ассимиляционного аппарата свидины, в 4 раза – бересклета европейского, в 7 раз – лещины обыкновенной и в 10–15 раз – калины, жимолости, крушины и бересклета бородавчатого.

7. Средняя УПЛ v особей. Среди v особей кустарников максимальные значения УПЛ характерны для бузины, свидины и бересклета европейского; средние – для бересклета бородавчатого, крушины и лещины; минимальные – для калины и жимолости (см. табл. 3.14). Таким образом, среди видов кустарниковой синузии молодые растения бузины, свидины и бересклета бородавчатого характеризуется наибольшей интенсивностью фотосинтеза единицы площади листа. Это позволяет им быстро осваивать свободные ресурсы, которые периодически появляются в сообществе.

8. Средняя интенсивность НА v особи. Величина продукции особей определяется также напряженностью работы фотосинтезирующих органов. Эту напряженность можно оценить по интенсивности нетто-ассимиляции, НА (Карманова, 1976). Чем больше значения этого показателя, тем выше скорость чистой ассимиляции, рассчитанной на единицу поверхности листьев.

Среди v кустарников максимальными значениями интенсивности НА отличаются особи бузины, средними – калины, жимолости и свидины, минимальными – крушины, лещины и виды бересклетов (см. табл. 3.14).

Анализ продукционных процессов у кустарников показал, что среди молодых растений единственным лидером по скорости освоения свободных ресурсов является бузина. Это связано с особенностями ее роста: в *im* состоянии она сравнительно большую часть ассимилятов направляет на формирование листьев; в *v* состоянии относительно высокая скорость утилизации ресурсов обеспечивается большой площадью листьев и высокой интенсивностью НА. Иначе говоря, для этого вида свойственно одновременное сочетание экстенсивного (расширение рабочей поверхности) и интенсивного способов в использовании света и углекислого газа. Эти особенности позволяют бузине в молодом возрасте быстро накапливать вегетативную массу и развивать мощные приросты по высоте, а затем в генеративном периоде направить основное усилие на производство семян.

9. Максимальная длина годичного прироста по высоте v особей. Этот показатель отражает темпы освоения древесными растениями свободного пространства по вертикальной толще сообщества. Такую особенность кустарников можно оценить по длине побегов формирования. Побег формирования, отличаясь усиленным ростом и крупными размерами, позволяют растениям завоевывать пространство в верхних слоях сообщества.

Среди кустарников в *v* состоянии максимальная длина побегов формирования отмечена у бузины, средняя – у калины, крушины, свидины и бересклета европейского, минимальная – у лещины, бересклета бородавчатого и жимолости (см. табл. 3.14). Образование бузиной побегов формирования значительной протяженности позволяет ей первой поднять листья в верхние ярусы леса, где освещенность больше, а также закрепить позиции на первоначальных стадиях зарастания крупных окон.

10. Реакция *im* подростка на улучшение освещенности. Под пологом леса в популяциях всех древесных растений накапливаются молодые особи низкой жизнеспособности, которые из-за слабой освещенности останавливаются в своем развитии. Этот подрост способен продолжить развитие только при формировании окон в верхнем ярусе. Виды кустарников по-разному реагируют на освобождение ресурсов при образовании прогалин. Эту реакцию можно оценить по кратности увеличения продукции особей при усилении освещенности под пологом леса.

При формировании крупных окон наибольшее увеличение продукции в группе *im* особей характерно для калины. За ней в порядке уменьшения этого показателя следуют бересклет европейский, крушина, бузина, свидина, жимолость, бересклет бородавчатый и лещина. В этом ряду видов сокращается эффективность использования подростом временно освободившихся ресурсов на формирование вегетативной массы.

11. Минимальный возраст плодоношения особей. В лесном сообществе всегда существует определенная вероятность гибели кустарников при смыкании над ними полога из деревьев. В этом случае для растения выгодно раннее семенное размножение, которое повышает шансы оставить потомство.

Среди кустарников наиболее раннее плодоношение отмечается у бузины, жимолости, калины и крушины. Они способны дать первые семена на третьем году жизни. У бересклетов и лещины начало плодоношения отмечено в четыре года, а у свидины – в пять лет.

12. Максимальная семенная продуктивность g_2 особей. Максимальная семенная продуктивность отмечена у бузины: на одном g_2 растении насчиты-

вается 1,6 млн семян. У остальных видов семенная продуктивность на 1–2 порядка ниже (см. табл. 3.14). Высокий уровень семенной продуктивности бузины, видимо, свидетельствует о том, что в сомкнутом растительном покрове подходящие микросайты для приживания ее потомства появляются чрезвычайно редко.

13. Доля урожайных лет в генеративном периоде растения. Анализ литературы (Булыгин, 1964; Гоббе, Скрыбин, 1964; Долгошов, 1964; Дерюга, Напалков, 1972) показывает, что в пределах ареала изучаемых кустарников частая повторяемость урожайных лет характерна для бузины. Она ежегодно значительную часть пластических веществ направляет на формирование репродуктивных органов. У остальных видов на долю урожайных лет отводится меньшее количество времени (см. табл. 3.14). Следовательно, в их жизненном цикле реже случаются акты с эффективным размножением.

14. Дальность разноса семян. Оценить способность вида к расселению позволяет дальность разноса семян. У рассматриваемых кустарников основными агентами распространения семян являются животные. Виды кустарников по преобладающим формам диссеминации делятся на две группы.

1. Эндозоохорные: бузина, жимолость, крушина, виды бересклетов, свидина и калина. Их семена проходят через пищеварительный тракт животного, а затем выбрасываются с погадкой или пометом. Таксономический состав потребителей плодов крайне разнообразен: рептилии, птицы и млекопитающие. Среди этих животных дальше всех семена кустарников разносят зубр и медведь. Так, в пределах суточного хода расстояние между очередными дефекациями этих видов составляет от 200 до 800 метров (Казьмин, Смирнов, 1992; Медведи, 1993).

2. Синзоохорные: лещина. Ее орехи активно растаскиваются животными в гнезда или в «кладовые». При этом часть семян теряется, а некоторые запасы остаются неиспользованными. Основными распространителями семян лещины являются птицы из семейства врановых (сойка, кедровка), млекопитающие из семейств мышиные (желтогорлая и лесная мыши, рыжая полевка) и беличьи (обыкновенная белка). Среди этих животных наибольший радиус разноса семян характерен для врановых: прямые наблюдения показали, что они переносят орехи на 100–450 метров (Левина, 1957; Образцов, 1961; Формозов, 1976). Таким образом, у эндозоохорных кустарников шире площадь «отслеживания» подходящих условий для приживания потомства, чем у синзоохорных.

15. Разнообразие способов вегетативного размножения. У рассматриваемых видов кустарников выражено два способа вегетативного размножения: ксилоризомами и корневыми отпрысками (Истомина, Богомолова, 1991; Восточноевропейские..., 1994). По сочетанию способов вегетативного размножения виды делятся на три группы. К первой группе относится свидина; она способна осваивать новую территорию и ксилоризомами, и корневыми отпрысками. Вторая группа формируется кустарниками, вегетативное размножение которых осуществляется только ксилоризомами: бересклеты, жимолость, калина, крушина и лещина. Третья группа представлена бузиной, у которой вегетативное размножение не выражено.

Интегральная оценка исследованных видов по суммарному баллу реактивности

Расчет суммарного балла реактивности (см. табл. 3.14) позволил выстроить кустарники в порядке ослабления этого интегрального свойства в следующий ряд: бузина, калина, свидина, крушина, жимолость, бересклет европейский, бересклет бородавчатый и лещина.

Наибольшая реактивность характерна для бузины: по суммарному баллу этого свойства она – абсолютный лидер (см. табл. 3.14). Для бузины свойственны мелкие семена с длительным покоем, который может прерваться в любой момент, благоприятный для роста. Молодые растения бузины отличаются максимальными темпами накопления биомассы и прироста по высоте. Это позволяет быстро использовать временно освободившиеся ресурсы для стремительного наращивания вегетативной массы, необходимой для раннего, обильного и регулярного плодоношения. Высокий темп развития особей бузины, проявляющийся в быстром переходе из одного онтогенетического состояния в другое, базируется на способности молодых растений направлять основной поток пластических веществ в ассимилирующие органы, формировать большую поверхность листьев с высоким уровнем фотосинтетической активности. В g_2 состоянии бурный вегетативный рост бузины сменяется значительным репродуктивным усилием, которое позволяет виду производить большое количество потомков, необходимое в поисках подходящих условий для прорастания.

Реактивность остальных видов в несколько раз слабее, чем у бузины. По суммарному баллу реактивности они образуют компактную группу и далеко отстают от бузины (см. табл. 3.14). Все виды этой группы характеризуются минимальными темпами накопления биомассы, небольшими значениями приростов по высоте, слабой семенной продуктивностью и значительными интервалами между урожайными годами. По степени выраженности остальных признаков реактивности эта группа неоднородна: например, у эндохзоохорных кустарников радиус распространения семян значительно превосходит таковой у синзоохорной лещины; у жимолости раннее плодоношение сочетается с мелкими размерами семян, которые способны сразу прорасти при возникновении благоприятных условий; у калины и крушины высокая реакция подростка на образование окон в верхнем ярусе согласуется с ранним плодоношением. Видимо, такое проявление видовой разнообразия реактивности позволяет синузии кустарников использовать любую возможность в освоении свободных ресурсов, которые периодически возникают в сообществе.

3.4.4. Классификация видов кустарников по типам популяционной стратегии

Проведенный анализ биологических черт позволяет распределить лесные кустарники в поведенческом пространстве по градиентам интегральных свойств – конкурентоспособности, фитоценотической толерантности и реактивности (см. рис. 3.2), а также выявить их фитоценотические потенции. Ординация видов показала, что лесные кустарники неоднородны по конкурентоспособности и в порядке убывания этого свойства расположены следу-

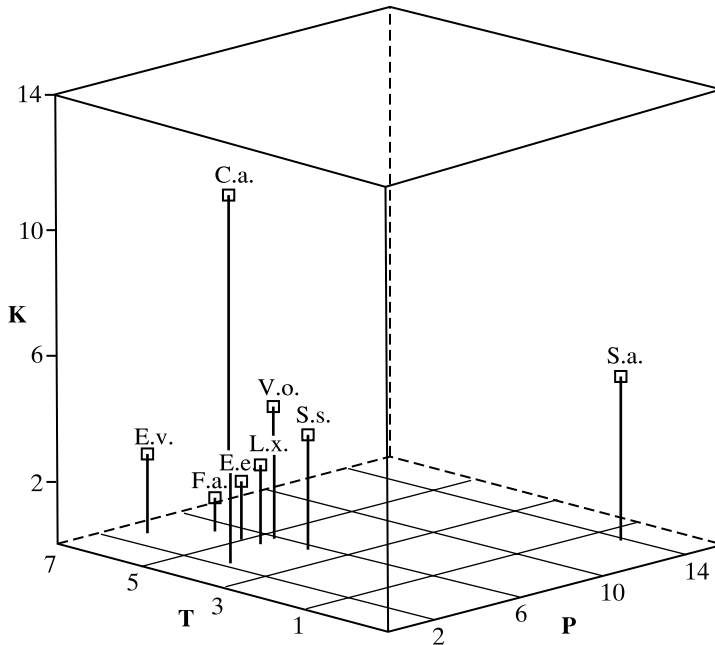


Рис. 3.2. Расположение видов лесных кустарников в поведенческом пространстве
 оси: К – конкурентоспособность, Т – фитоценотическая толерантность, Р – реактивность. На осях отложены суммарные баллы. Виды: С.а. – лещина обыкновенная, Е.в. – бересклет бородавчатый, Е.е. – бересклет европейский, F.a. – крушина ломкая, V.o. – калина обыкновенная, L.x. – жимолость лесная, S.s. – свидина кроваво-красная, S.a. – бузина красная

ющим образом: лещина, бузина, калина, свидина, бересклет бородавчатый, жимолость, бересклет европейский и крушина. Абсолютным лидером по этому интегральному свойству является лещина: по суммарному баллу конкурентоспособности она значительно превосходит другие кустарники. Ряд видов, выстроенный по ослаблению фитоценотической толерантности, выглядит следующим образом: бересклет бородавчатый, крушина, бересклет европейский, калина, жимолость, лещина, свидина и бузина. Среди кустарников наименьшая фитоценотическая толерантность характерна для бузины. Остальным видам свойственна значительная терпимость к давлению эдификаторов, и по суммарному баллу фитоценотической толерантности они образуют относительно компактную группу. Последовательность кустарников, расположенная по уменьшению степени реактивности, выглядит следующим образом: бузина, калина, свидина, крушина, жимолость, бересклет европейский, бересклет бородавчатый и лещина. По этому интегральному свойству безусловное первенство принадлежит бузине. По обобщенному баллу реактивности она существенно превалирует над иными видами кустарниковой синузии (см. рис. 3.2).

Таким образом, у лещины преобладающим интегральным свойством является конкурентоспособность, у бузины – реактивность, а у остальных кустарников – фитоценотическая толерантность. Лещина значительную долю ресурсов направляет на вегетативный рост и на продолжительное поддержание индивидуального существования, а воспроизводство у нее реализуется «мелкими партиями» и растянуто на длительный срок. Вместе с тем ордина-

ция показала, что у этого вида выражены также черты фитоценотической толерантности (см. рис. 3.2). Бузина в большей мере расходует ресурсы на сжатое во времени продуцирование многочисленного потомства при кратковременном индивидуальном существовании. У бересклетов, крушины, калины, жимолости и свидины выработалась способность к экономии ограниченных ресурсов, которые используются, в основном, на поддержание многолетних «дышащих» структур. Это позволяет им длительное время существовать в условиях фитоценотического стресса и ожидать подходящих условий для энергичного вегетативного роста и активной репродукции.

Результатом ординации интегральных свойств у видов кустарниковой синузии является их классификация по типам поведения:

I тип. Конкурентные виды

Подтип – толерантно-конкурентные: лещина обыкновенная.

II тип. Толерантные виды

Подтип – собственно толерантные: бересклет бородавчатый, бересклет европейский, крушина ломкая, калина обыкновенная, жимолость лесная, свидина кроваво-красная.

III тип. Реактивные виды

Подтип – собственно реактивные: бузина красная.

Изучение типов поведения у видов кустарниковой синузии дает возможность выяснить некоторые черты в организации сообществ доагрикультурного облика: устойчивую основу синузии кустарников составляли конкурентные виды, они преобладали по численности и биомассе, вовлекали наибольшую порцию вещества и энергии в сообщество, существенно изменяли ценотическую среду и играли роль эдификаторов; толерантные виды существовали на предельно низком уровне жизнестойкости и использовали ресурсы, которые не удалось освоить конкурентно-мощным растениям; реактивные виды «кочевали» от одного нарушения к другому и «штопали» дырки, периодически возникавшие в сообществе на месте гибели особей в популяциях эдификаторов. Анализ видов с разными типами поведения в синузии кустарников показывает, что в сообществе они выступали как взаимно дополняющие образования, которые наиболее полно используют экологическую емкость местообитания.

3.5. Краткая характеристика популяционной биологии константных видов травяного покрова

В разделе 3.2 описана эколого-ценотическая структура растительности лесного пояса Восточной Европы. Травяной покров этих лесов сложен небольшим числом господствующих групп видов: неморальной, бореальной, нитрофильной (ольшаниковой) и боровой. Каждая из этих групп состоит из собственно лесных и опушечных видов.

В пределах каждой из этих групп есть виды, приуроченные к разным типам микросайтов в квазиклиматических лесах: в первую очередь, к окнам в пологом лесу, к разным элементам ВПК и к подкороновым пространствам. В лесах с хорошо выраженной *gap mosaic* (см. главу 2) в разных микросайтах господствуют виды одной из трех перечисленных выше ЭЦГ или их разные сочетания. Наиболее сложная эколого-ценотическая структура описана в

квазиклимаксовых хвойно-широколиственных лесах (см. главу 6, книга 2), поскольку именно эти леса сохранили наибольшее число признаков смешанных лесов среднего голоцена. Однако и в наименее нарушенных сообществах широколиственных и хвойных лесов в той или иной мере присутствуют виды переносимых эколого-ценотических групп, что свидетельствует об их флорогенетических связях с хвойно-широколиственными лесами среднего голоцена.

В этом разделе приведено краткое описание популяционной биологии некоторых доминантов или константных видов основных эколого-ценотических групп. Рассмотрены отдельно неморальные и бореальные лесные виды, а неморальные, бореальные, нитрофильные опушечные виды объединены в группу высокотравья. Группа боровых видов рассмотрена в целом.

3.5.1. Неморальные лесные виды

Подробное описание популяционной биологии более 50 неморальных лесных видов проведено ранее (Смирнова, 1987). Здесь выбрано несколько модельных видов – доминантов и константных видов этой эколого-ценотической группы и описаны их характерные черты и особенности, определяющие их положение в спонтанно развивающихся квазиклимаксовых лесах и в часто встречающихся вариантах производных лесов.

Эфемероиды

Медвежий лук (*Allium ursinum*) – поликарпическая луковичная трава с ежегодно сменяющимися симподиальными двусными луковичками. Вегетативный одно – малолетник. Геофит. Онтогенез сложный, со сменой вегетативных поколений. Длительность онтогенеза не менее 50 лет (табл. 3.15). Вегетативное размножение медвежьего лука начинается в средневозрастном генеративном состоянии, при этом образуются неглубоко омоложенные дочерние особи. Разрастание клонов менее 1 см/год. Элемент популяции до начала вегетативного размножения – особь (моноцентрическая биоморфа), имеющая в своем составе одну луковичку, после перехода к вегетативному размножению – компактный клон. Особи медвежьего лука в таких клонах способны переходить в состояние вторичного покоя и квазисенильное состояние. Потенциальная продуктивность вегетативных зачатков на одну луковичку достигает 5 (Ernst, 1979), однако, обычно равняется 1. Медвежий лук характеризуется максимальным среди эфемероидов числом семязачатков на элемент популяции. Реальная семенная продуктивность также велика: в сплошных зарослях медвежьего лука число семян может достигать 9–10 тыс. штук на 1 м² (Schmucker, Drude, 1934; Tutin, 1957). Растение относится к группе мирмекохоров, но распространение его муравьями по данным некоторых авторов (Schmucker, Drude, 1934; Ernst, 1979) осуществляется редко.

В возрастных спектрах медвежьего лука обычно выделяются два максимума: первый – основной – на p и j растениях, второй – дополнительный, на v или g_1 растениях. Первый максимум объясняется обильным плодоношением и высокой всхожестью семян, второй – вегетативным размножением. Ассимилирующая поверхность особей и клонов медвежьего лука – максимальная для эфемероидов; в подземной части смыкаются корневые системы, создавая сплошное фитогенное поле популяции. Медвежий лук отличается от

Таблица 3.15

Основные признаки популяционной биологии неморальных лесных видов (эфемероидов)

Виды	Высота ассимилирующей поверхности, см	Тип биоморфы	Длительность онтогенеза, годы	Элемент популяции	Удержание территории элементом, годы
<i>Allium ursinum</i>	25–30	Моноцентрический	> 40–50	Клон	Неопределенно долго
<i>Ficaria verna</i>	10–15		5–8 (10)		5–8 (10)
<i>Corydalis cava</i>	20–25		10–15	Особь	10–15
<i>Corydalis marschalliana</i>	20–25		10–15		10–15
<i>Corydalis solida</i>	10–15		10–15		10–15
<i>Corydalis intermedia</i>	8–12		8–12		8–12
<i>Scilla sibirica</i>	12–16		15–20		15–20
<i>Scilla bifolia</i>	10–15		15–20		15–20
<i>Anemone ranunculoides</i>	10–15	Неявнополицентрический	> 30–40		5–7
<i>Dentaria quinquefolia</i>	15–20		> 30–40		2–3
<i>Dentaria bulbifera</i>	15–25		> 30–40		2–3
<i>Gagea lutea</i>	15–20	Моноцентрический	6–8 (12)	Клон	6–8 (12)
<i>Gagea minima</i>	10–15		6–8		6–8
<i>Tulipa Biebersteiniana</i>	20–25		6–10 (12)	Особь	6–10 (12)

остальных эфемероидов самым длительным периодом вегетации. Рассмотренные особенности популяционной биологии этого вида определяют его роль потенциального доминанта синузии эфемероидов (Смирнова, 1987).

В разновозрастных широколиственных лесах с хорошо выраженной мозаикой окон и ВПК способность медвежьего лука доминировать реализуется в микросайтах с выровненной поверхностью и небольшим затенением (в средних и крупных окнах). В таких лесах он не растет в переувлажненных западинах, на буграх отсыпки, а появляется только на валеже последней стадии разложения. В одновозрастных широколиственных лесах с выровненной поверхностью напочвенного покрова на богатых, хорошо увлажненных и дренированных почвах он ведет себя как абсолютный доминант, вытесняя из своих зарослей другие виды эфемероидов и отчасти широколистная (Ernst, 1979; Смирнова, 1987).

Чистяк весенний (*Ficaria verna*) – олигокарпическая трава с запасующими корнями, нарастает симподиально. Вегетативный малолетник. Биоморфа моноцентрическая (табл. 3.15): до начала вегетативного размножения эле-

Тип партикуляции	Вегетативное разрастание, см/год	Число вегетативных зачатков, элемент/год	Число семезачатков, элемент/год	Масса элемента популяции, г	Плотность популяции, элемент/м ²
Взрослая	0,7	10–15	200–400	2,5–10,0	1500–3000
Ювенильная	0	20–30	150–300	1,0–3,5	1000–2500
Факультативная сенильная	0	4–8 партикул 1–2 раза в течение онтогенеза	130–250	2,0–5,0	100–200
	0		150–250	2,0–4,5	150–200
Сенильная	0		80–150	0,8–1,5	200–400
Факультативная сенильная	0		60–100	0,6–1,1	100–300
Сенильная	0		70–130	1,0–2,0	250–400
Факультативная сенильная	0		80–120	0,8–1,5	150–300
Взрослая	1–3	2–3	60–100	0,6–2,4	60–110
	3–5	4–6	60–80	1,5–2,0	60–100
Ювенильная и взрослая	2–5 (7)	4–5	40–60	0,8–2,0	60–100
Ювенильная	0	10–20	150–240	0,4–1,5	300–500
	0	8–10	120–200	0,2–0,8	300–600
	8–10 (20)	2–6 (10)	200–250	0,8–2,0	120–200

мент популяции – особь, затем компактный клон. Онтогенез простой без смены поколений, длительность его невелика. Вегетативное размножение (начинается в *im* состоянии) играет громадную роль в самоподдержании популяции и бывает двух типов: 1) опадающими пазушными почками, которые формируются в пазухах ассимилирующих листьев на удлиненной части монокарпического побега, 2) с помощью придаточных почек, развивающихся на запасяющих корнях (Горышина, 1969). В обоих случаях дочерние особи оказываются глубоко омоложенными (до *j* состояния). Отсутствие вегетативного разрастания приводит к появлению компактных клонов. В сплошных зарослях иногда встречаются *qs* особи, возникшие из придаточных почек на запасяющих корнях. У них хорошо развиты столоны «убегания», которые достигают 1,5–2,0 см, что в некоторых случаях помогает им «выбраться» за пределы клона и стать родоначальниками новых клонов. Семенное возобновление играет дополнительную роль в самоподдержании популяции.

В большинстве популяций преобладают молодые и взрослые клоны (с $g_1 - v$ особями). Способность к постоянному омоложению заставляет предпо-

ложить, что клоны этого вида способны удерживать территорию неопределенно долго. Значения максимальной плотности, рассчитанной по числу элементов на единицу площади, близки в популяциях чистяка и медвежьего лука; в то же время значения максимальной плотности, рассчитанной по массе элементов на единицу площади, у чистяка на порядок меньше, чем у медвежьего лука.

В разновозрастных широколиственных и хвойно-широколиственных лесах с хорошо выраженной мозаикой окон и ВПК чистяк предпочитает переувлажненные участки, обычно это старые заплывшие западины. В разновозрастных лесах с выровненной поверхностью почвы чистяк доминирует в нижних частях пологих склонов, около ручьев или на днищах весенних водотоков, по которым обычно распространяются их вегетативные зачатки (оппадающие пазушные почки). В черноольшаниках часто он растет в нижних переувлажненных частях оснований стволов ольх (кобл).

Хохлатка плотная (*Corydalis solida*) – олигокарпическая клубневая трава с симподиальным нарастанием и ежегодной сменой клубня. Биоморфа моноцентрическая, элемент популяции – особь. В благоприятных условиях онтогенез сложный со сменой поколений, а в неблагоприятных – простой онтогенез, который заканчивается в фазе первичного побега или главного симподия. Длительность полного онтогенеза 10–15 (20) лет. Особенность онтогенеза – большая длительность прегенеративного состояния и олигокарпичность. Особи вегетативно неподвижны и имеют небольшую вегетативную продуктивность: в течение всего онтогенеза у них образуется от 4 до 16 партикул (табл. 3.15). Партикуляция старческая, происходит крайне редко и не играет значимой роли в жизни популяций. Потенциальная семенная продуктивность – 100 семян на особь в среднем. Фактическая семенная продуктивность тоже велика и составляет 60–80% потенциальной. Семена распространяются муравьями. Эти особенности приводят к относительно равномерному распределению особей на выровненных участках и наличию в ценозе большого числа диффузно размещенной молодежи, «готовой использовать» места, освобождающиеся после отмирания старых особей. Характерный спектр – левосторонний с максимумом на прегенеративных особях. Молодая часть спектра динамична, что определяется погодными условиями лета. Если лето влажное, зародыши в опавших семенах формируются успешно и следующей весной развивается множество проростков; если лето сухое, популяция не пополняется и максимум в спектре «перемещается» на *j* или *im* состояние.

В разновозрастных широколиственных и хвойно-широколиственных лесах с хорошо выраженной мозаикой окон и ВПК хохлатка плотная встречается совместно с медвежьим луком и другими видами эфемероидов в микросайтах с выровненной поверхностью, выполняя в таких условиях роль содоминанта или ассектатора. В разновозрастных лесах, где доминирует медвежий лук, она выполняет ту же роль, а в лесах, где медвежий лук и другие крупные эфемероиды отсутствуют в связи с бедностью и сухостью экотопов или другими экотопическими особенностями, хохлатка плотная может быть доминантом.

Ветреница лютичная (*Anemone ranunculoides*) – короткокорневищная поликарпическая трава с моноциклическими монокарпическими побегами. Корневище нарастает симподиально, ветвится с *im* состояния. Скорость вегетативного разрастания небольшая. Онтогенез сложный, с двумя вариантами циклов воспроизведения: семенами и неглубоко омоложенными особями, возникшими из-за перегнивания старых участков корневища и разобочения

его ветвей. Биоморфа неявнополицентрическая (табл. 3.15), элемент популяции – особь. Биомасса и длительность удержания территории у ветреницы заметно ниже, чем у остальных видов эфемероидов. Вегетативное размножение и разрастание приводит к образованию диффузных клонов. Внутри таких клонов могут поселяться особи других видов и конкурировать за ресурсы. Особи ветрениц медленно «переползают» с одного участка на другой, длительность жизни каждой особи невелика – 4–8 лет, но вследствие многократно повторяющегося в серии поколений неглубокого омоложения дочерних особей, клоны могут существовать в течение десятилетий. Потенциальная продуктивность вегетативных особей невелика: 1–3 ветви корневища в год. Потенциальная семенная продуктивность значительно ниже, чем у хохлатки плотной и медвежьего лука. Реальная семенная продуктивность в разных условиях произрастания изменяется от 7,7 до 24,8 семян на побег (Рысина, 1968). Семенное возобновление осуществляется регулярно, но в небольшом количестве (Старостенкова, 1976), основной способ поддержания популяции – вегетативный. На богатых, хорошо увлажненных почвах при отсутствии конкуренции (например, на зоогенных нарушениях травянистого покрова) основной максимум в возрастном спектре приходится на g_2 растения, а дополнительный – на p или j растения. При наличии конкуренции максимум в возрастном спектре смещается на ss и qs особи.

Как и хохлатка плотная, ветреница предпочитает микросайты с выровненной поверхностью и при наличии конкурентных видов выполняет роль содоминанта или ассектатора. В наиболее бедных и сухих широколиственных и хвойно-широколиственных лесах ветреница (совместно с хохлаткой плотной) может быть доминантом весенней синузии.

Гусиный лук жёлтый (*Gagea lutea*) – многолетняя олигокарпическая луковичная трава. Основные черты – малая биомасса, малая длительность онтогенеза отдельной особи, интенсивное вегетативное размножение, которое рано начинается в онтогенезе, наличие вторичного покоя и способность выходить из него при малейшем нарушении субстрата. Биоморфа моноцентрическая (см. табл. 3.15), а элемент популяции – клон. Вегетативное размножение происходит только в прегенеративном периоде, при этом число дочерних лукович, образующихся в год на одном растении жёлтого лука 10–20. Интенсивное вегетативное размножение в сочетании с полной вегетативной неподвижностью особей приводит к образованию компактных клонов; в составе одного клона может быть до 400–500 покоящихся луковичек. Самые незначительные нарушения субстрата (порои кабанов, мышевидных грызунов и других более мелких животных) приводят к «пробуждению» большого числа дочерних луковичек и массовому появлению диффузно размещенных j растений. Циклов воспроизведения два – семенами и глубоко омоложенными вегетативными зачатками (дочерними луковицами). Потенциальная семенная продуктивность сходна с таковой у хохлатки плотной. Однако семенного возобновления в популяциях гусиного лука практически не происходит. Распространение дочерних луковичек на новые территории осуществляется роющими животными, образование клонов начинается уже на второй год после инвазии. Характерный возрастной спектр левосторонний с максимумом на j - v особях.

Как и все предыдущие виды, гусиный лук желтый в разновозрастных широколиственных и хвойно-широколиственных лесах предпочитает микросайты с выровненной поверхностью, однако, в отличие от всех рассмот-

ренных ранее эфемероидов, он устойчиво возобновляется только на пороях копытных, главным образом кабанов. Обычно он выполняет функцию ассектатора, особенности его пространственного распределения – наличие компактных клонов или равномерное распределение по площади – маркирует отсутствие или наличие нарушений роющими животными.

Тюльпан Биберштейна (*Tulipa biebersteiniana*) – многолетняя, оликарпическая луковичная трава. Биоморфа моноцентрическая. Элемент популяции – особь (см. табл. 3.15). Онтогенез простой, без смены поколений. Длительность жизни элемента популяции составляет в среднем около 10 лет. Размножается семенами и глубоко омоложенными вегетативными зачатками (дочерними луковицами). Потенциальная семенная продуктивность довольно велика, но проростки даже при обильном плодоношении образуются крайне редко. Это единственный из эфемероидов, который не цветет под пологом леса, небольшое число цветущих особей встречается в больших окнах, а массовое цветение – на опушках и полянах. Единственный способ самоподдержания популяций тюльпана под пологом леса – вегетативный. Потенциальная вегетативная продуктивность несколько больше, чем у ветреницы (см. табл. 3.15), скорость разрастания – наибольшая в синузии эфемероидов. Вновь возникающие дочерние и материнская луковицы могут длительно существовать в почве в состоянии покоя и пробуждаться в больших окнах и на вырубках с сильно нарушенным покровом. Характерный возрастной спектр – левосторонний с максимум на *im*, реже *j* особях.

В разновозрастных широколиственных лесах обитает в больших окнах на выровненной поверхности, наибольшего обилия достигает в сообществах опушек и луговых степей. В окнах лесных сообществ обычно выполняет роль ассектатора, на опушках и полянах может доминировать в синузии эфемероидов.

*Длительно вегетирующие виды
(неморальное лесное широкотравье)*

Сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria*) – длиннокорневищная поликарпическая трава с полициклическими монокарпическими побегам. Геофит. Онтогенез сложный, со сменой вегетативных поколений. Элемент популяции – парциальный побег, онтогенез его длится 8–12 (15) лет (табл. 3.16). Взрослое растение сныти – это система парциальных побегов, связанных гипогеегенными корневищами. Биоморфа явнополицентрическая; клоны диффузные. Сныть размножается вегетативно и семенами; она образует зрелые семена только в больших окнах и на опушках; потенциальная и реальная семенная продуктивность весьма велики. Семенное размножение практически не играет роли в самоподдержании популяций под пологом леса и очень редко служит для инвазии в нарушенные местообитания (Смирнова, 1987). Под пологом трав проростки сныти не выдерживают конкуренции за свет. Парциальный побег может продуцировать от 3 до 8 корневищ следующего порядка в год, причем потенциальная продуктивность побегов резко возрастает с улучшением освещенности, влажности почвы и почвенного богатства (Смирнова, 1977). Вегетативное размножение связано с перегниванием дочерних корневищ, происходит неглубоко омоложенными особями и начинается в *v* или *g*₁ состояниях. Устойчивость популяций сныти в неоптимальных условиях объясняется способно-

стью побегов переходить в состояние вторичного покоя и квазисенильное состояние. Причинами могут быть недостаток света, влаги и элементов минерального питания (Карпов, 1969; Смирнова, 1987). Эта способность сохраняться в неоптимальных условиях за счет замедления процессов роста и развития позволяет сныти устойчиво существовать в хвойно-широколиственных лесах, выживая даже под пологом темнохвойных видов. Характерный возрастной спектр неполночленный (отсутствуют p , j , im особи), одновершинный с максимумом на g_2 парциальных побегах. Плотность популяций в чистых зарослях сныти несколько меньше, чем у остальных конкурентных видов (см. ниже).

Осока волосистая (*Carex pilosa*) – длиннокорневищная поликарпическая трава. Гемикриптофит. Онтогенез сложный, со сменой вегетативных поколений. Элемент популяции – парциальный куст, онтогенез его длится 8–12 лет. Взрослая особь представляет собой систему связанных гипогенными корневищами парциальных кустов. Биоморфа явнополицентрическая, тип клона – диффузный. По значениям основных популяционных параметров этот вид чрезвычайно сходен со снытью (см. табл. 3.16). В отличие от сныти, у осоки волосистой нет состояний вторичного покоя и квазисенильного, что связано с отсутствием спящих почек в кустах и на корневищах. Она увеличивает число «отбегов» и молодых парциальных кустов после засушливых лет. Эта особенность позволяет осоке устойчиво существовать в наиболее сухих местообитаниях в пределах широколиственных лесов. Осока волосистая – единственный вечнозеленый вид в группе конкурентных видов (куда, кроме сныти, входят ландыш майский и пролесник многолетний), это позволяет ей увеличить длительность периода вегетации и, вероятно, компенсирует небольшую площадь листьев элемента популяции (Смирнова, 1987).

Ландыш майский (*Convallaria majalis*) – длиннокорневищная поликарпическая трава. Геофит. Элемент популяции – парциальный побег. Биоморфа явнополицентрическая, тип клона – диффузный. Ландыш отличается от остальных длиннокорневищных видов максимальной длительностью онтогенеза парциального побега (до 30 лет) и наименьшей потенциальной продуктивностью вегетативных зачатков, образуемых за год элементом популяции (2–3). Так же, как и сныть, ландыш способен переходить в состояния вторичного покоя и квазисенильное, но длительность пребывания в этих состояниях у ландыша намного больше, чем у сныти.

Пролесник многолетний (*Mercurialis perennis*) – длиннокорневищная поликарпическая трава. Геофит. Элемент популяции – парциальный куст, длительность его онтогенеза 6–10 лет. Биоморфа явнополицентрическая, тип клона – диффузный. В оптимальных экологических условиях создает наиболее плотные, среди конкурентных видов, заросли. Сходство значений популяционных параметров сныти, осоки волосистой, пролесника и ландыша дают возможность выступать им в качестве коллективного доминанта в оптимальных экологических условиях.

В разновозрастных широколиственных и хвойно-широколиственных лесах с хорошо выраженной мозаикой окон и ВПК все конкурентные виды доминируют на выровненных участках под кронами лиственных деревьев. Они избегают валежин, западин и бугров ВПК, а на ровных участках в средних и

Таблица 3.16

**Основные признаки популяционной биологии неморальных лесных видов
(летневегетирующие виды)**

Виды	Высота ассимилирующей поверхности, см	Тип биоморфы	Длительность полного онтогенеза, годы	Элемент популяции	Удержание территории элементом, годы	
<i>Aegopodium podagraria</i>	60–70	Явнополи- центрический	Неопределенно большая	Парциальный побег	8–12 (15)	
<i>Convallaria majalis</i>	20–30				10–20 (30)	
<i>Carex pilosa</i>	30–40			Парциальный куст	8–12	
<i>Mercurialis perennis</i>	25–35				6–10	
<i>Asarum europaeum</i>	8–12	Неявнополи- центрический	40–50	Особь	6–10	
<i>Carex digitata</i>	12–15		30–40		10–12	
<i>Carex rhizina</i>	10–20		40–50		8–10	
<i>Paris quadrifolia</i>	20–30		30–40		6–12	
<i>Polygonatum multiflorum</i>	50–70		30–40		10–15	
<i>Pulmonaria obscura</i>	25–30		30–40		5–8	
<i>Viola mirabilis</i>	20–25		30–40		5–8	
<i>Festuca gigantea</i>	40–60		Моноцентри- ческий		10–15	10–15
<i>Geum urbanum</i>	35–40				10–15	10–15
<i>Melica nutans</i>	25–30	15–20		10–15		
<i>Carex sylvatica</i>	30–35	Моноцентри- ческий	15–20	15–20		
<i>Lathyrus vernus</i>	30–40		15–20	15–20		
<i>Poa nemoralis</i>	30–35		15–20	15–20		
<i>Ranunculus cassubicus</i>	20–30		15–20	15–20		
<i>Scutellaria altissima</i>	30–50		10–15	10–15		
<i>Ajuga genevensis</i>	18–25		Неопределенно большая	3–5		
<i>Ajuga reptans</i>	15–20			Парциальный побег	2–3	
<i>Galeobdolon luteum</i>	15–25	Парциальный куст	3–5			
<i>Milium effusum</i>	40–60		3–5			
<i>Viola odorata</i>	20–25	Моноцентри- ческий	Особь	3–5		
<i>Lamium maculatum</i>	20–25			3–6	3–5	

Тип партикуляции	Вегетативное разрастание, см/год	Число вегетативных зачатков, элемент/год	Число семязачатков, элемент/год	Масса элемента популяции, г	Плотность популяции, элемент/м ²
Взрослая	25–30	3–8	2000–3500	3,5–6,0	40–65
	30–40	2–3	50–70	1,5–2,5	125–175
	25–30	2–5	50–100	2,0–4,0	65–85
	20–30	4–6	20–50	2,0–4,0	50–70
	2,0–3,0	1–2	50–100	2,0–4,0	15–35
	0,8–1,5	0,5–1,0	100–150	2,0–4,5	12–30
	2,0–2,5	0,5–1,0	30–50	3,0–5,0	10–20
	4,0–5,0	0,5–1,0	20–40	2,0–3,0	15–32
	2,0–3,0	1–2	100–200	5,0–10,0	8–20
2,5–3,5	1–3	50–100	3,0–6,0	10–18	
Ювенильная	1,5–2,5	1–2	100–250	3,0–5,0	10–20
Взрослая факультативная	0	0	250–400	5,0–10,0	5–15
			250–300	3,0–6,0	8–20
			50–100	2,0–5,0	10–25
Взрослая факультативная или сенильная	0	0	300–400	4,0–5,0	10–20
			50–200	2,0–5,0	5–20
			1000–2000	3,0–7,5	10–30
			50–150	3,0–5,0	5–15
			100–200	3,5–5,0	5–15
Ювенильная	20–40	5–20	200–300	3,5–4,0	5–10
Взрослая	30–50	3–7	100–250	3,0–3,5	6–12
Взрослая	60–120	10–20	50–100	1,0–2,0	15–25
	10–20	3–5	150–300	2,0–3,5	7–20
Ювенильная	30–40	10–15	50–150	2,0–3,5	7–15
Факультативная сенильная	0	0	100–200	2,5–3,5	7–13

Таблица 3.16 (окончание)

Виды	Высота ассимилирующей поверхности, см	Тип биоморфы	Длительность полного онтогенеза, годы	Элемент популяции	Удержание территории элементом, годы
<i>Galium odoratum</i>	20–25	Явнополи- центрический	Неопределенно- большая	Парциальный побег	1–2
<i>Glechoma hirsuta</i>	30–35				
<i>Stachys sylvatica</i>	45–60				
<i>Stellaria holostea</i>	20–25				
<i>Alliaria petiolata</i>	40–100	Моноцентри- ческий	1	Особь	1
<i>Geranium robertianum</i>	15–30				
<i>Torilis japonica</i>	30–60				

крупных окнах существуют как содоминанты или ассектаторы второго подъяруса в травяном покрове.

Среди рассмотренных видов наибольшие диапазоны по температуре, влажности, кислотности, богатству почв и пр. имеют сныть и ландыш. Это определяет их более широкое, по сравнению с остальными конкурентными видами, распространение в пределах лесного пояса: от средней тайги до байрачных лесов степи. Однако способность образовывать максимальную (среди конкурентных видов) биомассу и листовую поверхность и большая интенсивность вегетативного размножения приводят к тому, что сныть в мезотрофных условиях вытесняет ландыш. В мегатрофных условиях конкурентно наиболее сильным видом оказывается пролесник, которой создает под пологом лиственных видов деревьев наиболее плотные заросли. На бедных и сухих почвах в широколиственных лесах преимущества имеет осока волосистая вследствие ее некоторой ксероморфности (Смирнова, 1987).

Копытень европейский (*Asarum europaeum*) – многолетняя короткокорневищная поликарпическая трава с моноциклическими монокарпическими побегами. Гемикриптофит. Многолетние побеговые части взрослых особей представлены короткими, слабо ветвящимися эпигеогенными корневищами, неспециализированными в отношении разрастания. Биоморфа неявнополицентрическая, элемент популяции – особь. Длительность удержания территории – до 10 лет; биомасса элемента популяции близка к таковой у конкурентных видов (см. табл. 3.16). Поддержание популяции осуществляется как семенным, так и вегетативным путем. Потенциальная и фактическая семенная продуктивность несколько выше, чем у ландыша, пролесника и осоки волосистой, что дает возможность быстрее занимать освободившиеся местообитания семенным путем (при наличии агентов распространения – муравьев или мышевидных грызунов), однако семена копытня приживаются только на зоогенных нарушениях травяного покрова. В этих условиях образуются слабо диффузные

Тип партикуляции	Вегетативное разрастание, см/год	Число вегетативных зачатков, элемент/год	Число семязачатков, элемент/год	Масса элемента популяции, г	Плотность популяции, элемент/м ²
Зрелая	80–100	20–40	50–100	0,3–0,4	30–60
	50–120	15–30	50–100	0,6–1,0	12–25
	50–70	10–20	200–350	2,5–3,5	7–10
	50–100	20–40	50–100	0,2–0,4	35–70
Нет	0	0	200–500	1,0–5,5	4–8
			50–100	0,5–1,5	10–20
			100–300	1,0–2,0	6–15

клоны. Особенность ветвления копытня проявляется в том, что боковые ветви направлены не только к периферии клона, но и внутрь него. Это приводит к высокой экологической плотности клонов копытня. Небольшая вегетативная подвижность и слабое ветвление определяют медленное разрастание клонов и длительное существование на занятой территории. Характерный возрастной спектр популяций копытня вне конкуренции с другими видами – двухвершинный: основной максимум на g_2 , дополнительный на $p-it$; а в сомкнутом травяном покрове с господством конкурентных видов спектр одновершинный с максимумом на g_3-ss .

В широколиственных и хвойно-широколиственных лесах с окнами и ВПК копытень обитает в микросайтах под кронами лиственных деревьев, избегая вывальных бугров, западин и валежа, а на ровных участках в средних и крупных окнах – в третьем подъярусе травяного покрова, играя роль ассектатора. В одновозрастных широколиственных и хвойно-широколиственных лесах с выровненным напочвенным покровом и доминированием конкурентных неморальных видов копытень также выступает ассектатором, а при наличии зоогенных нарушений он может доминировать. В ранне-сукцессионных сообществах, сформированных после сплошных нарушений (распашки, пожаров), и при наличии животных-распространителей семян копытень может быть доминантом.

Медуница неясная (*Pulmonaria obscura*) – многолетняя короткокорневищная поликарпическая трава с дициклическими монокарпическими побегами. Гемикриптофит. Корневище укороченное. Биоморфа неявнополицентрическая, элемент популяции – особь. Длительность удержания территории 5–8 лет. Биоморфа, вегетативная подвижность, биомасса, семенная продуктивность тип и структура клона сходны с таковыми у копытня (см. табл. 3.16). Отличительными чертами медуницы являются большая, чем у копытня высота побегов и их биомасса и меньшая длительность занятия территории элементом популяции. Кроме того, особенности ветвления медуницы приводит к формированию более рыхлых клонов, чем у копытня.

В широколиственных и хвойно-широколиственных лесах с окнами и ВПК и в разновозрастных широколиственных и хвойно-широколиственных лесах с выровненным напочвенным покровом и доминированием конкурентных неморальных видов медуница занимает те же местообитания и играет ту же ценотическую роль, что и копытень. Различия в экологии: большая теневыносливость копытня и большая ксероморфность медуницы определяют приуроченность копытня к более влажным и затененным местообитаниям в широколиственных и хвойно-широколиственных лесах и приуроченность медуницы к более светлым и сухим местообитаниям. Как и копытень, медуница может доминировать в сообществах с недавними крупными зоогенными нарушениями напочвенного покрова (после массовых пороев кабанов).

Сочевичник весенний (*Lathyrus vernus*) – короткокорневищное поликарпическое растение с моноциклическими монокарпическими побегами. Геофит. Нарастание эпигеогенного корневища происходит симподиально и не сопровождается вегетативным разрастанием: прирост составляет менее 1 см/год. Биоморфа моноцентрическая, элемент популяции – особь, длительность онтогенеза 15–20 лет. Потенциальная семенная продуктивность близка к таковой у копытня и медуницы, семена распространяются, главным образом, мышевидными грызунами на расстояние нескольких десятков и сотен метров. Поддержание популяции происходит почти исключительно семенным путем, прорастание семян и развитие молодых особей возможно лишь на нарушенных местах, где отсутствуют плотные заросли конкурентных видов. Характерный спектр популяций – одновершинный с основным максимумом на g_2 или g_3 растениях, и дополнительным – на p и j . В условиях пониженной конкуренции g_2 особь партикулирует и образуются компактные клоны, имеющие диаметр наземной части до 0,5 м. Такие клоны длительно удерживают занятую территорию.

Копытень, медуница и сочевичник весенний занимают одни и те же микросайты в широколиственных и хвойно-широколиственных лесах. Большая, чем у копытня и медуницы, эвритопность сочевичника весеннего определяет его распространение от среднетаежных лесов до байрачных лесов степи.

Зеленчук жёлтый (*Galeobdolon luteum*) – поликарпическая трава с наземноползучими полициклическими поликарпическими побегами. Хамефит. Биоморфа явнополицентрическая. Элемент популяции – парциальный куст, который существует 3–5 лет (табл. 3.16). Биомасса несколько меньше, чем у видов, описанных ранее. Ветвление происходит за счет боковых почек в основании побегов текущего года. Эти же почки способны реализовываться в побеги разрастания – наземные столоны (плети), которые могут достигать длины 100 и более сантиметров. Зеленчук отличается наиболее длительными среди неморальных трав процессами роста и побегообразования, которые в средней полосе продолжают еще в сентябре. Вегетативное размножение, связанное с зимним перегниванием плетей, осуществляется неглубоко омоложенными зачатками. Тип клона диффузный. Самоподдержание популяции происходит, в основном, вегетативным путем, семенное возобновление эпизодическое, проростки приживаются на зоогенных нарушениях. Новые парциальные побеги могут возникать практически из каждой боковой почки плети, таким образом, потенциальная продуктивность вегетативных зачатков очень велика

(см. табл. 3.16). Эти особенности определяют характерный возрастной спектр: в нем полностью отсутствуют *p*, *j*, *im* растения, а максимум приходится на *v* и *g*₂ растения. Большая вегетативная подвижность и высокая продуктивность вегетативных зачатков, а также способность образовывать новые ортотропные побеги и плети в течение всего вегетационного периода позволяют зеленчуку моментально осваивать обнаженные субстраты. В широколиственных и хвойно-широколиственных лесах с окнами и ВПК зеленчук вместе с будрой (*Glechoma hirsuta*) может доминировать на вновь возникших буграх ВПК, на зоогенных нарушениях (однодвулетних пороях кабанов), одновременно, он в ранге ассектатора может расти на ровных местах в окнах, занимая третий подъярус травостоя. В связи с большой теневыносливостью зеленчук может быть содоминантом в производных разновозрастных сомкнутых лесах без окон. Всплески численности популяций этого вида отмечены в годы массового размножения мышевидных грызунов; они вызваны незначительными, но повсеместными нарушениями субстрата.

Подмаренник душистый (*Galium odoratum*) – поликарпическая, столонообразующая трава с моноциклическими монокарпическими побегами. Геофит. Элемент популяции – парциальный побег, длительность удержания территории 1–2 года. Биомасса элемента популяции очень мала, вегетативная подвижность близка к таковой у зеленчука, а продуктивность вегетативных зачатков самая высокая среди рассматриваемых видов (см. табл. 3.16). Практически полный биологический аналог этого вида – звездчатка ланцетолистная (*Stellaria holostea*). Оба эти вида в большинстве типов сообществ ведут себя как ассектаторы; на выровненных участках в окнах они растут в третьем подъярусе. В разновозрастных широколиственных лесах эти виды, как и зеленчук, разрастаются в годы массового размножения мышевидных грызунов. Подмаренник душистый, в связи с большей теневыносливостью, может быть содоминантом в теневых широколиственных, в том числе в буковых лесах. Звездчатка ланцетолистная, в связи с большей ксероморфностью, способна быстро осваивать свежие бугры ВПК с пересыхающим субстратом. Она доминирует на ранних этапах постпаствальных сукцессий в молодых мелколиственных лесах на сухих и бедных субстратах, сформировавшихся на внутрилесных пастбищах. Способность этого вида быстро увеличивать обилие определяется не только интенсивным ветвлением столонов (как и у подмаренника душистого), но и формированием новых ортотропных побегов практически из каждой почки прошлогоднего ортотропного побега.

3.5.2. Бореальные лесные виды

Черника (*Vaccinium myrtillus*) – длиннокорневищный поликарпический, симподиально нарастающий, листопадный кустарничек с одревесневающими корневищами – ксилоризомами, расположенными в поверхностных слоях почвы и подстилки, корневая система поверхностного типа (Баландина, Вахрамеева, 1980; Ritchi, 1956). Облигатный микотроф. Хамефит. Биоморфа явнополицентрическая. Элемент популяции – парциальный куст, живущий до 15–30 лет (Серебряков, Чернышева, 1955). Биомасса элемента популяции максимальная среди изученных бореальных лесных видов. В сплош-

Основные признаки популяционной биологии бореальных лесных видов

Виды	Высота ассимилирующей поверхности, см	Тип биоморфы	Длительность полного онтогенеза, годы	Элемент популяции	Удержание территории элементом, годы
<i>Trientalis europaea</i>	5–15	Явнополи- центрическая	Неопределенно долгая	Парциальный побег	1–2
<i>Circaea alpina</i>	6–15				1
<i>Maianthemum bifolium</i>	14–20				9
<i>Oxalis acetosella</i>	5–12	Ацентрическая	7–12	Особь	7–12
<i>Vaccinium myrtillus</i>	20–45	Явнополи- центрическая	Неопределенно долгая	Парциальный куст	15–30
<i>Luzula pilosa</i>	30–50	Неявнополи- центрическая	10–30	Особь, парциальный побег	10–30
<i>Solidago virgaurea</i>	40–60		10–30		10–30
<i>Pyrola rotundifolia</i>	5–15	Ацентрическая	Неопределенно долгая	Парциальный побег	5–10
<i>Orthilia secunda</i>	5–10				5–10
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	15–30		Более 100	Вайя	1
<i>Phegopteris connectilis</i>	20–30		Более 80		

ных зарослях черники самоподдержание популяций осуществляется вегетативным путем (Злобин, 1961). Потенциальная вегетативная продуктивность небольшая (табл. 3.17), но из-за большой длительности жизни парциальных кустов в заросли всегда есть кусты, которые продуцируют новые гипогенные корневища. Потенциальная или реальная семенная продуктивность черники очень велика, но семена прорастают редко, а проростки нуждаются в достаточном увлажнении и затенении, появляясь в микроместообитаниях с нарушенным моховым покровом (кострища, старые лесные дороги, порои), а также на гниющей древесине (колодах ветровалов и старых пнях) (Авдошенко, 1949).

В квазиклиматических хвойно-широколиственных и хвойных лесах с окнами и ВПК черника чаще всего встречается на валеже средних стадий разложения, а также в подкroновом пространстве хвойных деревьев. В разновозрастных производных хвойных лесах, сформировавшихся после пожаров или распахек, с выровненным напочвенным покровом и бедными подзолистыми почвами, на средних стадиях сукцессии, черника выступает абсолютным доминантом.

Майник двулистный (*Maianthemum bifolium*) длиннокорневищная поликарпическая трава с полициклическими поликарпическими побегами. Геофит. Биоморфа явнополицентрическая, клоны диффузные. Взрослое расте-

Тип партикуляции	Вегетативное разрастание, см/год	Число вегетативных зачатков, элемент/год	Число семя-зачатков, элемент/год	Масса элемента популяции, г	Плотность популяции элемент/м ²
Ювенильная	4–50	2–10	1–17	0,08–0,56	8–50
	1–30	5–21	5–10	0,05–0,2	400–2000
Взрослая	10–40	2–9	13–120	0,06–0,17	90–500
	5–40	2–9	2–10	0,08–0,25	20–200
	5–20	1–2	40–800	2,55–9,52	30–100
	0,5–1,5	1–3	30–100	0,62–2,91	5–30
	1–6	4–20	1000–2000	2,1–5,63	10–30
	5–40	1–2	1000–20000	1,16–2,12	20–80
	5–50	1–4	400–10000	0,24–9,75	5–20
	2–5	1–2	Множество спор	0,4–0,7	10–40
	3–7	1–2		0,8–1,1	15–50

ние представляет собой систему парциальных побегов, соединенных длинными плагиотропными корневищами. Первое плагиотропное корневище формируется на 3–4 год после прорастания семени, а первое цветение происходит на пятый год (Вахрамеева, Малева, 1990). Парциальные побеги зацветают на второй–шестой год жизни, максимальный возраст парциального побега 9 лет, максимальное число цветений 4. После цветения побег нарастает симподиально, продолжая формировать укороченную вертикальную часть корневища. Здесь в пазухах зеленых и чешуевидных листьев закладываются почки. Если побег в этом году не цветет, то эти почки (до 3 на побег) остаются спящими. Как правило, один парциальный побег формирует одно (иногда два) удлиненное корневище следующего порядка. Потенциально корневище может ветвиться в каждом узле, но это происходит в очень редких случаях. В таежных лесах заповедника «Басеги» найдены системы парциальных побегов, пребывающие в состоянии вторичного покоя (Агафонова А.А., устное сообщение).

Майник двулистный размножается как вегетативным, так и семенным путем. Семенная продуктивность очень сильно варьирует (см. табл. 3.17). Семена майника распространяются дроздами и рябчиками, которые охотно поедают его ягоды (Левина, 1957), при этом 80–88% семян сохраняют всхожесть (Зажурило, 1931). Характерные возрастные спектры одновер-

шинные с максимумом на виргинильных или генеративных парциальных побегах.

В квазиклимаксовых хвойных и хвойно-широколиственных лесах с хорошо выраженными окнами и ВПК майник выступает как содоминант (вместе с другими видами бореального мелкотравья) в микросайтах на валежинах средних стадий разложения или в подкрановом пространстве темнохвойных видов (ели, пихты). В производных хвойных, реже лиственных, лесах с выровненным напочвенным покровом он может быть содоминантом или ассектатором. Вероятно, в этих лесах экологические особенности напочвенного покрова сходны с таковыми валежин средних стадий разложения.

Кислица обыкновенная (*Oxalis acetosella*) – столоновидно-короткочорневищная поликарпическая трава с поликарпическими полициклическими побегами. Гемикриптофит. Побеги плагиотропные, ветвящиеся с первого года жизни, нарастают моноподиально и несут листья двух формаций: чешуевидные и срединные фотосинтезирующие. На побеге чередуются столоновидные участки с длинными междоузлиями и розеточные с короткими междоузлиями. Прегенеративный период очень короткий: растение зацветает на второй (реже первый) год жизни. Вегетативное размножение начинается с четвертого года жизни. Партикулы продолжают ветвиться, усиленно цветут и плодоносят. В это время цветки образуются в пазухах почти всех листьев – как срединных, так и чешуевидных. С возрастом порядка ветвления побегов большая часть их междоузлий становится удлиненной, партикуляция усиливается, и в результате возникают старые генеративные и сенильные растения. Длительность полного онтогенеза 7–12 лет (Черненкоова, Шорина, 1990). Кислица размножается как семенами (Верещагина, 1965), так и вегетативно. Плоды имеют мясистый придаток и распространяются муравьями. Кроме того, особое строение семенной кожуры способствует разлетанию семян при вскрывании коробочки на расстояние до 1,5 м (Черненкоова, Шорина, 1990). Для Финляндии максимальное число семян на 1 м² – 5184, а всходов – 800 (Perttula, 1941). Вегетативное разрастание осуществляется посредством столоновидных побегов, длина которых достигает 20–40 см. Число спящих почек у кислицы невелико, образуются они преимущественно на молодых растениях. Кислица быстро заселяет новые для нее участки сообщества. За 2–3 года она способна сформировать сплошной ковер в местах, прежде свободных от нее (Черненкоова, Шорина, 1990). Из-за быстрых темпов развития онтогенетический спектр изменяется по сезонам: в мае–июне абсолютный максимум в спектре приходится на p и j , к началу осени – на g_2 и g_3 , а также s растения (Шорина, 1982).

В квазиклимаксовых хвойных и хвойно-широколиственных лесах с хорошо выраженными окнами и ВПК кислица, как и майник, доминирует на валежинах средних стадий разложения или в подкрановом пространстве темнохвойных видов (ели, пихты). В производных хвойных, реже лиственных, лесах, особенно сформировавшихся на пашнях, кислица на начальных стадиях сукцессий под сомкнутым древесным ярусом может быть абсолютным доминантом. Вероятно, в этих лесах экологические особенности напочвенного покрова сходны с таковыми валежин средних стадий разложения.

Голокучник обыкновенный, или голокучник Линнея (*Gymnocarpium dryopteris*) – длиннокорневищная безрозеточная летнезеленая трава, геофит. Корневища до 4–6 м длиной, тонкие (0,2–0,3 см в диаметре), горизонтальные, поверхностные, залегают на глубине 3–4 см (обычно на границе лесной подстилки и почвы). Ежегодно корневище вырастает в длину на 2–5 см (до 8 см) и формирует по 2–3 улитки (заточные вайи). Они располагаются поодиночке на расстоянии 0,5–1,0 см друг от друга. Часть улиток (обычно 1–2) развертываются в зеленые вайи через 2–3 года после своего заложения.

Голокучник относится к вегетативно подвижным ацентрическим биоморфам (Шорина, 1981), у которых отсутствуют ярко выраженные и длительно существующие центры фитоценотической активности. Элемент популяции – отдельная вайя.

Ветвятся корневища вильчато. Ветви появляются вблизи верхушек корневищ обычно независимо от заложения вай с интервалом в 1–4 года. Размеры ветвей чаще одинаковые, а угол их расхождения 30–60° (редко до 120°). Длина участков корневищ между последующими «вилками» в среднем 7–8 см. Спороносящая средневозрастная особь *G. dryopteris* представлена системой корневищ, разветвленных до 6–8 порядков, имеющих суммарную длину 4–6 м и максимальный условный возраст (т.е. возраст сохранившейся части) 8–10 лет. У таких особей *G. dryopteris* по 7–8 зеленых вай, 30–40 улиток и 35–45 живых апексов корневищ. Подобные экземпляры занимают площадь 2–4 м², а их фотосинтезирующие вайи находятся на расстоянии 10–40 см друг от друга. Голокучник часто растет в виде пятен-латок диаметром 8–12 м, четко изолированных друг от друга. Эти пятна возникают в результате вегетативного разрастания и вегетативного размножения и, по-видимому, во многих случаях представляют собой клоны. Если считать, что ежегодный прирост корневищ в длину 5 см, то продолжительность жизни таких зарослей-клонов достигает 80–120 лет.

Куртины-латки голокучника разрастаются центробежно по принципу ведьминых колец и имеют зональную структуру. По периферии располагается узкая зона шириной не более 1,0–1,5 м, где вайи голокучника относительно разрежены, стерильны или слабо спороносятся. Затем следует наибольшая по площади зона, занимающая до 80% всей латки, где плотность вай и спороношение максимальны. Наконец, в центре латки находятся участки, где вайи снова редуют, уменьшаются в размерах и прекращают спороношение. Периферическую зону, в которой сосредоточены растущие верхушки корневищ, активно осваивающие еще не занятые латкой площади, называют зоной освоения; участки латок с максимальной плотностью крупных спороносящих вай – зоной насыщения, центральные их части, в которых мало живых вай и улиток и много отмерших полуразложившихся корневищ – зоной дряхления (Шорина, 1991).

Голокучник размножается, главным образом, вегетативно в результате перегнивания старых участков корневищ. Размножение спорами происходит эпизодически, заростки появляются на гниющей древесине (валеже, поваленных стволах, пнях), реже – на оголенной почве (на вырубках, пожарищах и в других местах экзогенного нарушения лесных сообществ).

В квазиклиматических хвойных и хвойно-широколиственных лесах с хорошо выраженными окнами и ВПК голокучник (как и два предыдущих ви-

да) встречается на валежинах средних стадий разложения или в подкороновом пространстве темнохвойных видов (ели, пихты). В таких условиях он выступает как содоминант или ассектатор. В производных темнохвойных лесах, под пологом взрослых или старых деревьев темнохвойных видов он может быть содоминантом и очень редко – доминантом.

Фегоптерис, или букovníк связывающий (*Phegopteris connectilis*) – длиннокорневищная безрозеточная летнезеленая трава, геофит. Как и у голокучника, корневища тонкие (0,1–0,2 см в диаметре) горизонтальные, поверхностные (глубина 2–4 см), ежегодные приросты корневищ в длину достигают 6–8 см. Вайи длиной 30–40 см располагаются на корневищах по одной. Биоморфа ацентрическая. Элемент популяции – отдельная вайя. Средневозрастные спорофиты *Phegopteris* обладают обширными системами корневищ, суммарная длина которых достигает 6–7 м, а предельный порядок ветвления 5–6. Такие экземпляры занимают площадь в несколько квадратных метров, число живых зеленых вай колеблется от 10 до 16, максимальный условный возраст 8–10 лет.

Важные различия голокучника и букovníка касаются характера ветвления. Ветви корневища букovníка, как правило, расходятся под углом 120°. Ветвление повторяется через 1–2 года (реже 3). Участки корневищ между следующими друг за другом «вилками» достигают длины 9–11 см и обычно несут по 5–8 «пеньков» (до 14) от опавших и неразвернувшихся вай. Относительная регулярность ветвления, постоянство глубины залегания и углов расхождения ветвей приводят к тому, что система корневищ фегоптериса образует характерную плоскую сеть из более или менее правильных шестигранных ячеек. В природе букovníк энергично разрастается и формирует заросли-латки, где размножается вегетативно путем партикуляции корневищ. Размножение спорами и появление заростков отмечено преимущественно на обнаженной почве корневых вывалов, где отсутствует конкуренция с другими растениями и, прежде всего, со мхами. В Подмосковье спорофиты, появляющиеся из заростков, достигают *im* состояния уже на первом году жизни и имеют короткие лежащие ветвящиеся корневища. Судя по быстрым темпам начальных этапов онтогенеза, уже 3–4-летние спорофиты способны к спороношению. Площадь латок-куртин фегоптериса от 1 до 18–20 м². Разрастаются латки, как и у голокучника, центробежно и обладают зональной структурой. В зоне насыщения, где плотность вай максимальна, более 50% этих вай формируют сорусы. Латки-куртины букovníка, растущие в одном сообществе, представляют разные этапы развития популяционных локусов вида. Можно выделить молодые инвазионные латки (представлены одним молодым клоном), сформировавшиеся средневозрастные (состоят из одного или нескольких средневозрастных клонов) и стареющие (в латке несколько стареющих клонов). Все это свидетельствует о волнообразном характере самоподдержания ценопопуляций букovníка. Возраст латок насчитывает 100 лет и более, что сопоставимо с длительностью онтогенеза деревьев.

Приуроченность к микросайтам практически не изучена. Вероятно, характер размещения в сообществах близок к предыдущему виду.

Седмичник европейский (*Trientalis europaea*) – столоно-клубнеобразующая поликарпическая трава с моноциклическими монокарпическими побегами. Вегетативный одно-малолетник. Геофит. Биоморфа явнополицентриче-

ская, элемент популяции – парциальный побег (вегетативный или генеративный). Весной из пазушных почек на утолщенной подземной части материнского побега формируются подземные столоны, на концах которых осенью образуются клубни, а затем и новые парциальные побеги. Столоны ветвятся редко. В пазухах чешуевидных листьев у основания материнского побега обычно находится 6–10 зачатков столонов, но развивается всего 3–4. За год парциальный побег может сформировать до 4–8 клубней (10). Длина и число столонов сильно зависят от условий обитания. Так, средняя длина столона на территории Национального парка «Марий Чодра» 2,2 см, а среднее их число на элемент популяции 0,8, в то время, как в заповеднике «Басеги» на Южном Урале эти параметры составляют 19,2 см и 2,8, соответственно. К началу вегетационного периода столоны и материнский побег полностью отмирают.

Растение, возникшее из семени, зацветает на второй–третий год жизни. Размножается как семенами, так и вегетативным путем. Цветение нередко бывает достаточно интенсивным: до 300 генеративных побегов на 100 м² (Грызлова, Вахрамеева, 1990), однако завязывание плодов происходит не всегда, и основным способом поддержания ценопопуляции является вегетативный. Характерный спектр – неполночленный с максимумом на *v* или *g* парциальных побегов.

Седмичник, как майник и кислица, приурочен к микросайтам валежин в квазиклиматических лесах, в производных лесах он может успешно расти как на валеже, так и на почве, если нет сильно затеняющих высоких трав или мощного мохового покрова.

Двулепестник альпийский (*Circaea alpina*) – столоно-клубнеобразующая поликарпическая трава с моноциклическими монокарпическими побегами. Вегетативный однолетник. Геофит. Жизненная форма и биоморфа такие же, как у седмичника. Элемент популяции – парциальный побег. Биомасса – наименьшая для видов бореального мелкотравья. Основной способ поддержания популяции – вегетативный. Различия с седмичником касаются ветвления столона и числа клубней, образываемых парциальным побегом. В пазухе каждого из супротивно расположенных чешуевидных листьев столона двулепестника закладывается почка. В большинстве случаев эти почки развиваются в столоны следующего порядка, на конце которых также закладывается клубень. Столон ветвится до третьего порядка. Максимальное число клубней 20 (против 10 у седмичника). В благоприятных микросайтах – разлагающихся замшевших валежин, микропонижениях, затянутых мхом, – двулепестник способен гораздо быстрее захватывать территорию и формировать заросль, чем седмичник. Однако этот вид очень требователен к влажности воздуха и поэтому почти не встречается в производных хвойных лесах, где отсутствие *gap mosaic* принципиально меняет режим увлажнения.

3.5.3. Боровые лесные и опушечные виды

Орляк обыкновенный (*Pteridium aquilinum*) – многолетняя длиннокорневищная летнезеленая трава, геофит. Корневища дифференцированы на горизонтальные, длинные, безлистные и вертикальные (или косовосходящие) короткие, несущие вайи. Верхушка длинного корневища ежегодно образует одну боковую ветвь, развивающуюся в короткое корневище. Эти короткие боковые корневища располагаются на длинном корневище попере-

Основные признаки популяционной биологии боровых лесных и опушечных видов

Виды	Высота ассимилирующей поверхности, см	Тип биоморфы	Длительность полного онтогенеза, годы	Элемент популяции	Удержание территории элементом, годы
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	12–25	Явнополицентрическая	Неопределенно долгая	Парциальный куст	10–15
<i>Pteridium aquilinum</i>	30–180	Ацентрическая	650 и более	Вайя	1–2
<i>Chelidonium majus</i>	20–60	Моноцентрическая	20–25	Особь	1–2
<i>Calluna vulgaris</i>	30–50	Неявнополицентрическая	10–30	Особь, партикула	20–30

менно то вправо, то влево. Участок длинного корневища между двумя боковыми ответвлениями соответствует годовому приросту. В среднем он составляет 5–30 см (Европейская Россия), 15–70 см (Средняя Сибирь), 30–90 см (до 112 см) в Англии (Watt, 1940, 1976; Ершова, 1977; Шорина, 1981). Условный возраст особей в условиях России составляет 55–65 лет (Ершова, 1977; Шорина, 1981), в Англии – 72 года (Watt, 1940). Рост боковых коротких корневищ ограничен, их максимальный возраст не превышает 12–17 лет (Шорина, 1981). Морфогенез вай происходит медленно – лишь на третий год после своего заложения улитка вайи появляется на поверхности почвы. Биоморфа ацентрическая. Элемент популяции – вайя, характеризующаяся самыми большими среди видов этой группы размерами и биомассой. Молодые фазы онтогенеза особи непродолжительны. В лабораторных условиях шестимесячные спорофиты имели до 22 вай, корневища длиной до 140 см и образовывали куртины диаметром 35–65 см. На втором году жизни у таких растений было отмечено спороношение (Conway, 1949, 1957). Поддержание популяций происходит как посредством спор, так и вегетативно. Продукция спор достаточно велика, разносятся они воздушными потоками на расстояние до 1,6 км (Page, 1976). С помощью спор орляк легко осваивает первичные, не занятые растительностью субстраты, а также пожарища, вырубки. В сомкнутых фитоценозах, в том числе и в группировках самого орляка, споры не прорастают, хотя здесь поверхность почвы может быть золотисто-коричневой от множества осыпавшихся спор. Здесь орляк размножается исключительно вегетативным путем. Он отличается большой вегетативной подвижностью: средняя скорость разрастания зарослей – 10–20 см · год⁻¹ в условиях Средней России (Шорина, 1981) и от 40 до 50 см · год⁻¹ в Западной Европе (Watt, 1976). В северной части ареала, где спороношение происходит нерегулярно, вегетативное размножение становится основным способом самоподдержания популяций орляка (Oinonen, 1967, 1968; Ершова, 1977). Клоны орляка могут занимать площади в десятки квадратных километров и достигать возраста 650 лет и более (Oinonen, 1967, 1968). В зарослях орляка стирается грань между организменным и популяционным уровнями существования вида. Популяции орляка поддерживают себя путем неопределенно долгого существования немногих особей

Тип партикуляции	Вегетативное разрастание, см/год	Число вегетативных зачатков, элемент/год	Число семязачтков, элемент/год	Масса элемента популяции, г	Плотность популяции, элемент/м ²
Взрослая	9–40	1–4	60–600	1,7–7,6	20–150
	5–100	1	3×10 ⁸ спор	5,0–30,0	3–10
Нет	0	0	200–2000	4,9–24,7	5–30
Взрослая факультативная	2–5, факультативно	1–2, факультативно	2600–90000	3,3–14,1	5–20

часто одного клона, обладающих способностью к гипертрофированному вегетативному разрастанию.

В современных лесах орляк присутствует или доминирует на ранних, реже средних стадиях сукцессий, обычно на легких субстратах (пески, супеси). В квазиклиматических широколиственных и темнохвойных лесах он отсутствует, поэтому выявить его приуроченность к микроместообитаниям в первичных лесах очень сложно. Вероятно, это были участки обнаженного субстрата с легкими почвами, формировавшиеся в результате как вывалов, так и деятельности животных.

Брусника (*Vaccinium vitis-idaea*) – длиннокорневищный поликарпический вечнозеленый кустарничек с полициклическими, поликарпическими побегами. Облигатный микотроф. Хаефит. Биоморфа явнополицентрическая. Корневище гипогеегенное, расположено в поверхностных слоях почвы на глубине 2–10 см, корневая система состоит из тонких придаточных корней (Баландина, Вахрамеева, 1978). Парциальные побеги формируются как из почек регулярного роста, так и из спящих почек на приростах корневища прошлых лет. Массовое пробуждение почек происходит после низовых пожаров (Корчагин, 1954). Элемент популяции – парциальный куст, живущий до 10–15 лет (Серебряков, Чернышева, 1955). Суммарная длина гипогеегенных корневищ одной системы парциальных кустов может достигать сотни метров, а число парциальных кустов – нескольких сотен. По типу биоморфы брусника наиболее сходна с черникой; сравнение значений основных параметров показывает, что брусника отличается от черники меньшей длительностью жизни и меньшими размерами парциальных кустов, но несколько большей вегетативной продуктивностью. Как и черника, брусника имеет высокую потенциальную и реальную семенную продуктивность (Юдина, Белогова, Колупаева, 1986) (табл. 3.18), но семена ее приживаются в хорошо освещенных местах на обнаженном субстрате. Так массовое семенное возобновление брусники было отмечено в окрестностях Костомукшского заповедника на свежей вырубке с полностью уничтоженным напочвенным покровом (В.Н. Коротков, устное сообщение). Характерный спектр – моноцентрический, максимум приходится на средневозрастные генеративные парциальные кусты.

В квазиклиматических хвойных лесах с хорошо выраженными окнами и ВПК брусника обитает на комлевой части валежин начальных этапов разложения и у оснований стволов хвойных видов деревьев, в освещенной области. В производных лесах брусника доминирует на начальных стадиях пирогенных сукцессий и затем вытесняется конкурентно более мощным видом – черникой. Периодические палы (через 10–15 лет), которые осуществлялись для поддержания высокой продуктивности этого вида («брусничные промыслы») определяли широкое распространение сосняков брусничников на территории Европейской России и Западной Сибири (Корчагин, 1954).

Вереск обыкновенный (*Calluna vulgaris*) – вечнозеленый, симподиально нарастающий, аэроксильный или эпигеогенно геоксильный (с лежащими и укореняющимися ветвями) кустарничек. В первом случае биоморфа моноцентрическая, во втором – неявнополицентрическая (Ротов, 1960; Полянская, Жукова, 2002), в последнем случае размеры особи могут достигать одного и более метров в диаметре. Растение, возникшее из семени до конца жизни обычно существует как единая особь, стержневая корневая система сохраняется до конца жизни, изредка связь между полегшей ветвью и материнским растением нарушается (Серебряков, 1962). Длительность полного онтогенеза 10–30 лет.

Семенная продуктивность особей вереска очень велика и достигает десятков – сотен тысяч семян (Ротов, 1960; Злобин, Храмченко, 1964). Семена хорошо прорастают на обнаженном песчаном субстрате, который появляется на сплошных рубках с нарушениями почвенного покрова или на пожарищах.

В климатических лесных ландшафтах вереск был связан с начальными этапами зарастания песчаных субстратов (от севера до юга лесного пояса), лишенных растительного покрова в результате выпаса диких копытных или природных пожаров. Вереск осваивал эти субстраты вместе с сосной и другими видами боровой группы. В квазиклиматических теневых лесах он не находит подходящих микросайтов. В производных хвойных лесах на песчаных субстратах доминирует на начальных этапах пирогенных сукцессий.

3.5.4. Неморальные, бореальные и нитрофильные опушечные виды (высокотравье)

Общая характеристика группы

В восточноевропейских лесах в эту группу входят крупные мезофитные, мезогигрофитные и мезоксерофитные относительно светолюбивые травы, которые в лесах с хорошо выраженной мозаикой окон и ВПК господствуют по покрытию и биомассе, создавая верхний ярус травяного покрова. Они встречаются в микросайтах разных типов (на выровненных участках, в западинах и на буграх), но объединенных общим признаком – отсутствием древесного полога или его низкой (0,3–0,1) сомкнутостью. В таких лесах они образуют мощный лиственный опад и способствуют муллевому гумусообразованию. Эти же виды, видимо, выступали как доминанты или содоминанты в экотонах, на границах между лесными и травяными сообществами в доагрикультурных лесных ландшафтах, где ключевыми видами были крупные фи-

тофаги (зубры, туры, тарпаны). В современных ландшафтах они занимают редко встречающиеся экотонные сообщества между созданными человеком лесными лугами и окружающими их участками лесов.

Основные особенности популяционной биологии исследованы у немногих опушечных видов из ненормальной (*Campanula latifolia*, *Scrophularia nodosa*), бореальной (*Rubus idaeus*, *Cacalia hastata*, *Senecio nemorensis*, *Cicerbita uralensis*, *Dryopteris expansa*, *Paeonia anomala*, *Chamaenerion angustifolium*, *Crepis sibirica*, *Delphinium elatum*) и нитрофильных (*Urtica dioica*, *Filipendula ulmaria*, *Aconitum septentrionale*, *Cirsium oleraceum*, *Cirsium heterophyllum*, *Veratrum lobelianum*, *Athyrium filix-femina*, *Matteuccia struthiopteris*) эколого-ценотических групп.

По отношению к свету и влажности почвы и воздуха эти виды расположились следующим образом:

- небольшие окна и умеренное увлажнение: *Cacalia hastata*, *Senecio nemorensis*, *Cicerbita uralensis*, *Crepis sibirica*, *Paeonia anomalia*, *Dryopteris expansa*;

- небольшие окна и сильное увлажнение: *Aconitum septentrionale*, *Athyrium filix femina*, *Delphinium elatum*, *Veratrum lobelianum*, *Matteuccia struthiopteris*;

- большие окна и возможное обогащение почвы органикой: *Urtica dioica*, *Rubus idaeus*, *Chamerion angustifolium*;

- большие окна и переувлажнение (проточная вода): *Filipendula ulmaria*, *Cirsium oleracium*, *Cirsium heterophyllum*.

Наиболее четко приуроченность разных видов высокотравья к разным экологическим условиям проявляется в лесах с хорошо выраженной *gap mosaic*; наблюдения в таких лесах позволяют выделить экологически адекватные местообитания в физиономически и флористически различных сообществах. В лесах, где структура микросайтов сильно преобразована рубками или другими воздействиями, возможно сохранение каких-либо представителей из группы высокотравья в местообитаниях, которые, видимо, представляют экологические аналоги природных микросайтов. Например, при описании зарастания западин ВПК в еловых и елово-пихтово-буковых лесах Карпат (Скворцова и др., 1983) на ранних этапах микросукцессии описана группировка *Athyrium filix-femina* + *Senecio nemorensis*. Ее образуют виды, обычные для приручьевых парцелл и растительности окон, но не встречающиеся под пологом леса.

Виды, растущие в небольших окнах с умеренным увлажнением

Недоспелка копьевидная (*Cacalia hastata*) – гипогегенно-короткокорневищная поликарпическая трава с моноциклическими монокарпическими побегами, нарастает симподиально. Геофит. Вегетативной одно-малолетник. Биоморфа явнополицентрическая. Элемент популяции – парциальный побег. Полицентричность начинает проявляться к концу вегетационного периода, когда из пазушных почек корневища материнского растения вырастают укороченные и утолщенные плагиотропные побеги (1–3), весной из верхушечных почек этих корневищ формируются надземные побеги. К этому времени материнское корневище разрушается и дочерние парциальные побеги становятся самостоятельными.

**Основные признаки популяционной биологии нитрофильных
и бореальных опушечных видов**

Виды	Высота ассимилирующей поверхности, см	Тип биоморфы	Длительность полного онтогенеза, годы	Элемент популяции	Удержание территории элементом, годы
<i>Scrophularia nodosa</i>	74–117	Неявнополицентрическая	Более 20	Особь, парциальный побег	Более 20
<i>Aconitum septentrionale</i>	56,0–126,0		Более 30		Особь
<i>Athyrium filix femina</i>	95,0–142,0		Моноцентрическая	Более 70	
<i>Matteuccia struthiopteris</i>	100,0–120,0	Явнополицентрическая	Неопределенно долгая	Парциальный побег	40–50
<i>Rubus idaeus</i>	56,0–166,0			Парциальный куст	До 12* ¹
<i>Veratrum lobelianum</i>	104,0–141,0	Моноцентрическая	60–100	Парциальный побег	4–8* ²
<i>Cicerbita uralensis</i>	75,0–170,0	Явнополицентрическая	Неопределенно долгая		Не более 6
<i>Filipendula ulmaria</i>	200,0–230,0	Неявнополицентрическая	25		2–3
<i>Urtica dioica</i>	60,0–70,0* ³	Явнополицентрическая	Неопределенно долгая		1–2 (3)
<i>Cacalia hastata</i>	177,0–233,0				1
<i>Senecio nemorensis</i>	148,0–198,0				1
<i>Chamerion angustifolium</i>	92,0–154,0				10–27* ⁴

Примечание. Литературные данные: ^{1*}Давлетшина, Уланова, 1996; ^{2*}Бахматова, 1974; ^{3*}Смирнова, 1987; ^{4*}Забелкин, Уланова, 1996.

В благоприятных условиях растения, развившиеся из семян, зацветают в на четвертый–шестой год. Среди исследованных видов высокотравья недоспелка, вместе с борцом высоким, имеет наибольшие размеры и биомассу элементов популяций; семенная продуктивность недоспелки не максимальная, а вегетативная подвижность небольшая (табл. 3.19). Особенности жизненной формы и вегетативной подвижности недоспелки определяют формирование компактных клонов площадью 0,4–0,8 м². Молодые растения семенного происхождения встречаются редко и преимущественно на зоогенных нарушениях почвы.

Тип партикуляции	Вегетативное разрастание, см/год	Число вегетативных зачатков, элемент/год	Число семязачатков, элемент/год	Масса элемента популяции, г	Плотность популяции, элемент/м ²
Взрослая или сенильная	2,3–4,5	8–24	Нет данных	Нет данных	15–20
Взрослая	Не превышает 2–5	До 4	Нет данных	21,1–81,0	5–10
Сенильная	0	Нет данных	1 млрд спор	Нет данных	3–5
Взрослая	50,0–100,0	2–3	Размножается только вегетативно	Нет данных	1–3
	5,5–93,5	До 263 придаточных почек на 1 м корня	520–1230* ¹	23,5–50,5	13–35
	Вегетативно подвижна только в год цветения: до 1,5 см/год	До 5	Нет данных	52,9–131,6	8–50
	9,0–105,0	1–6	Нет данных	12,8–24,6	Нет данных
	1,8–4,5	5–11	1080–121520* ¹	38,4–69,5	60–80 (122)
	50,0–150,0* ³	15–40* ³	1000–2000	4,0–7,0* ³	20–40
Ювенильная	3,0–11,5	1–3	Нет данных	21,1–76,6	40–70 (150)
	3,2–7,0	5–27	Нет данных	17,8–38,0	50–80 (160)
Взрослая	20–150	Несколько десятков–сотни придаточных почек на корнях	112135–1784974* ⁴	3,47–22,48	30–50

Характерный онтогенетический спектр с основным максимумом на виргинильных или генеративных парциальных образованиях и с дополнительным максимумом на проростках, ювенильных или имматурных особях.

В квазиклиматических хвойно-широколиственных и хвойных лесах недоселка выступает как содоминант в окнах средних размеров на выровненной поверхности, здесь она достигает максимальных размеров и плодоносит, а под кронами хвойных и лиственных деревьев развивает только небольшие вегетативные побеги. В производных теневых лесах (широколиственных и темнохвойных) она практически полностью отсутствует, а встречается в ан-

тропогенно созданных экотонах между лесом и луговыми полянами. В производных мелколиственных лесах (березняках и осинниках) на богатых свежих почвах недоселка занимает наиболее светлые местообитания.

Крестовник дубравный (*Senecio nemorensis*) имеет ту же жизненную форму и биоморфу, что и *Cacalia hastata*. Это короткокорневищное поликарпическое растение, вегетативный одно-малолетник. Размеры парциальных побегов немного меньше, чем у недоселки (см. табл. 3.19), а число вегетативных диаспор (корневищ), образуемых парциальным побегом, больше, в среднем составляет 14,3 против 2,1, причем каждое такое корневище ветвится (до 4 боковых почек). Запас питательных веществ в корневище меньше, чем у недоселки. Высота вегетативных побегов и число корневищ – самые яркие отличия этих двух видов. Обладая сходной с недоселкой вегетативной подвижностью, семенной продуктивностью и приживаемостью проростков, крестовник образует компактные клоны сходных размеров. По приуроченности к микросайтам в квазиклиматических и производных лесах крестовник принципиально не отличается от недоселки.

Цицербита уральская (*Cicerbita uralensis*) – длиннокорневищный вид, входит в группу видов, тяготеющих к небольшим окнам. Гемикриптофит. Взрослое генеративное растение представляет собой систему парциальных побегов. Биоморфа явнополицентрическая.

Из почки возобновления на корневище предыдущего порядка возникает удлиненное гипогоегенное плагиотропное корневище. Длина таких корневищ может быть от 9 до 105 см, а их число на элемент популяции от 1 до 6 (обычно 2–3). Через некоторое время рост молодого корневища меняется на ортотропный и образуется укороченная часть со сближенными узлами. На следующий сезон верхушечная почка образует розеточный побег. Парциальный побег зацветает на 3–5 год (7). После цветения побег отмирает. Как правило, корневища не ветвятся. Среди видов высокотравья цицербита выделяется самой небольшой биомассой. Кроме того, в исследованных хвойно-широколиственных и хвойных лесах не найдено ни одной особи семенного происхождения, что говорит об эпизодичности семенного размножения. По особенностям биоморфы цицербита очень похожа на сныть. Различия в длине гипогоегенных корневищ: небольшой диапазон варьирования значений этого признака у сныти определяет относительно равномерное размещение парциальных побегов и создание плотных зарослей этого вида, в то время как очень большой диапазон значений этого признака у цицербиты приводит к формированию разреженных зарослей.

Виды, растущие в больших окнах с сильным увлажнением

Борец, кочедыжник женский и чемерица – виды второй группы, для них характерны большая длительность жизни особи, явно- или неявнополицентрическая биоморфа. Три вида из них – короткокорневищные поликарпики (кочедыжник – многократнеспороносящий) с большой длительностью полного онтогенеза. Причем во всех случаях вегетативное размножение не играет ведущей роли в поддержании популяции.

Борец высокий (*Aconitum septentrionale*) – многолетняя поликарпическая короткокорневищная трава с моно-полициклическими монокарпическими побегами. Гемикриптофит. Элемент популяции – особь. Длительность онтогенеза можно оценить в 30–40 лет. Почки возобновления закладываются в

пазухах почечных чешуй, начиная с первого года жизни особи. Как правило, в прегенеративном периоде эти почки остаются спящими, хотя иногда встречаются прегенеративные особи с ветвящимся корневищем. На корневище g_1 особи можно насчитать до 22 таких спящих почек. Борец зацветает не ранее, чем через 10 лет. После первого цветения верхушечная почка отмирает, и далее корневища нарастают симподиально.

Уже на третьем–четвертом году жизни начинаются некрозы корневища (Серебрякова, Польшцева, 1974). В результате к середине–концу генеративного периода особь борца состоит из нескольких парциальных побегов, имеющих общие участки корневища и часть общих придаточных корней. Максимальное число парциальных побегов у одной особи 18, диаметр проекции ее ассимилирующей поверхности 2 м. Борец высокий имеет наибольшую среди исследованных видов семенную продуктивность (см. табл. 3.19) и наиболее успешно размножается семенами. Большая длительность удержания территории элементом популяции, большая биомасса, высокая семенная продуктивность, наряду с высокой успешностью семенного возобновления, большая ассимилирующая поверхность листьев, наличие большого числа спящих почек позволяют объяснить самую высокую встречаемость борца среди видов высокотравья и почти постоянное его присутствие в квазиклиматических сообществах большей части лесного пояса. В разных частях лесного пояса борец занимает разные микросайты в квазиклиматических лесах. Так, в широколиственных лесах он растет в переувлажненных микросайтах старых западин ВПК, в хвойно-широколиственных и хвойных лесах он может занимать и ровные участки. В производных лесах борец часто доминирует на выровненной поверхности под пологом осины, в разреженных широколиственных и хвойных лесах в нижних частях склонов.

Кочедыжник женский (*Athyrium filix femina*) – короткокорневищная вертикально розеточная трава, хамефит. Взрослые спорофиты имеют многократновильчатое ветвящееся корневище длиной до 20–40 см. Оно образует плотную кочку диаметром 30–50 см, выступающую на 10–20 см над поверхностью почвы. Число ветвей в кочке варьирует от 2–3 до 10–15 (даже до 40, по данным И.И. Науялиса, В.Ф. Филина, 1983). Каждая ветвь-глава завершается розеткой из 3–7 вай и верхушечной почкой. Общее число вай на одном экземпляре может достигать 30–60, а число почек 10–15. Емкость верхушечной почки достигает 20–30 улиток и зачатков вай, т.е. 3–4 их годовых набора.

Биоморфа моноцентрическая. Размножается спорами, к вегетативному размножению не способен, хотя у старых спорофитов возможна неспециализированная партикуляция с отделением отдельных ветвей-партикул, совокупность которых образует компактный клон. В условиях сильного вытаптывания в местах с высокой рекреационной нагрузкой партикуляция может начаться и у сравнительно молодых растений, однако отделяющиеся партикулы не омоложены.

Общая длительность онтогенеза спорофитов в условиях Средней России более 70 лет (Науялис, Филин, 1983). Некоторые спорофиты способны сформировать сорусы уже в возрасте 11 лет (Науялис, Филин, 1983), хотя регулярное и полноценное спороношение начинается позже – с 17–20-летнего возраста. Споры сохраняют всхожесть в течение 1,5–3,0, что способствует формированию их почвенного банка. Гаметофиты и молодые спорофиты

кочедыжника растут обычно на корневых вывалах, в неглубоких трещинах почвы, на выбросах кротов, около нор мышевидных грызунов, на кострищах, полузаброшенных лесных дорогах, тропинках, кучках песка, реже на пнях и комлях деревьев – там, где отсутствует конкуренция с другими растениями, в особенности со мхами (Науялис, 1979).

Онтогенетические спектры и плотность ценопопуляций спорофитов кочедыжника очень разнообразны и варьируют от лево- и правосторонних до центрированных, могут быть как полночленными, так и неполночленными, их плотность тоже сильно колеблется. Это многообразие форм популяционной организации определяется эколого-фитоценотическими условиями и стадиями сукцессионных смен.

Чемерица Лобеля (*Veratrum lobelianum*) – короткокорневищная поликарпическая трава с монокарпическими ди-полициклическими полурозеточными побегами. Гемикриптофит. Биоморфа моноцентрическая. Элемент популяции до цветения – особь, затем – парциальный побег. В прегенеративном периоде растение нарастает моноподиально, давая каждый год розеточный побег, после первого цветения нарастание меняется на симподиальное, впервые зацветает в 12–15 лет (Бахматова, 1974). Через два года после первого цветения корневище молодого генеративного растения перегнивает и парциальные побеги оказываются самостоятельными. Почки возобновления (не более двух) возникают в пазухах нижних розеточных листьев только на цветущих побегах, вегетирующие парциальные побеги лишены пазушных почек. Это одна из особенностей развития парциальных побегов чемерицы. Парциальные побеги зацветают на второй, чаще четвертый–шестой годы жизни. Длительность полного онтогенеза чемерицы 80 лет (Бахматова, 1974). Среди других видов высокотравья чемерица выделяется самой большой биомассой элемента популяции. В хвойно-широколиственных лесах чемерица формирует заросли площадью до 0,75 м². Плотность такой заросли 16,4 побегов (до 24) на 0,5 м². Семенная продуктивность – одна из самых высоких для исследованных видов. Семена довольно тяжелые, не имеют мясистых придатков и не разносятся далеко от материнской особи.

В квазиклиматических широколиственных лесах чемерица занимает те же микросайты, что и борец высокий. В производных лесах она встречается реже, видимо, в связи с небольшой дальностью распространения семян.

Страусник обыкновенный (*Matteuccia struthiopteris*) – длиннокорневищный вертикально розеточный хамефит с диморфными вайями: фотосинтезирующими стерильными дважды перистыми и однажды перистыми спорносами. Хорошо развитые спорносящие растения страусника обладают мощным, длиной до 30–40 см и толщиной 8–12 см коротким корневищем, верхушка которого несет крупную терминальную почку и на 10–15 см приподнимается над поверхностью почвы, образуя своеобразную кочку. Условный возраст такого корневища может быть 40–50 лет. Емкость верхушечной почки достигает 24–30 зачатков и улиток вай. Почка плотно закрыта основаниями недоразвившихся вай и содержит будущие приросты корневища на два года вперед. Детерминация вайи (определение того, будет это спорносящая или фотосинтезирующая вайя) происходит на втором году жизни, т.е. на заключительных этапах морфогенеза, и сильно зависит от действия внешних факторов – весенних заморозков, механических повреждений, иссушения почвы и т.д.

Вегетативно разрастается страусник за счёт длинных столоновидных гипогеегенных корневищ. Эти корневища растут под землей 2–3 года (редко 4) и достигают длины 1,0–1,5 м (редко до 3 м – Prange, Aderkas, 1985, цит. по М.В. Нехлюдовой и В.В. Филину, 1993). К осени второго–третьего года верхушка корневища меняет направление роста и формирует молодой, подземный розеточный побег страусника. В его основании этой же осенью начинают расти 2–3 новых молодых столона, продолжающих захват жизненного пространства. Когда весной следующего года на розеточном побеге развернутся пластинки первых вай, молодые горизонтальные отбеги уже достигнут длины 30–60 см, а старое столоновидное корневище превратится в коммуникационное. На 12–13-й год своей жизни коммуникационное корневище разрушается и происходит вегетативное размножение страусника. Способность именно молодых розеток формировать отбеги и тем закладывать основу будущего вегетативного размножения гарантирует страуснику максимальное омоложение вегетативного потомства. У взрослых розеток столоновидные корневища развиваются только в условиях пойм: при регулярном отложении наилка их длина достигает 30–80 см.

Биоморфа явнополицентрическая. Элемент популяции – короткокорневищный розеточный спорофит. Тип клона диффузный. В целом популяции страусника представляют собой сеть переплетенных плагиотропных длинных корневищ, в «узлах» которых размещаются вертикальные «стволики». Поддержание популяции происходит исключительно вегетативно. Онтогенетические спектры рамет в ценопопуляциях страусника, как правило, левосторонние (т.е. в них преобладают молодые раметы) и часто неполночленные (т.е. в них отсутствуют сенильные раметы).

Виды, растущие в больших окнах на богатой почве

В третью группу входят вегетативно подвижные виды, которые быстро реагируют на появление больших окон и могут довольно долго удерживать это пространство. Это малина, иван-чай и крапива двудомная.

Малина (*Rubus idaeus*) – многолетнее корнеотпрысковое поликарпическое растение с дициклическими побегами. Взрослое растение представляет собой систему кустов разного возраста, связанных горизонтальными корнями. Одни скелетные корни нарастают, другие, старые – отмирают, в результате чего длительность полного онтогенеза малины установить невозможно (Давлетшина, Уланова, 1996). В благоприятных условиях растение семенного происхождения достигает генеративного состояния за четыре года, причём первые корневые отпрыски появляются уже на втором году жизни (Барыкина, 1964).

Элемент популяции – «парциальный куст» – возникает как корневой отпрыск. Взрослый куст состоит из базальных частей побегов прошлых лет и нескольких побегов первого и второго года. Хорошо развитый куст четырех–семи лет состоит в среднем из четырех–десяти одно- и двулетних побегов. Побеги следующего порядка образуются из придаточных почек, которые закладываются на стеблевой подземной части вегетирующего однолетнего побега. Таких почек возникает больше у молодых кустов первого–третьего года хорошей жизнеспособности до 4 штук на один побег. Некоторые из этих почек, не реализуясь в следующем сезоне, остаются спящими. Максимальная длительность жизни элемента популяции 12 лет, причём всё это

время связь с корнем, на котором возник корневой отпрыск, не теряется, хотя куст имеет собственную придаточную корневую систему. Расстояние между двумя соседними кустами, возникшими из почек на одном корне, может варьировать от 1,5 до 93,5 см (в среднем 38,1 см). Изучение малины в культуре показало, что у некоторых сортов число придаточных корневых почек весьма велико и достигает 263 штук на 1 м корня (Гришина, 1952). Однако, в условиях ценоза реализуется лишь небольшая часть. Реальная семенная продуктивность не очень велика (семена вызревают в небольшом количестве и только в условиях хорошего освещения). Однако всхожесть сохраняется десятками лет (Петров, 1989). В естественных условиях всходы малины можно обнаружить на нарушенных участках, где по каким-либо причинам удалена подстилка: на буграх ветровалов, в окнах, на кучах валежа (Давлетшина, Уланова, 1996). Семена малины распространяются птицами, и именно в желудке птиц проходит необходимая скарификация семян. Повышенные участки с большим количеством сучьев привлекательны для лесных птиц в качестве присады.

По всем показателям (см. табл. 3.19) малина занимает промежуточное положение. Для малины характерны средняя биомасса, невысокая семенная продуктивность, большая, но не максимальная, вегетативная подвижность. Самый яркий отличительный признак – огромная потенциальная вегетативная продуктивность, которая реализуется в больших световых окнах. Здесь плотность популяции может достигать 22 кустов (42 элементарных побега) на 1 м².

Общими для видов этой группы – малины, крапивы и иван-чая – являются большая вегетативная подвижность, дальность заноса семян, а также свойства, характеризующие стратегию этих видов как реактивную. Малина и иван-чай вегетативно разрастаются и захватывают территорию посредством корневых отпрысков, крапива разрастается благодаря образованию удлинённых корневищ. Все эти виды образуют колонии и наилучшим образом развиваются в больших окнах. Скорость вегетативной подвижности колонии иван-чая 1 м/год (Забелкин, Уланова, 1996), элемента популяции крапивы – до 1,5 м/год (Смирнова, 1987). Особь малины семенного происхождения способна уже к третьему году жизни образовывать корневые отпрыски на расстоянии до 1,6–1,7 м от материнского куста (Гришина, 1956). Кроме того, реактивность стратегии малины и иван-чая обусловлена дальностью заноса семян (семена малины распространяются птицами, иван-чая – ветром), которая может измеряться километрами, например, более 10 км для иван-чая (Забелкин, Уланова, 1996). У этих трёх видов значительно варьирует время удержания территории элементом популяции: от одного года у побегов иван-чая и одного–двух лет у кустов крапивы, до 12 лет у кустов малины.

Виды, растущие в больших окнах с проточным увлажнением

Таволга вязолистная (*Filipendula ulmaria*). В отличие от рассмотренных ранее видов высокотравья, высокие, хорошо развитые заросли таволги образуются вдоль ручьёв и по долинам небольших речек в условиях постоянного и хорошего увлажнения. Здесь побеги таволги достигают высоты 270 см, а их плотность – до 100 штук на 1 м². На водоразделах она встречается значительно реже, лишь по окраинам западин ВПК, в переувлажнённых условиях. Таволга вегетативно малоподвижна – это короткорневищ-

ное растение, гемикриптофит. Корневище нарастает симподиально. У взрослых генеративных особей элемент популяции – парциальный побег. Из почек на базальной части побега предыдущего порядка возникают укороченные корневища, развивающиеся в дальнейшем по схеме «почка–розеточный побег–удлинённый ортотропный генеративный побег». Приросты корневища сохраняются 5–7 лет. В основании цветущего парциального побега может закладываться до 11 почек возобновления. Особи хорошей жизнеспособности образуют до четырех парциальных побегов. Морфологически целостная особь обычно состоит из 8 парциальных побегов (от 2 до 14), физически связанных до среднего генеративного состояния. После перегнивания старых частей корневища, в среднем и старом генеративном состоянии происходит вегетативное размножение, без омоложения особей. Общая длительность онтогенеза особи составляет 25 лет, из них 15 приходится на генеративное состояние (Григорьева, 1996), при этом всхожесть семян очень низкая – 8% при специальной обработке.

Ещё одна особенность *Filipendula ulmaria* – образование придаточных почек на утолщённой части корней. В случае повреждения растения подземными роющими животными из этих почек появляются ювенильные корневые отпрыски, которые располагаются не далее, чем в 15 см от материнской особи. Однако, в современных южно-таёжных лесах роющие животные встречаются редко, и эта особенность не вносит ощутимого вклада в самоподдержание популяции таволги вязолистной.

Захват новых территорий происходит преимущественно семенным путём. В поймах ручьёв и небольших речек таволга обнаруживает исключительные конкурентные свойства: здесь образуются столь плотные и высокие заросли, что другие виды высокотравья, для которых эти местообитания также могли бы быть подходящими, не встречаются. При этом невысокая всхожесть семян при длительности полного онтогенеза в 25 лет оказывается достаточной для устойчивого поддержания потока поколений.

* * *

Краткий анализ популяционной биологии некоторых константных видов травяного покрова восточноевропейских лесов выявил большое разнообразие сочетаний биологических свойств видов, обитающих совместно в одних и тех же сообществах лесного пояса Восточной Европы. Несомненно, это разнообразие будет возрастать по мере роста числа подробно изученных видов.

Такое большое разнообразие способов существования совместно обитающих видов могло сформироваться только в условиях значительной гетерогенности среды их обитания. Современные концепции теоретической экологии (“gap mosaic concept” и “mosaic cycle concept of ecosystems”), изложенные в первой главе, показывают, что внутренне обусловленная гетерогенность климаксовых сообществ есть следствие популяционной жизни ключевых видов.

Детальное описание популяционной биологии большинства видов, обитающих в современных квазиклимаксовых сообществах лесного пояса (см. главы 6–8, книга 2), можно рассматривать как актуальную задачу. Ее решение позволит более полно понять механизмы сосуществования экологически близких видов и реконструировать все разнообразие природных микро-

сайтов, некогда стабильно поддерживавшихся в результате популяционной жизни всего набора ключевых видов лесного пояса. Одновременно, используя те или иные виды как индикаторы среды обитания, можно подойти к выявлению экологических аналогов природных микроместообитаний в антропогенно преобразованных лесах. Отсутствие таких аналогов для многих видов может рассматриваться как одна из основных причин бедности видового состава и моно- или олигодоминантной структуры травяно-кустарничкового яруса в антропогенно преобразованных лесных сообществах.

3.6. Оценка экологической валентности видов основных эколого-ценотических групп

3.6.1. Подходы и методы

В основе методологии выделения экологических шкал лежат возможности фитоиндикации условий среды с использованием сообществ или их компонентов в качестве фитометров, способных более интегрально, чем инструментальные методы, оценивать изменение экологической обстановки. В частности, надежными фитометрами могут служить эколого-ценотические группы.

Выделение эколого-ценотических групп вызвано необходимостью уточнения экологических свойств видов в сочетании с их фитоценотической приуроченностью. Это своеобразная экспертная интегральная оценка приспособленности конкретных видов (популяций) к комплексному воздействию экологических факторов, определяющих специфику экотопа, и биотических факторов, создающих при воздействии на экотоп своеобразный биотоп. Рассматривая биоценозы как совокупность популяций или фрагментов популяций разных видов, мы в настоящее время реально не можем учесть все возникающие взаимодействия со средой обитания на популяционном и организменном уровнях. Поэтому столь существенной оказывается индикаторная роль различных наборов элементов в биосистемах надорганизменного уровня: группы биоморф, феноритмогрупп, экологических и эколого-ценотических групп (ЭЦГ).

В разделе 3.2 представлено разделение видов лесного пояса Восточной Европы на ЭЦГ. В разделе 3.5 описаны особенности биологии некоторых константных видов из разных ЭЦГ: бореальной, неморальной и др. В раздел 3.6 продолжается обсуждение ЭЦГ для того, чтобы решить, насколько экологически сходны виды, обитающие в одном сообществе или в пределах его структурного элемента (микроценозы, микроместообитания).

Цель проведенного анализа – выявление специфики экологического предпочтения отдельных видов и разных эколого-ценотических групп в целом, разработка методики определения экологических валентностей, степени выраженности стено-эврибионтности (толерантности) константных видов лесных и опушечных фитоценозов Восточной Европы.

Задачи исследования:

- уточнение понятий: экологическая позиция, экологическая валентность, стено-эврибионтность и толерантность видов, разработка методов их

количественной оценки с использованием диапазонных шкал Н.Д. Цыганова (1983);

- применение новых количественных методов оценки экологической валентности видов для одной или разных эколого-ценотических групп по отношению к разным экологическим факторам;
- исследование эколого-ценотических групп видов растений лесного пояса Восточной Европы для выявления их сходства или различия по отношению к климатическим и почвенным факторам с помощью диапазонных экологических шкал;
- оценка степени стено-эврибионтности доминирующих видов разных экологоценотических групп.

Для выполнения поставленных задач потребовалась конкретизация ряда общепринятых понятий, таких как экологическая позиция вида, экологическая валентность, стено-эврибионтность, толерантность и других.

Кроме того, для этих характеристик до сих пор не предложены принципы количественной оценки. Вслед за рядом авторов (Гребенщиков, 1965; Реймерс, 1991; Биологический энциклопедический словарь, 1986; Степановских, 2000), мы рассматриваем экологическую валентность вида (ЭВ) как меру приспособленности популяций конкретного вида к изменению одного экологического фактора.

Тогда экологическую позицию вида можно оценивать диапазоном значений конкретного экологического фактора, в пределах которого популяции вида могут существовать. Для градации шкалы каждого фактора используются не его конкретные значения, а ступени (или баллы). Тогда экологическая валентность рассчитывается как отношение числа ступеней конкретной шкалы, занятой данным видом, к общей протяженности шкалы в баллах (ступенях). Таким образом, мы получаем относительное значение ЭВ вида, равное доле диапазона ступеней конкретного вида от всей шкалы, принимаемой за единицу (или 100%).

Термины «стеновалентность» и «эвривалентность» используются в англоязычной литературе. Их можно считать синонимами принятым в отечественной экологии и фитоценологии терминам «стенобионтность» и «эврибионтность», причем и те и другие используются для обозначения отношения вида как к одному, так и к группе факторов (Гребенщиков, 1965).

Мы считаем целесообразным использовать термины «стеновалентность» и «эвривалентность» как характеристику экологической позиции вида по отношению к конкретному фактору.

Популяции видов с низкой ЭВ (стеновалентные виды) могут выносить лишь ограниченные изменения конкретного фактора; популяции видов с высокой ЭВ (эвривалентные виды) способны занимать различные местообитания (экотопы) с чрезвычайно изменчивыми условиями.

Мы предлагаем стеновалентными считать виды, занимающие менее 1/3 шкалы, а эвривалентными – более 2/3 шкалы, остальные виды – мезовалентными.

Итак, для каждого вида может быть составлена короткая запись, характеризующая набор ЭВ по отношению к набору факторов. Заглавными буквами обозначена эври- (Э), мезо- (М) и стеновалентность (С) вида, справа от каждой буквы – коды, обозначающие факторы, а для доминирующей фракции – общее число факторов, по отношению к которым вид отнесен к той

или иной группе. Например, запись «*Vaccinium myrtillus* Э_{KN,LC}С_{Om}.М₇» означает, что черника характеризуется высокой валентностью по отношению к континентальности климата и освещенности, низкой – по отношению к омброклиматическому и средней – по отношению к остальным семи факторам.

Однако простой перечень ЭВ каждого вида по отношению к каждому фактору представляет собой трудно усваиваемую информацию в связи с ее громоздкостью. В дальнейшем целесообразно давать и более интегрированную характеристику вида, вводя для спектра валентностей количественные значения таких характеристик как преимущественно стеновалентные по отношению ко всем или большинству факторов (стенобионтные виды), преимущественно эвривалентные по большинству факторов (эврибионтные виды) и занимающие промежуточное положение (мезобионтные виды). Это определяет экологическую толерантность вида.

Следовательно, каждый вид обладает набором величин относительной ЭВ, число которых соответствует числу рассматриваемых факторов. При этом следует принять, что ЭВ любого вида будет составлять лишь часть шкалы, их сумма может быть больше единицы и представляет фрагмент экологической ниши (ФЭН) вида. Суммирование показателей относительной ЭВ вида возможно, так как сумма шкал может быть рассмотрена как гиперпространство экологических ниш всех видов, границы которого определяются границами шкал.

Если соотнести сумму ЭВ с суммой шкал, учитывая, что вклад каждой шкалы равен единице, мы получим меру стено-эврибионтности или индекс толерантности вида (I_t). Его можно представить в виде формулы:

$$I_t = \Sigma \text{ЭВ} / \Sigma \text{шкал (долей или \%)}.$$

Таким образом, количественную оценку толерантности можно выразить по-разному:

- последовательным рядом диапазонов, определенных по отношению к каждому фактору для каждого вида (экологические позиции видов);
- последовательным рядом цифр, отражающих ЭВ;
- последовательным рядом оценок, определяющих принадлежность вида к стено- (С), эври- (Э) или мезовалентной (М) фракциям;
- видовым спектром, отражающим вклад каждой фракции (%);
- формулой, включающей кодировку фракций, с указанием шкал, в которых эти фракции отмечены;
- индексом толерантности вида.

Далее по отношению к совокупности рассмотренных факторов было выявлено 5 групп толерантности: стенобионтные (С), гемистенобионтные (ГС), мезобионтные (М), гемиэврибионтные (ГЭ), эврибионтные (Э) виды. Распределение видов по группам толерантности можно производить, используя тот же принцип, что и для распределения видов по фракциям экологической валентности. К стенобионтным отнесены виды, у которых диапазон значений индекса толерантности составляет до 0,34 доли максимальной суммы шкал; гемистенобионтные – от 0,34 до 0,45; мезобионтные – от 0,45 до 0,56; гемиэврибионтные – от 0,56 до 0,67; эврибионтные – от 0,67 до 1,00. Чем больше I_t, тем, теоретически, выше возможность использования конкретного местообитания популяцией конкретного вида.

Общий объем материала – 411 видов из восьми экологическо-ценотических групп: бореальной, боровой, неморальной, ольшанниковой – лесных и эко-

тонных опушечных сообществ бореальных и неморальных лесов европейской части России. Эти группы были проанализированы по отношению к 10 факторам по шкалам Д.Н. Цыганова (1983), что составляет 4110 экологических позиций, причем в 429 в случаях информация отсутствует, т.е. реально анализируемая выборка составляет 3681 позицию.

Каждый из 411 видов по положению в каждом из 10 перечисленных далее экологических факторов был отнесен к эвривалентным, стеновалентным или мезовалентным. Для всех восьми ЭЦГ построены спектры, выявляющие долю участия каждой фракции по каждой из 10 шкал. Далее шкалы были объединены в два типа: климатические, включающие четыре шкалы (ТМ – термоклиматическую, КН – континентальности климата, ОМ – омброклиматическую аридности–гумидности, СР – криоклиматическую) и почвенные, включающие пять шкал (НД – увлажнения почв, ТР – солевого режима почв, NT – богатства почв азотом, РС – кислотности почв, FH – переменности увлажнения почв). Особняком стоит шкала освещенности–затенения, LC.

3.6.2. Анализ ЭЦГ по соотношению стено-, мезо-, эвривалентных фракций (по отношению к каждому экологическому фактору)

1 тип – экологические шкалы, характеризующие климатические условия

Сопоставление спектров восьми ЭЦГ по **термоклиматической шкале (ТМ)**, насчитывающей 17 ступеней (Цыганов, 1983) (рис. 3.3), четко показывает преобладание фракций мезовалентных видов во всех случаях (от 64,7 до 93,8%), кроме бореальной опушечной группы, где доля участия составляет 39,2%. Фракция эвривалентных видов, как правило, минимальна (от 0,0 до 7,0) во всех ЭЦГ. Отсутствует эта фракция в нитрофильной опушечной группе. Только в нитрофильной лесной группе эвривалентная фракция составляет 19,5%. Стеновалентные позиции встречаются чаще: эта фракция доминирует в бореальной опушечной ЭЦГ, включая более половины относящихся к этой группе видов, в других ЭЦГ их доля колеблется в пределах от 6,3 до 31,7%.

Таким образом, к рассматриваемым ЭЦГ лесных и экотонных сообществ принадлежат константные виды, способные обитать в достаточно широких диапазонах термоклиматической шкалы по Д.Н. Цыганову (1983): от арктического до тропического климата (2–16 ступени шкалы). Однако, наиболее часто встречаются следующие диапазоны климатических условий: от бореального до средиземноморского (3–13 ступени шкалы). Такие высокие адаптационные возможности видов рассматриваемых ЭЦГ определяют их способность произрастать в сообществах разных растительных зон.

По омброклиматической шкале (ОМ), показывающей соотношение осадков и испарения в семи ЭЦГ, видна аналогичная картина доминирования мезовалентной (М) фракции, составляющей от 47,8 до 70,0%. Только в бореальной лесной ЭЦГ обнаружено незначительное преобладание стеновалентной (С) фракции (51,9%), см. рис. 3.3. Широта диапазонов видов семи ЭЦГ сопоставима с полной шкалой, включающей 15 ступеней; наиболее часто встречается диапазон мезоаридного-гумидного климата (6–11 ступени шкалы), при котором разница количества выпадаемых осадков за год и количества испаряемой воды составляет от –400 до +400 мм/год.

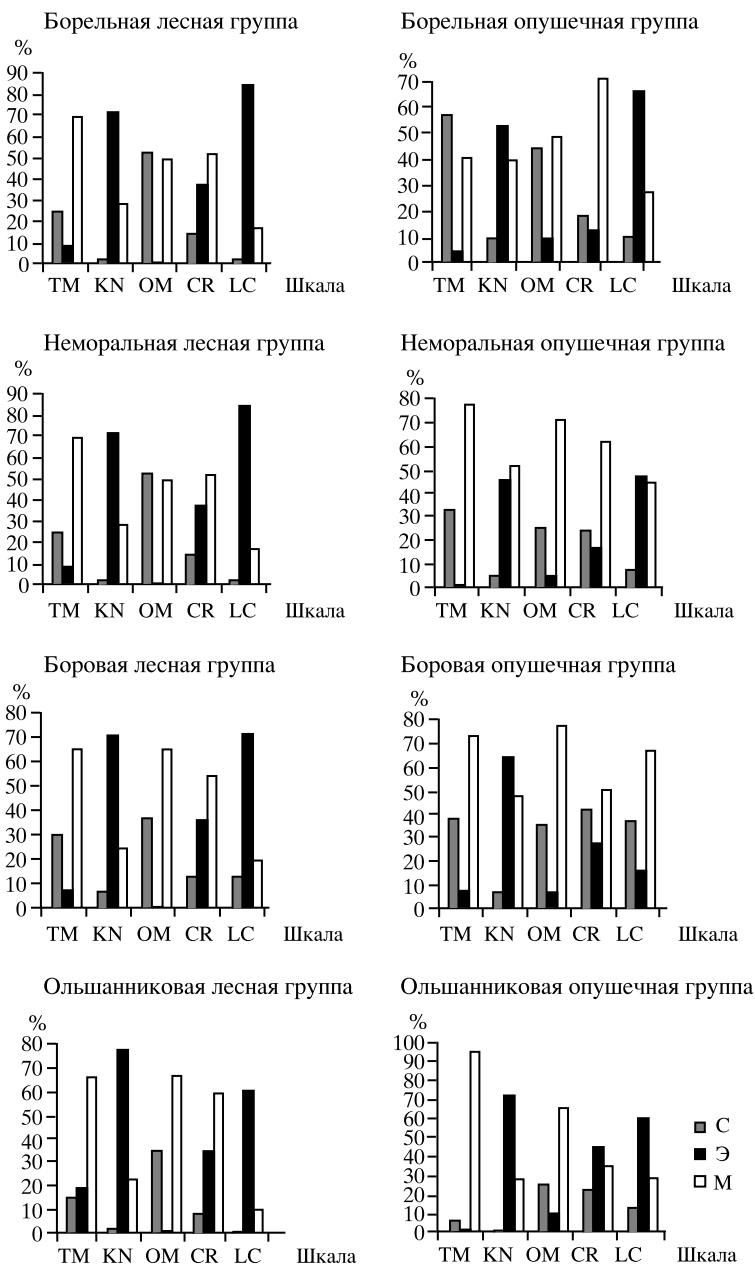


Рис. 3.3. Доли участия стено- (С), эври- (Э) и мезовалентных (М) видов разных ЭЦГ по отношению к климатическим экологическим факторам и к фактору освещенности-затенения: термоклиматический (ТМ), континентальности климата (KN), омброклиматический аридности-гумидности климата (OM), криоклиматический (CR), освещенности-затененности (LC)

По криоклиматической шкале (CR) в большинстве ЭЦГ преобладает фракция мезовалентных видов: от 34,4 до 69,5% (см. рис. 3.3). Это подтверждает и максимальный диапазон, составляющий от 1-й до 14-й ступени, минимальный – от 8-й до 10-й ступени шкалы. Минимальное участие в ЭЦГ занимают либо стеновалентные виды (в бореальной, боровой и ольшанниковых лесных), либо эвривалентные – в трёх остальных (в бореальной, неморальной, боровой опушечных) ЭЦГ.

Совершенно иную картину представляет **шкала континентальности (KN)**: большинство видов эвривалентны (от 40,0 до 72,7%), крайне мало стеновалентных (от 0,0 до 6,7%). При этом у всех групп максимально возможный диапазон составляет от 93,0 до 100% (см. рис. 3.3). Это свидетельствует о достаточной приспособленности видов всех изученных ЭЦГ к континентальному климату Европейской России.

Таким образом, сравнительный анализ четырех шкал, характеризующих климатические факторы местообитаний популяций видов рассматриваемых восьми ЭЦГ однозначно выявил доминирование мезо- и реже – эвривалентных видов. Минимальный процент стеновалентных видов или их отсутствие – косвенное доказательство достаточно широких адаптационных возможностей рассматриваемых ЭЦГ к различным вариациям климатопы в экосистемах умеренного климата.

II тип – экологические шкалы, характеризующие почвенные условия

В рассматриваемых восьми ЭЦГ распределение видов по стено-, мезо-, эвривалентным фракциям неодинаково (рис. 3.4).

Полное доминирование мезовалентных фракций во всех ЭЦГ выявлено **по шкалам кислотности почвы (RC)** и **богатства почв азотом (NT)**. В последнем случае в бореальной опушечной ЭЦГ отмечен единственный вариант спектра, когда все виды принадлежат М-фракции.

По солевому режиму (TR) в пяти ЭЦГ также преобладают мезовалентные виды, а в трех ЭЦГ (бореальной и неморальной опушечных и лесной неморальной) – стеновалентные (см. рис. 3.4).

Несколько иначе выглядят спектры фракций ЭЦГ **по шкале увлажнения почв (HD)**: в пяти ЭЦГ доминируют стенобионтные виды (от 52,9% до 75,4%), только трех преобладают мезовалентные: их участие максимально в бореальных и неморальных лесных и опушечных ЭЦГ. Эврибионтных видов практически нет. Таким образом, по фактору увлажнения почвы более половины видов исследованных ЭЦГ имеют достаточно узкие диапазоны, что подтверждает их меньшую лабильность при резких колебаниях увлажнения почв.

По шкале переменности увлажнения (FH) в ЭЦГ преобладают мезовалентные виды, а стеновалентные доминируют в ольшаниковых (лесных и опушечных) и борových опушечных группах, составляя около 30% общего числа видов в группе. Следовательно, факторы увлажнения и отчасти переменности увлажнения почвы могут выступать в роли лимитирующих для стеновалентных видов анализируемых ЭЦГ.

В то же время, по фактору почвенного богатства азотом (NT) стеновалентные виды в лесных и опушечных ЭЦГ практически отсутствуют, что

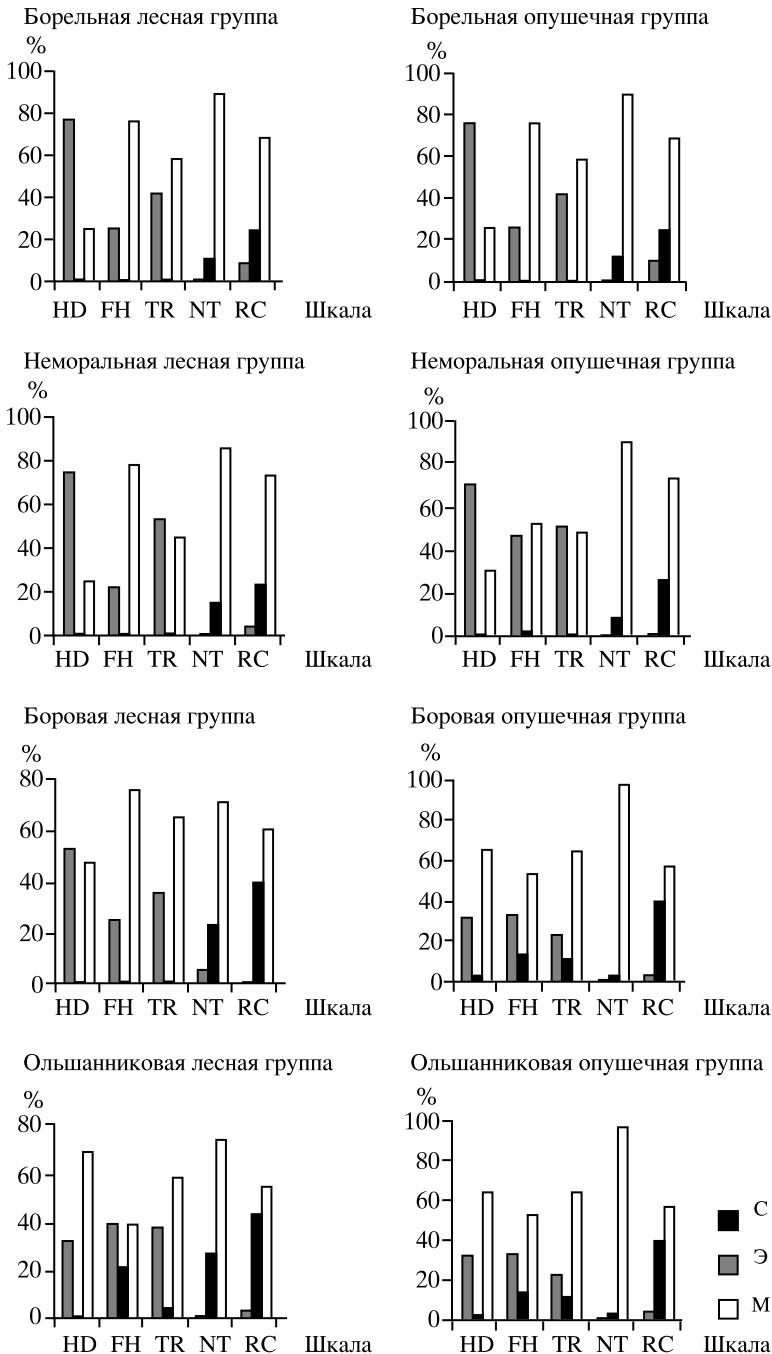


Рис. 3.4. Доли участия стено- (С), эври- (Э) и мезовалентных (М) видов разных ЭЦГ по отношению к почвенным экологическим факторам: увлажнения почв (HD), переменности увлажнения почв (FH), солевого режима (TR), богатства почв азотом (NT), кислотности почв (RC)

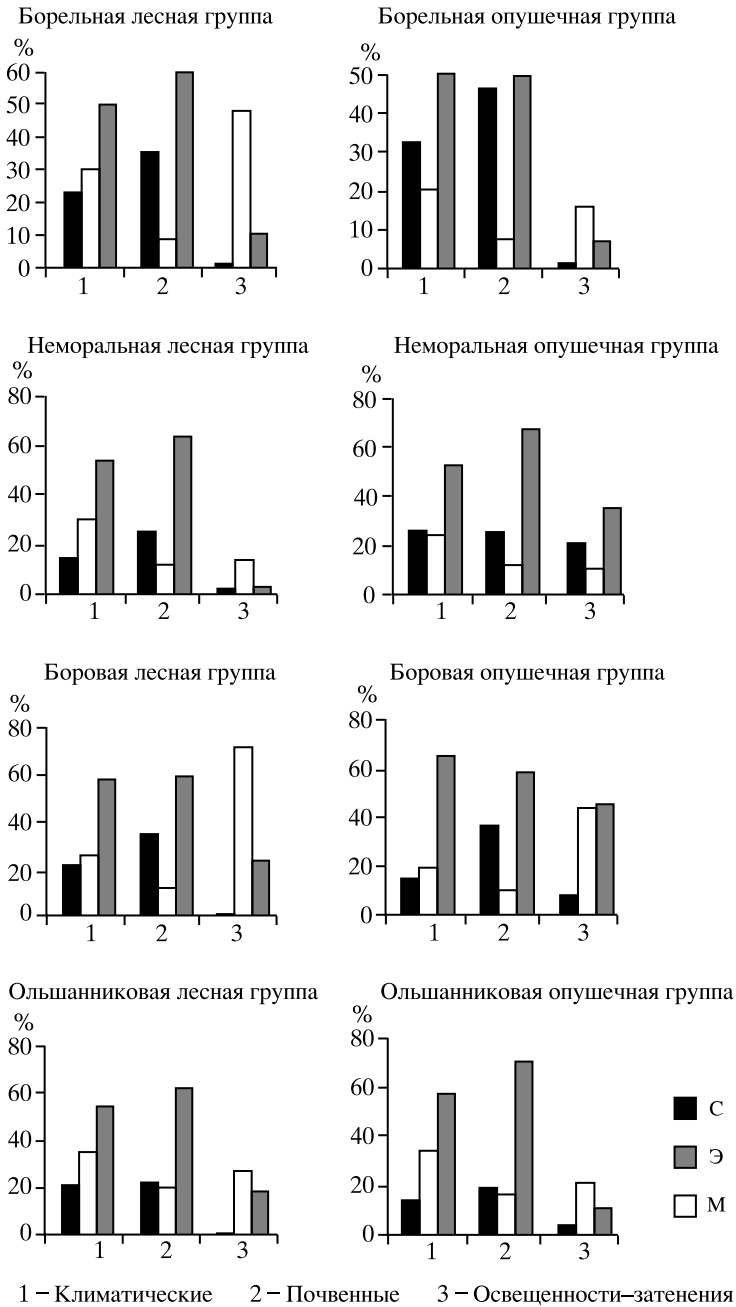


Рис. 3.5. Доли участия стено- (С), эври- (Э) и мезовалентных (М) видов разных ЭЦГ по отношению к группам климатических (1), почвенных (2) факторов в целом и к фактору освещенности–затенения (3)

позволяет предположить широкий диапазон адаптаций рассматриваемых видов, как к бедным, так и к богатым азотом почвам.

Особое место занимает **шкала освещенности–затенения (LC)**, по которой в пяти ЭЦГ преобладают эвривалентные виды, а в трех ЭЦГ (неморальные и боровые опушечные, ольшанниковые лесные) – мезовалентные (см. рис. 3.3). При этом во всех ЭЦГ сравнительно мал и резко различен процент участия стеновалентных видов: от 0 до 30,5%. Следовательно, результаты анализа подтверждают, что лесные и опушечные виды практически всех ЭЦГ приспособлены к обитанию в широких диапазонах освещенности–затенения, так как занимают различные микросайты как под пологом деревьев первого яруса, так и на лесных полянах и в экотонных опушечных ценозах.

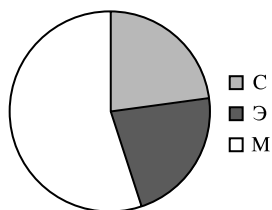


Рис. 3.6. Доли стеновалентных, мезовалентных и эвривалентных видов в анализируемой выборке из 411 видов

В обобщенном спектре почвенных шкал, как и в обобщенном спектре климатических шкал на первом месте стоит мезовалентная фракция (рис. 3.5), на втором – стеновалентная (от 17,5 до 45,2%) с максимумом в бореальной опушечной ЭЦГ. Участие эвривалентных видов в почвенных шкалах в 2,5 раза меньше (10,5%) по сравнению с таковым в климатических шкалах. В конкретных почвенных шкалах (HD, FH, TR, NT, RC) показатели этой фракции варьируют от 6,8 до 18,5%, причем максимальное участие – в опушечной ольшанниковой ЭЦГ, минимальное – в боровой опушечной ЭЦГ.

Сравнительный анализ наборов спектров разных фракций восьми ЭЦГ суммарно по обобщенному климатическому типу (см. рис. 3.5) показал доминирование мезовалентных видов, за исключением шкалы континентальности климата KN, где господствуют эвривалентные виды. Минимальный процент стеновалентных видов или их отсутствие – косвенное доказательство достаточно высокой толерантности представителей всех ЭЦГ к вариациям умеренно континентального климата Восточной Европы.

Если объединить все климатические и почвенные шкалы и шкалу освещенности и построить обобщенный спектр по фракциям для всех ЭЦГ (см. рис. 3.5), то мезовалентная фракция сохранит господствующее положение, доля стеновалентных видов несколько увеличится по сравнению со спектром климатических шкал, а доля эвривалентных видов сократится (до 21,9%). В целом соотношение фракций можно определить как 2 : 1 : 1, что свидетельствует о доминировании видов, способных освоить около 40–60% диапазона каждого экологического фактора (рис. 3.6).

3.6.3. Анализ видовых наборов экологических валентностей по десяти факторам для оценки толерантности видов разных ЭЦГ

Еще один аспект исследований – выявление специфики экологических потенций константных видов разных ЭЦГ при совокупном воздействии десяти экологических факторов.

Анализ модельных видов доказывает необходимость представить вариативность экологической валентности не только по отношению к каждому фактору, но и интегрально.

Число стено-, мезо-, эвривалентных позиций изученных видов варьирует в значительных пределах (табл. 3.20–3.22).

Константные виды всех ЭЦГ, как правило, проявляют эври-, стено- и мезовалентность по отношению к разным факторам. У большинства константных видов доминирует М-фракция, одновременно проявляется эвривалентность, хотя бы по 1–3 шкалам. Стенобионтность у многих отмечена в 1–2 шкалах, хотя в ряде случаев выражена более часто: например, по трем шкалам – у *Carex pilosa*, *Galium odoratum*, *Luzula pilosa*; по четырем – у *Cacalia hastata*, *Senecio nemorensis*; по пяти – у *Aristolochia clematitis*, *Gymnophylla altissima*, *Mercurialis perennis*; по шести – у *Anthyllis vulneraria*, *Potentilla goldbachii*. Относительное участие видов (%) с разной степенью проявления стеновалентных и гемистеновалентных позиций представлено в табл. 3.23.

В анализируемой выборке обнаружены более редкие варианты: полное отсутствие стеновалентности или гемистеновалентности (см. табл. 3.23).

Предложенный нами индекс толерантности позволяет распределить виды рассмотренных выше ЭЦГ по 5 группам стено-эврибионтности (табл. 3.24). Среди них преобладает группа мезобионтных видов, второе место занимают гемиэврибионтные виды.

Расчеты индексов толерантности для видов рассмотренных восьми ЭЦГ выявило интересную закономерность. Все доминирующие и содоминирующие виды по величине I_t являются эври-, гемиэври- или мезобионтными с редкими проявлениями стеновалентности.

В лесных фитоценозах из неморальной ЭЦГ среди деревьев первого яруса к ним относятся *Quercus robur* – 0,63 (ГЭ, Co), *Ulmus glabra* – 0,65 (ГЭ, C₁), *Tilia cordata* – 0,62 (ГЭ, Co);

из бореальной – *Picea abies* – 0,43 (ГС, C₂), *P. obovata* – 0,54 (М, C₃), *Betula pendula* – 0,62 (ГЭ, Co), *Sorbus aucuparia* – 0,72 (Э, C₁);

из боровой – *Pinus sylvestris* – 0,63 (ГЭ, C₁);

из нитрофильной – *Alnus incana* – 0,49 (М, C₁), *A. glutinosa* – 0,52 (М, C₁).

Среди деревьев – доминантов и содоминантов второго яруса и кустарников третьего яруса такие же высокие индексы толерантности отмечены у неморальных видов *Acer platanoides* – 0,61 (ГЭ, C₁), *A. campestre* – 0,61 (ГЭ, C₁), *Sambucus nigra* – 0,67 (Э, Co); из боровой ЭЦГ – *Juniperus communis* – 0,63 (ГЭ, C₁), *Genista tinctoria* – 0,48 (М, C₂); из бореальной ЭЦГ *Frangula alnus* – 0,54 (М, Co), из нитрофильной ЭЦГ *Ribes nigrum* – 0,50 (М, C₁).

Доминанты травяно-кустарничкового яруса также могут быть отнесены к эври- и мезобионтным группам с высоким I_t :

в неморальной ЭЦГ *Pulmonaria obscura* – 0,6 (ГЭ, C₂), *Mercurialis perennis* – 0,54 (М, C₃), *Convallaria majalis* – 0,53 (М, Co), *Carex pilosa* – 0,5 (М, C₃);

Таблица 3.20

**Распределение эривалентных позиций видов разных ЭЦГ
по отношению к экологическим факторам**

ЭЦГ (число видов)	Число эривалентных позиций по отношению к различным факторам			
	климатические факторы			
	ТМ	KN	OM	CR
Бореальные опушечные (23)	1	12	2	3
Неморальные опушечные (91)	2	41	4	15
Боровые опушечные (60)	4	33	3	14
Ольшанниковые опушечные (32)	0	23	3	14
Бореальные лесные (57)	4	40	0	21
Неморальные лесные (90)	5	56	7	16
Боровые лесные (17)	1	12	0	6
Ольшанниковые лесные (41)	8	32	0	14
<u>Число позиций</u>	<u>25</u>	<u>249</u>	<u>19</u>	<u>103</u>
(%)	(3,1)	(30,8)	(2,4)	(12,7)

Таблица 3.21

**Распределение стеновалентных позиций видов разных ЭЦГ
по отношению к экологическим факторам**

ЭЦГ (число видов)	Число стеновалентных позиций по отношению к различным факторам			
	климатические факторы			
	ТМ	KN	OM	CR
Бореальные опушечные (23)	13	2	10	4
Неморальные опушечные (91)	20	4	20	21
Боровые опушечные (60)	19	3	16	21
Ольшанниковые опушечные (32)	2	0	7	7
Бореальные лесные (57)	14	1	27	7
Неморальные лесные (90)	20	2	22	27
Боровые лесные (17)	5	1	5	2
Ольшанниковые лесные (41)	6	0	12	3
<u>Число позиций</u>	<u>99</u>	<u>13</u>	<u>119</u>	<u>92</u>
(%)	(11,6)	(1,5)	(14,0)	(10,8)

Таблица 3.22

**Распределение мезовалентных позиций видов разных ЭЦГ
по отношению к экологическим факторам**

ЭЦГ (число видов)	Число мезовалентных позиций по отношению к различным факторам			
	климатические факторы			
	ТМ	KN	OM	CR
Бореальные опушечные (23)	9	9	11	16
Неморальные опушечные (91)	69	46	56	54
Боровые опушечные (60)	37	24	35	25
Ольшанниковые опушечные (32)	30	9	18	11
Бореальные лесные (57)	39	16	25	29
Неморальные лесные (90)	65	32	53	47
Боровые лесные (17)	11	4	9	9
Ольшанниковые лесные (41)	27	9	23	24
<u>Число позиций</u>	<u>287</u>	<u>149</u>	<u>230</u>	<u>215</u>
(%)	(14,2)	(7,4)	(11,4)	(10,6)

Число эвивалентных позиций по отношению к различным факторам						Сумма (%)
почвенные факторы					LC	
HD	FH	TR	NT	RC		
1	0	0	0	4	15	38(4,7)
1	1	1	7	20	42	134(16,6)
3	0	4	4	14	8	87(10,8)
1	3	4	1	12	19	80(9,9)
0	0	0	5	11	47	128(15,8)
1	0	2	13	20	69	189(23,4)
0	0	0	4	6	12	41(5,1)
0	4	2	10	16	25	111(13,7)
7	8	13	44	103	237	808
(0,9)	(1,0)	(1,6)	(5,4)	(12,7)	(29,3)	

Число стеновалентных позиций по отношению к различным факторам						Сумма (%)
почвенные факторы					LC	
HD	FH	TR	NT	RC		
15	2	13	0	3	2	64(7,5)
63	18	43	1	1	6	197(23,1)
20	15	21	1	4	18	138(16,2)
10	7	7	0	1	4	45(5,3)
43	4	24	0	4	1	125(14,7)
67	4	47	0	4	0	193(22,7)
9	2	6	1	0	2	33(3,8)
13	7	15	0	1	0	57(6,7)
240	59	176	3	18	33	852
(28,2)	(6,8)	(20,7)	(0,4)	(2,1)	(3,9)	

Число мезовалентных позиций по отношению к различным факторам						Сумма (%)
почвенные факторы					LC	
HD	FH	TR	NT	RC		
7	3	10	11	4	6	86(4,3)
27	20	41	67	54	43	477(23,6)
37	14	34	46	34	33	319(15,7)
20	11	20	29	17	9	174(8,6)
14	12	33	38	31	9	246(12,2)
22	14	40	74	65	21	433(21,4)
8	6	11	12	9	3	82(4,1)
28	7	23	27	20	16	204(10,1)
163	87	212	304	234	140	2021
(8,1)	(4,3)	(10,5)	(15,0)	(11,6)	(6,9)	

Таблица 3.23

Распределение изученных видов растений ЭЦГ по степени стенобионтности и гемистенобионтности

ЭЦГ	Стеновалентные позиции										Гемистенобионтные позиции				
	С ₀ , %	С ₁ , %	С ₂ , %	С ₃ , %	С ₄ , %	С ₅ , %	С ₆ , %	ГС ₀ , %	ГС ₁ , %	ГС ₂ , %	ГС ₃ , %	ГС ₄ , %	ГС ₅ , %		
Бореальные лесные (57)	8,8	28,1	28,1	26,3	5,3	3,4	0	28,1	31,6	24,6	12,3	3,4	0		
Бореальные опушечные (23)	8,7	21,7	21,7	4,3	30	13,2	0	26,2	17,4	34,8	13	4,3	4,3		
Неморальные лесные (90)	10	33,3	36,7	16,7	3,3	0	0	14,4	40	27,8	10	5,6	2,2		
Неморальные опушечные (91)	15,4	24,3	26,4	19,8	9,9	2,1	2,1	9,9	38,5	30,8	14,3	5,5	1		
Боровые лесные (17)	17,8	35,3	35,3	4,3	4,3	0	0	17,6	23,5	41,2	5,9	11,8	0		
Боровые опушечные (60)	10,5	28,1	26,3	14	7	12,3	1,8	7	24,6	22,8	31,6	10,5	3,5		
Ольшаниковые лесные (41)	31,7	26,8	21,9	12,2	7,4	0	0	19,5	43,9	24,4	7,3	4,9	0		
Ольшаниковые опушечные (32)	31,3	34,4	15,6	12,5	3,1	3,1	0	25	25	28,1	12,5	9,4	0		
Число позиций (%)	$\frac{66}{(16,1)}$	$\frac{116}{(28,2)}$	$\frac{115}{(28)}$	$\frac{65}{(15,8)}$	$\frac{34}{(8,3)}$	$\frac{12}{(2,9)}$	$\frac{3}{(0,7)}$	$\frac{70}{(17)}$	$\frac{139}{(33,9)}$	$\frac{115}{(28)}$	$\frac{54}{(13,1)}$	$\frac{26}{(6,3)}$	$\frac{7}{(1,7)}$		

Примечание. С₀ – отсутствие стеновалентных позиций по всем факторам; стеновалентные позиции по одному (С₁), по двум (С₂), по трем (С₃), по четырем (С₄), по пяти (С₅), по шести (С₆) из десяти рассмотренных экологических факторов; ГС₀ – отсутствие гемистеновалентных позиций по всем факторам; гемистеновалентные позиции по одному (ГС₁), по двум (ГС₂), по трем (ГС₃), по четырем (ГС₄), по пяти (ГС₅) из 10 рассмотренных экологических факторов

Соотношение видов с различной степенью экологической толерантности в ЭЦГ

ЭЦГ (число видов)	С, %	ГС, %	М, %	ГЭ, %	Э, %
Бореальные лесные (57)	0	5,3	36,8	56,1	1,8
Бореальные опушечные (23)	39,2	21,7	26,1	8,7	4,3
Неморальные лесные (90)	0	1,1	52,3	44,4	2,2
Неморальные опушечные (91)	1,1	20,9	51,6	25,3	1,1
Боровые лесные (17)	0	16,7	50	33,3	0
Боровые опушечные (60)	5	38,3	46,7	8,3	1,7
Ольшанниковые лесные (41)	2,4	17,1	43,9	26,8	9,8
Ольшанниковые опушечные (32)	0	34,4	40,6	25	0
Общее число исследованных видов (411)	14	71	189	127	10
<i>Примечание.</i> Виды: С – стенобионтные, ГС – гемистенобионтные; М – мезобионты; ГЭ – гемизэврибионты; Э – эврибионты.					

в бореальной – *Pyrola rotundifolia* – 0,63 (ГЭ, С₃), *Oxalis acetosella* – 0,62 (ГЭ, С₁), *Vaccinium myrtillus* – 0,61 (ГЭ, С₁), *Trientalis europaea* – 0,54 (М, С₁), *Majanthemum bifolium* – 0,52 (М, С₂), *Daphne mezereum* – 0,49 (М, С₁);

в боровой – *Arctostaphylos uva-ursi* – 0,63 (ГЭ, С₂), *Veronica officinalis* – 0,63 (ГЭ, С₁), *Antennaria dioica* – 0,56 (ГЭ, С₂), *Calluna vulgaris* – 0,53 (М, С₁), *Vaccinium vitis-idaea* – 0,48 (М, С₁);

в нитрофильной ЭЦГ *Mentha arvensis* – 0,83 (Э, С₀), *Deschampsia cespitosa* – 0,71 (Э, С₀), *Epilobium palustre* – 0,69 (Э, С₀), *Stellaria media* – 0,69 (Э, С₃), *Ranunculus repens* – 0,68 (Э, С₁), *Aegopodium podagraria* – 0,61 (ГЭ, С₁), *Lysimachia nummularia* – 0,60 (ГЭ, С₁).

Это позволяет предположить, что основными ценозообразователями и доминантами травяно-кустарничкового яруса могут быть только виды, проявляющие высокую толерантность к большинству рассмотренных экологических факторов. Стеновалентные позиции у них отсутствуют или встречаются по одному–двум факторам как редкое исключение. Вероятно, экологическая толерантность дает значительные преимущества в межвидовой конкуренции, способствует активному распространению в разных местообитаниях (фитоценозах), расширению ареала вида, определяет устойчивость при антропогенных и экологических стрессах.

Высокий индекс толерантности более часто встречается в опушечных неморальных, боровых, лесных бореальных и ольшанниковых ЭЦГ, в остальных ЭЦГ они единичны. Особенно интересно, что подобные случаи нередко сочетаются с высокими показателями эвривалентности по ряду факторов и широким ареалом видов (Флора Европейской части России. Т. 1–10, 1976–1995). Но только в двух ЭЦГ – ольшанниковой лесной и боровой опушечной – есть виды и с крайне низким индексом толерантности: *Viola uliginosa* – 0,19 (AlnF) и *Gypsophyla altissima* – 0,29 (BrEg). Однако многие стенобионтные виды, приспособленные к существованию в узких диапазонах по ряду экологических факторов, как правило, выступают в роли ассектаторов, становятся редкими и исчезающими видами, так как сочетание необходимых узких диапазонов многих факторов встречается значительно реже и менее устойчиво. В известной степени это относится и к гемистенобионтам.

Мезо- и гемиеврибионты, составляя большинство в рассмотренных ЭЦГ, объединяют признаки стено- и эврибионтности, причем сочетания их экологических позиций, а, следовательно, и значения ЭВ, могут быть различными. Их роль – заполнение свободных фрагментов экотопов, способность мирно жить с другими видами.

Дальнейшая работа с диапазонными шкалами должна включать пополнение отсутствующей информации об экологических характеристиках видов, расширение перечня анализируемых экологических факторов и составление новых шкал: стандартизация шкал, оценки эколого-ценотических, экологических групп видов, группы биоморф, феноритмогрупп, синузий, наборов «верных видов», используемых для флористической классификации и более широкое их использование при описании растительного покрова. Создаваемые банки геоботанических описаний могут быть использованы для решения этих задач. Одновременно развитие предложенного экологического анализа будет способствовать выявлению экологических факторов, определяющих как оптимальное, так и критическое состояние популяций, уточнение состава ЭЦГ, выявление путей сохранения и восстановления фитоценозов и экосистем.

3.7. Анализ ареалов основных эколого-ценотических групп видов растений лесного пояса

3.7.1. Классификация ареалов современной флоры

Географический анализ флоры региона базируется на классификации ареалов конкретных видов. Ареал – характеристика вида, которая несет информацию об его распространении и позволяет исследовать генезис вида и его отношения со средой. Сравнение ареалов разных видов дает возможность выявить группы, близкие по истории появления и развития на данной территории (Толмачев, 1952, 1962). Предпринятая в данном разделе попытка построения классификации ареалов части видов лесного пояса Восточной Европы позволяет сделать предположения о закономерностях формирования флоры бореальных, неморально-бореальных и неморальных лесов и определить соотношение исторических и экологических факторов в распространении видов данной флоры.

Прежде чем приступить к классификации ареалов видов растений, надо отметить основные факторы, определяющие характер формирования современной флоры лесного пояса Европейской России. Для большинства видов трав и кустарников характерно преобладание обширных по площади ареалов, далеко выходящих за пределы Восточной Европы. Для того, чтобы выявить основные различия ареалов и сгруппировать их, подробно проанализированы границы. Это дало возможность сформировать группы по принципу биогеографических координат; принцип анализа предложен А.И. Толмачевым (1952) и более подробно разработан Б.А. Юрцевым (1968). При определении биогеографических координат виды объединяются на основе совпадения широтных и меридиональных границ ареалов.

Проанализировано 470 видов сосудистых растений лесного пояса Восточной Европы из лесных описаний. Границы ареалов определены по сводке «Флора СССР» в соответствии с флористическими районами СССР и занесены в компьютерную базу данных (БД).

На первом этапе обработки БД были выделены *группы* ареалов по *широтному принципу* – на основе расположения их северных границ. Ареалы всех видов разделены на три группы:

1 – гипарктическая (тундровая) – северные границы ареалов заходят в тундры;

2 – бореальная (таежная) – границы заходят в лесотундры;

3 – неморальная (широколиственная) – границы заходят в южную тайгу.

Затем были выделены группы ареалов по *меридиональному принципу* – на основе расположения западных и восточных границ их ареалов:

А – европейская – восточные границы ареалов проходят по Уралу;

Б – европейско-западносибирская – восточные границы ареалов проходят по Енисею;

С – евразийская – восточные границы ареалов проходят по Дальнему Востоку;

Д – евразийско-американская – ареалы охватывают Евразию и Северную Америку.

Сравнение ареалов «широтных» и «меридиональных» групп видов позволило объединить их в четыре класса (табл. 3.25):

I – *Европейский бореально-неморальный класс* (70–80% видов обитает в бореальной полосе и 20–30% видов заходит в неморально-бореальную и неморальную полосы);

II – *Европейско-западносибирский бореальный класс* (более 80% видов растет в бореальной полосе и 10–15% видов захватывают и лесотундру);

III – *Евразийский гипарктическо-бореальный класс* (40–50% видов растет в бореальной полосе, 50–60% видов выходят и в лесотундру);

IV – *Евразийско-американский гипарктическо-бореальный класс* (20% видов обитает в бореальной полосе, 80% видов заходит и в лесотундру).

Регионы, перечисленные в табл. 3.25, характеризуют области сплошного распространения видов каждого класса. Однако многие рассматриваемые виды распространены, кроме того, и в горных районах (Кавказ, горы Средней Азии, Алтай, горы Южной Сибири и Дальнего Востока), что необходимо учитывать при анализе их флорогенетических связей. Кроме того, следует отметить, что область распространения изученных видов не ограничивается территорией Восточной Европы и бывшего СССР.

Проанализировав распространение каждого вида исследуемой флоры за пределами территории бывшего СССР, мы выделили *четыре основных типа флористических связей* со смежными и отдаленными территориями:

1) западноевропейский; 2) средиземноморско-малоазиатский (связь со Средиземноморьем, Балканами, Малой Азией); 3) дальневосточный (связь с российским Дальним Востоком, Монголией, Китаем, Японией); 4) североамериканский.

Таким образом, кроме обозначенных в табл. 3.25 территорий бывшего СССР, ареалы видов первого типа включают районы северной, средней и атлантической Европы, ареалы видов второго типа – горы Балкан-

Основные классы ареалов флоры лесного пояса

№ п/п	Классы ареалов	Регионы
1	Европейский бореально-неморальный	Карело-Лапландский, Двинско-Печерский, Прибалтийский, Ладого-Ильменский, Волжско-Камский, Верхне-Днепровский, Верхне-Волжский, Средне-Днепровский, Волжско-Донской, Уральский
2	Европейско-западносибирский бореальный	Арктический Европейский, Арктический Сибирский, Карело-Лапландский, Двинско-Печерский, Прибалтийский, Ладого-Ильменский, Волжско-Камский, Верхне-Днепровский, Верхне-Волжский, Средне-Днепровский, Волжско-Донской, Уральский, Обский, Верхне-Тобольский, Иртышский
3	Евразийский гипарктическо-бореальный	Арктический Европейский, Арктический Сибирский, Чукотский, Анадырский Карело-Лапландский, Двинско-Печерский, Прибалтийский, Ладого-Ильменский, Волжско-Камский, Верхне-Днепровский, Верхне-Волжский, Средне-Днепровский, Волжско-Донской, Уральский, Обский, Верхне-Тобольский, Иртышский, Енисейский, Лено-Колымский, Аяно-Саянский, Алтайский, Даурский, Охотский, Удский, Зее-Буреинский, Уссурийский
4	Евразийско-американский гипарктическо-бореальный	Арктический Европейский, Арктический Сибирский, Чукотский, Анадырский Карело-Лапландский, Двинско-Печерский, Прибалтийский, Ладого-Ильменский, Волжско-Камский, Верхне-Днепровский, Верхне-Волжский, Средне-Днепровский, Волжско-Донской, Уральский, Обский, Верхне-Тобольский, Иртышский, Енисейский, Лено-Колымский, Аяно-Саянский, Алтайский, Даурский, Охотский, Удский, Зее-Буреинский, Уссурийский
<i>Примечание:</i> Регионы приведены по сводке: «Флора СССР, т. 1, 1935 г.»		

Таблица 3.26

Доля видов, ареалы которых относятся к разным классам и подклассам, в составе анализируемой совокупности видов лесного пояса Восточной Европы, %

Подклассы	Классы			
	I	II	III	IV
Западноевропейский	9	7	7	–
Средиземноморско-малоазиатский	13	13	11	–
Дальневосточный	–	–	17	–
Североамериканский	–	–	–	13
В целом по классу	22	20	35	23
<i>Примечание.</i> Классы ареалов: I – европейский бореально-неморальный, II – европейско-западносибирский бореальный, III – евразийский гипарктическо-бореальный, IV – евразийско-американский гипарктическо-бореальный.				

ского полуострова и Малой Азии, ареалы видов третьего типа – Монголию, Китай, Японию, а четвертого – связывают Евразию и Северную Америку.

На основании установленных типов флористических связей в пределах каждого класса ареалов выделены подклассы (табл. 3.26). Как видно из таблицы, большая доля видов принадлежит евразийскому классу, остальные классы представлены примерно в равных долях. Помимо наибольшей доли видов в анализируемой совокупности, евразийский класс характеризуется

Таблица 3.27

Доля видов разных эколого-ценотических групп в пределах анализируемой совокупности видов лесного пояса Восточной Европы, ареалы которых относятся к разным классам и подклассам (%)

Класс ареалов	I			II			III			IV	
	1	2	Сумма	1	2	Сумма	1	2	3		Сумма
ЭЦГ:											
Br	4,5	9	5	3	6	5	7,5	7,7	7,5	8	19,5
Nm	29	47	38	26	33	30	37,5	33,4	16	26	14,5
Nt	4,5	6,5	7	10	8	9	5	7,7	17	12	13,5
Pn	10	-	5	16	4	9	5	2,5	5	7,5	8
Ox	2	4	3	3	2	2	-	-	-	-	-
Md	41,5	27	34	29	32	31	37,5	38,5	37	37	20,5
Wt	8,5	6,5	8	13	12	13	10	7,7	15	12	24
Ad	-	-	-	-	2	1	-	-	-	-	-
Всего	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
В том числе:											
F	17	53	33	22	35	27,5	20	38	22	27	45
Eg	33	13	25	39	18	27,5	32,5	18	25	26	10,5

Примечание. Классы ареалов: I – европейский бореально-неморальный, II – европейско-западносибирский бореальный, III – евразийский тип-арктически-бореальный, IV – евразийско-американский гипоарктически-бореальный.

Подклассы ареалов: 1 – западноевропейский, 2 – средиземноморско-малоазиатский, 3 – дальневосточный ЭЦГ; Br – бореальная, Nm – неморальная, Nt – нитрофильная, Pn – боровая (в каждой из первых четырех групп объединены лесные и опушечные виды); Ox – байрачных лесов, Md – разных лугов и степей, Wt – низинных болот, земноводных (прибрежно-водных) видов, внутриводных видов и видов свежего аллювия; Ad – адвентивные виды, F – все лесные виды; Eg – все опушечные виды

еще и наличием видов почти во всех подклассах. Хотя выборка (470 видов) явно мала для того, чтобы сделать заключение об ареалогической структуре флоры лесного пояса Восточной Европы в целом, все же следует обратить внимание на то, что евразийские и евразийско-американские виды, характеризующие ядро древней (тургайской, по А.И. Толмачеву, 1954) флоры умеренного пояса северного полушария, вместе составляют более половины (58%) исследованных видов. Это косвенно подтверждает правоту представлений о наличии на территории Восточной Европы плейстоценовых рефугиумов (Морозова, Кожаринов, 2001).

Ареалогический анализ флоры лесного пояса Европейской России проведен совместно с анализом ее эколого-ценотической структуры (см. раздел 3.2). В результате, в пределах анализируемой совокупности видов лесного пояса Восточной Европы, выявлены следующие закономерности распределения эколого-ценотических групп видов, ареалы которых относятся к разным классам и подклассам (табл. 3.27).

Во всех классах доля лесных (F) и опушечных (Eg) видов составляет немногим более половины от 470 видов. При этом надо подчеркнуть, что анализировались виды из геоботанических описаний только лесных сообществ. Это свидетельствует о гетерогенном характере эколого-ценотической структуры флоры лесного пояса. Как было показано в главе 1, гетерогенность среды сообществ – следствие средообразующей деятельности ключевых видов растений и животных. Хотя современные леса и представлены сообществами, находящимися в основном на ранних стадиях демутиаций и не обладающими, в полной мере, природной гетерогенностью, она в некоторой степени имитируется антропогенными преобразованиями.

В первых трех классах доли лесных и опушечных видов примерно равны. В четвертом классе (евразийско-американском) доля лесных (F) видов значительно больше, чем опушечных (Eg). Причины этого соотношения пока не ясны, для их выяснения требуются дополнительные исследования, в первую очередь, расширения БД по ареалам.

Анализ соотношений видов семи основных ЭЦГ (от Vg до Wt) показывает (см. табл. 3.27), что в первых трех классах самые большие доли у неморальной (Nm в целом, включая лесные и опушечные виды) и обобщенной луговой (Md в целом, включая луговые и степные виды) групп. Доля последней сходна с такой, рассчитанной на основе определения принадлежности к конкретной ЭЦГ у 1456 видов из геоботанических описаний лесных сообществ Восточной Европы (см. табл. 3.27). Доля неморальных видов в нашей выборке значительно выше, что может быть объяснено недостатком данных. Однако и при значительно более полной выборке (1456 видов), доля неморальных видов в 2,0–2,5 раза выше, чем доли остальных лесных групп (см. табл. 3.27).

В последнем классе доли бореальных, неморальных, нитрофильных и обобщенной луговой групп близки по значениям, причем доля бореальных видов выше, чем неморальных. Вопрос о том, представляет ли это соотношение специфику класса или особенность выборки, пока остается открытым.

Некоторые соотношения видов разных ЭЦГ в подклассах одного класса весьма интересны для формирования представлений о генезисе ареалов ви-

дов разных ЭЦГ. Так, доля неморальных видов максимальна в средиземно-морско-малоазиатском подклассе европейского бореально-неморального класса (см. табл. 3.27) и минимальна в дальневосточном подклассе евразийского гипарктическо-бореального класса. Можно предположить, что происхождение неморальных элементов в большой степени связано с горными территориями Средиземноморья и Малой Азии.

Значения долей обобщенной луговой группы близки в пределах выделенных классов и подклассов. Вероятно, виды светлых местообитаний, связанные в своем генезисе с крупными дикими стадными фитофагами, господствовавшими на равнинных территориях Евразии с конца плейстоцена и в плейстоцене, сохранились на тех участках их древнего ареала, где ландшафтная структура территории и способ хозяйствования в голоцене способствовали этому.

Сходная эколого-ценотическая структура совокупностей видов, существенно различающихся по типам ареалов, может быть свидетельством сходной функциональной организации лесных ландшафтов, обусловленной однотипными средообразующими воздействиями ключевых видов разных таксонов.

Все многообразие ареалов видов растений восточноевропейских лесов можно разделить на две большие группы: *сплошные (целостные)* и *прерывистые (дизъюнктивные)*. Исходя из гипотезы целостности первичного ареала, можно рассматривать прерывистые ареалы как результат нарушения когда-то непрерывного распространения видов вследствие изменений природной среды или антропогенных воздействий на протяжении третичного и особенно четвертичного периодов. Вместе с тем разнообразие типов ареалов может быть также функцией специфических реакций организмов на изменение условий существования. Согласно И.К. Пачоскому (1910) и А.И. Толмачеву (1958), расчленение некогда целостного ареала может произойти в результате развития самого вида, в результате его адаптации к местным природным условиям и приводящим к замещению его другим – производным от первого – видом на некоторой части его ареала.

Упомянутые сплошные ареалы можно так назвать лишь условно. Известно, что в пределах сплошного ареала вид распространен не непрерывно, а только в местообитаниях, отвечающим его экологическим потребностям («кружево ареала»). Подробное изучение распространения видов внутри ареала, исследование особенностей размещения и обилия видов в связи с особенностями среды (на разных элементах рельефа, разных почвах) и в разных растительных сообществах, привело к формированию представлений об эколого-фитоценотическом оптимуме вида (Носова, 1973, 1983).

При выяснении эколого-фитоценотического оптимума вида в современном растительном покрове необходимо четко разделять природные причины отсутствия видов в тех или иных местообитаниях, экотопические и антропогенные. Последние могут быть экотопическими (отсутствие ясеня обыкновенного в большинстве широколиственных лесов, почвы которых сильно обеднены в результате многочисленных рубок); ценотическими (отсутствие березы и осины в сомкнутых ельниках, где отсутствуют окна и ВПК); диаспорическими (отсутствие липы в лесах, сформировавшихся на месте больших пашен, в связи с очень медленными темпами расселения).

Сукцессионное состояние большинства современных лесных сообществ и сложная история их многовекового преобразования на территории Восточной Европы сильно затрудняют выяснение причин отсутствия видов в тех или иных местообитаниях и вербальную реконструкцию «кружева ареала». Так, изучение особенностей распространения *Anemone nemorosa* и эксперименты, проведенные в ельниках, березняках и осинниках, сформированных рубками, показало, что ведущим фактором, ограничивающим внедрение ветреницы в травяной покров этих лесов, является конкуренция за почвенную влагу с деревьями и травами (в первую очередь – с *Carex pilosa*), образующими плотную дернину и перехватывающими необходимую для развития ветреницы дубравной почвенную влагу (Носова, 1983). Вполне вероятно, что в квазиклиматических лесах с хорошо выраженной мозаикой окон и ВПК, где конкурентные отношения менее напряженные, есть микро-местообитания, где этот вид будет устойчиво существовать в одном сообществе с теми деревьями и травами, которые в сукцессионных сообществах препятствуют этому.

Довольно часто в современных сукцессивных сообществах причина отсутствия вида – дальность источников зачатков (семян или вегетативных диаспор). Это показано на примере *Asperula odorata* (Дылис, Носова, 1982) – широко распространенного вида с высоким обилием в широколиственных и хвойно-широколиственных лесах в Московской области. Этот вид полностью отсутствовал в травяном покрове сложных хвойно-широколиственных лесов с богатыми и свежими почвами, явно благоприятствующими его произрастанию, на опытном Малинском стационаре в Краснопахорском лесхозе. Искусственный посев семян в дубо-ельник зеленчуково-волосистоосоковый, в ельник лещиново-волосистоосоковый и дубо-липняк волосистоосоковый показал, что в модельных сообществах отсутствуют экотопические и ценоотические факторы, препятствующие росту, развитию и размножению ясенника. Можно предположить, что наиболее вероятные причины отсутствия вида в исследованных сообществах – диаспорические. Известно, что около 45% лесных территорий этого лесничества были распаханы в прошлом и, вероятно, не все потенциальные обитатели травяного покрова восстановили свои позиции. Однако для однозначного заключения о причинах отсутствия *Asperula odorata* надо более подробно исследовать биологию и экологию этого вида в лесах с хорошо выраженной мозаикой окон и ВПК.

Развитие представлений о причинах современного и восстановленного узора ареала того или иного вида видится в нескольких направлениях: 1) детальное изучение биологии видов и популяционных стратегий, 2) количественная оценка параметров фундаментальной и реализованной экологических ниш вида, 3) формирование представлений о потенциальной лесной растительности на локальном, региональном и континентальном уровнях.

В настоящее время благодаря геоинформационным технологиям появилась реальная возможность выявить мозаичную структуру ареалов видов растений с учетом пространственной неоднородности экологических факторов, определяющих дифференциацию растительности. Для решения этой задачи в ЦЭПЛ РАН созданы три компьютерные базы данных: «Леса Европейской части России», «Ареалы видов сосудистых растений» и «База дан-

ных климатических характеристик». Первая содержит информацию о географическом положении, условиях произрастания вида (рельеф, почва, характеристики древесного и кустарникового ярусов), видовом разнообразии и обилии видов, вторая – о географических координатах находок вида, об эколого-фитоценологических условиях обитания и об обилии вида. Возникающая сложность совмещения разнородной и неклассифицированной информации о местонахождениях видов и лесных сообществ, содержащейся в базах данных, решена благодаря созданию классификаторов ранжирования информации. Сбор и формализация БД проводилась с использованием программы ArcView3.0 в формате d-base, что позволило использовать ГИС-технологии для получения разных тематических слоев информации, их совмещения, а также других программ, связанных со статистическими исследованиями. Для формирования карты географических местонахождений видов растений и лесных сообществ использована карта-основа на территорию России в масштабе 1 : 8.000.000 (в формате «шейп-файла» в программном обеспечении фирмы ESRI и программными продуктами AUTO CAD) и программы ArcView3.0.

Для анализа влияния гидротермических условий на распространение вида была использована база данных климатических характеристик для территории России. Построение карт гидротермических условий осуществлялось посредством программного продукта ArcView Spatial Analyst (на основе базы гидроклиматических данных). Среди 27 гидроклиматических характеристик наиболее репрезентативны: гидротермический коэффициент, сумма температур периода со средней суточной температурой выше 10 °С, количество осадков за вегетационный период.

Для оценки приуроченности исследуемых видов к типам ландшафтов для территории Восточной Европы создана цифровая ландшафтная карта, основой которой послужила ландшафтная карта СССР, масштаб 1 : 4000000, редактор А.Г. Исаченко (1988).

Среди комплекса видов растений, различающихся по особенностям географического распространения, экологии, фитоценологии и генезису, для детального анализа ареалов выделен ряд диагностических видов двух классов лесной растительности: Vaccinio-Piceetea (бореальные леса): *Linnaea borealis* (линнея северная), *Orthilia secunda* (ортилия однобокая), *Gymnocarpium dryopteris* (голокучник обыкновенный), *Oxalis acetosella* (кислица обыкновенная); и Querceto-Fagetea (неморальные леса): *Asarum europeum* (копытень европейский), *Viola mirabilis* (фиалка удивительная), *Galium odoratum* (подмаренник душистый).

Ареалы бореальных видов – *Linnaea borealis*, *Orthilia secunda* и *Gymnocarpium dryopteris* – отличаются от ареалов неморальных видов – *Asarum europeum*, *Viola mirabilis*, *Galium odoratum* – по гидроклиматическим характеристикам и ландшафтной приуроченности. Климатические характеристики (диапазоны) в области распространения диагностических видов в Европейской России приведены в табл. 3.27.

Ареалы *Linnaea borealis*, *Orthilia secunda* и *Gymnocarpium dryopteris* имеет одинаковые климатические характеристики; значения гидротермического коэффициента и сумм положительных температур свидетельствуют о более гумидных, чем у *Asarum europeum*, *Viola mirabilis*, *Galium odoratum* условиях обитания. Ареалы неморальных видов: *Galium odoratum*, *Asarum*

**Климатические характеристики (диапазоны) в области распространения
диагностических видов в европейской России**

Виды	Гидротермический коэффициент	Сумма температур выше + 10 °С	Количество осадков за вегетационный период, мм
<i>Linnaea borealis</i>	1,6–2,0	200–2500	50–400
<i>Orthilia secunda</i>	1,6–2,0	200–2500	50–400
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	1,6–2,0	300–2500	50–400
<i>Oxalis acetosella</i>	1,6–2,0	800–2000	120–400
<i>Asarum europeum</i>	0,9–2,0	1400–3000	140–250
<i>Viola mirabilis</i>	0,6–2,0	1400–3000	130–250
<i>Galium odoratum</i>	1,0–2,0	1400–3000	160–250

europeum, *Viola mirabilis* – по сравнению с бореальными, существенно различаются по значениям гидротермического коэффициента и количеству осадков (табл. 3.28). Область их распространения характеризуется большей теплообеспеченностью и меньшей гумидностью климата. Ареал *Oxalis acetosella* по этим параметрам (табл. 3.27) занимает промежуточное положение между типично бореальными и типично неморальными лесными видами.

3.7.2. Ареалы некоторых диагностических бореальных видов

Ареал *Linnaea borealis* на территории России сплошной; он охватывает весь лесной пояс и частично лесотундру и тундру от Кольского полуострова и Балтийского моря на западе до Чукотки и Южного Приморья на востоке (евразийско-американский класс ареала). Изолированные местонахождения известны в Карпатах и на Кавказе. За пределами России *Linnaea borealis* встречается на севере Средней и Западной Европы, в северной Монголии, в горах Средней Азии, Китая, Кореи, на северных островах Японии, а также в северной Америке и на Аляске.

Анализ ареала *Linnaea borealis* и ее ландшафтной (см. Вклейку, рис. 1) и эколого-фитоценотической приуроченности на территории Восточной Европы выявляет, прежде всего, тесную связь с бореальными (темнохвойными) лесами из ели, кедра, пихты на Русской равнине, в горных лесах Урала и южной Сибири, а также с темнохвойно-лиственничными лесами Восточной Сибири. Менее характерен этот вид для светлохвойных лиственничных и сосновых лесов. Под их пологом *Linnaea borealis* встречается, главным образом, в сукцессивных сообществах центральных и южных частей ареала. В неморально-бореальных (хвойно-широколиственных) и неморальных лесах вид редок, хотя есть отдельные местонахождения в ландшафтах северных и типичных степей.

В эдафическом отношении необходимо отметить преимущественное тяготение *Linnaea borealis* к более богатым суглинистым, а на севере – к карбонатным грунтам, в южных областях вид встречается чаще на бедных песчаных и супесчаных грунтах. Областью экологического оптимума *Linnaea borealis* на анализируемой территории можно считать темнохвойные леса Русской равнины.

Ареал *Orthilia secunda* – дизъюнктивный. Основная часть представляет собой широтную полосу от Атлантического побережья Европы до Прибайкалья. Более четкое проведение восточной границы основной части ареала *Orthilia secunda* довольно сложно, так как в Средней и Восточной Сибири вид заменяется близким видом *Orthilia obtusata* (Turez.) Hara; между ними есть переходные формы. Крупная изолированная часть ареала *Orthilia secunda* есть на юге Дальнего Востока, и включает российское Приморье, Курильские острова и остров Сахалин, а также северную Японию. В Северной Америке *Orthilia secunda* растет от Аляски до Лабрадора, а на юге до Калифорнии и северного Мичигана. Кроме того, этот вид найден в горах Южной Европы, Кавказа, Восточного Китая, в Гималаях и на Камчатке.

Анализ ландшафтной (см. Вклейку, рис. 2) и эколого-фитоценотической приуроченности *Orthilia secunda* показывает, что вид встречается в тех же типах ландшафтов, что и *Linnaea borealis*. Более точно оценить количественное участие этих видов в одних и тех же типах ландшафтов пока невозможно в связи с недостатком информации.

В отличие от предыдущего вида, *Orthilia secunda* в бореальной и неморально-бореальной полосах широко распространена не только в темнохвойных, еловых и елово-пихтовых, но и в сосновых лесах. В первую очередь это связано с некоторыми особенностями биологии и экологии вида: огромной семенной продуктивностью и легкостью семян, которые распространяются воздушными течениями, способностью расти на обнаженных субстратах и пр. (раздел 3.5). Поэтому *Orthilia secunda* широко распространена не только в поздне-сукцессионных темнохвойных лесах, но и в ранне-сукцессионных сосновых лесах, где в отсутствие конкурентов она часто образует крупные скопления, часто вместе с видами рода *Pyrola*. В неморальной полосе (в зоне широколиственных лесов и в лесостепи) на песчаных и супесчаных почвах сосновые леса становятся основным типом местообитаний данного вида.

Ареал *Gymnocarpium dryopteris* протягивается в виде сплошной полосы от берегов Балтийского моря до побережья Тихого океана. В пределах европейской части России и Западной Сибири область распространения этого вида охватывает весь лесной пояс, а местами проникает в пределы лесотундры и лесостепи. В Средней Сибири *Gymnocarpium dryopteris* известен в Прибайкалье и Забайкалье. На Дальнем Востоке он распространен от полуострова Камчатка и северного побережья Охотского моря до южного Приморья. Кроме того, на севере Сибири отмечено два изолированных местонахождения этого вида: в долине реки Енисей севернее Туруханска и в долине реки Анадырь, которые Л.Н. Тюлина (1964) рассматривает как реликтовые. Большое число находок *Gymnocarpium dryopteris* вне основной части ареала, обнаружено в горах Кавказа, и две находки в горах Крыма. За пределами территории бывшего СССР вид распространен в Западной и Средней Европе, Скандинавии, в Восточной Азии, Гималаях и в Северной Америке.

Анализ ландшафтной (см. Вклейку, рис. 3) и эколого-фитоценотической приуроченности *Gymnocarpium dryopteris* показывает, что этот вид по рассматриваемым характеристикам проявляет большое сходство с двумя предыдущими видами. Это представляется вполне очевидным в связи со сходством ареалов, принадлежностью к одной ЭЦГ и длительной совместной историей развития (Толмачев, 1954). В современных лесных сообществах, представленных преимущественно ранне-сукцессионными этапами восстановле-

ния лесной растительности, *Gymnocarpium dryopteris* тяготеет к южнотаежным, хвойно-широколиственным (подтаежным) и широколиственнолесным типам ландшафтов (см. рис. 3.9). Однако на поздних стадиях сукцессий он становится обычен в средне- и северотаежных ландшафтах, а также в лесных рефугиумах за пределом сплошного распространения северотаежных лесов.

Ареал *Oxalis acetosella* на территории России, как и ареал *Gymnocarpium dryopteris*, протягивается в виде сплошной полосы от берегов Балтийского моря до побережья Тихого океана. В пределах европейской части России область распространения *Oxalis acetosella* охватывает большую часть лесного пояса, в Западной и в Средней Сибири – верховья и средние течения Оби, Енисея и их притоков. На Дальнем Востоке этот вид встречается на Камчатке, Сахалине, в Приморье. За пределами территории бывшего СССР вид распространен в Западной и Средней Европе, Скандинавии, в Восточной Азии, Гималаях.

Анализ ландшафтной (см. Вклейку, рис. 4) и эколого-фитоценотической приуроченности *Oxalis acetosella* (Носова и др., 2002) показывает, что этот вид отличается от трех предыдущих меньшим разнообразием типов ландшафтов, где он произрастает. Так, он отсутствует, с одной стороны, в северотаежных ландшафтах Карелии, а с другой – в лесостепи Русской равнины. В современных лесах область экологического оптимума *Oxalis acetosella* – южнотаежные, подтаежные и отчасти широколиственные леса. Здесь кислица обычно доминирует на средних стадиях сукцессий, в сообществах, сформированных первым поколением темнохвойных видов (подробнее см. главу 6.4). В средней и северной тайге этот вид в современных лесах встречается на наиболее плодородных почвах, подстилаемых карбонатными суглинками и песками; в лесостепи – в наиболее хорошо увлажненных тенистых лесах (Носова и др., 2002).

3.7.3. Ареалы некоторых диагностических неморальных видов

Ареал *Galium odoratum* дизъюнктивный. Основная область – европейская часть России. Редкие местонахождения обнаружены на Алтае, в Восточной Сибири – в Ангаро-Саянском районе и на Дальнем Востоке – в Усурии, Сахалине и Курильских островах. За пределами России *Galium odoratum* встречается в Средней и Атлантической части Европы, Скандинавии, Балкано-Малоазиатском регионе, северной части Ирана, западном и восточном Средиземноморье, Японии и Китае.

Анализ ландшафтной (см. Вклейку, рис. 5) и эколого-фитоценотической приуроченности *Galium odoratum* показывает, что вид связан с широколиственными и хвойно-широколиственными (подтаежными) или южнотаежными лесами. В хвойно-широколиственной и южнотаежной подзонах этот вид приурочен, главным образом, к старовозрастным или разновозрастным многовидовым лесам на богатых почвах, а также к производным широколиственным, реже мелколиственным лесам, возникшим после их рубок.

Ареал *Asarum europium* также дизъюнктивный. Основная область – европейская часть России. Изолированные местонахождения известны в Тюменской, Новосибирской, Кемеровской областях, на Алтае. За преде-

лами России *Asarum europium* встречается в Атлантической, Средней и Южной части Европы, в Балкано-Малоазиатском регионе, северном Казахстане.

Анализ ландшафтной (см. Вклейку, рис. 6) и эколого-фитоценотической приуроченности *Asarum europium* показывает, что по разнообразию типов ландшафтов этот вид сходен с одной стороны, с *Galium odoratum* и, с другой – с *Oxalis acetosella*. Так же, как и *Galium odoratum*, *Asarum europium* связан с ландшафтами широколиственных лесов и лесостепи, и как *Oxalis acetosella* – с ландшафтами хвойно-широколиственных и южнотаежных лесов. В современных лесах область экологического оптимума *Asarum europium* простирается от южнотаежных до широколиственных лесов. Здесь копытень обычно присутствует на средних и поздних стадиях сукцессий, в сообществах, где заметна доля широколиственных видов деревьев.

Viola mirabilis широко распространена в Европе от Скандинавии до восточной части Франции, северной части Италии, Австрии и стран Балканского полуострова. В России вид обычен в европейской части, на Урале, но редок на Западно-Сибирской низменности, Алтае и еще реже – на юге Красноярского края, в окрестностях Иркутска и Балаганска. В широколиственных лесах Дальнего Востока *Viola mirabilis* заменяет близкий вид *V. Brachysepala Maxim* (Горчаковский, 1968).

Анализ ландшафтной (см. Вклейку, рис. 7) и эколого-фитоценотической приуроченности *Viola mirabilis* показывает, что вид связан в основном с ландшафтами широколиственных, реже хвойно-широколиственных (подтаежных) лесов. В широколиственных лесах *Viola mirabilis* чаще встречается в старовозрастных лесах на богатых почвах, в хвойно-широколиственных лесах – в производных широколиственных сообществах, сформировавшихся после рубок.

Бореальные и неморальные виды, чьи ареалы подробно проанализированы, относятся к комплексу видов, который Т. Липпмаа (Lippmaa, 1938) назвал *Galeobdolon-Asarum-Asperula Union*. Этот союз представлен 17 бореальными и неморальными видами, в их число входят и рассмотренные ранее. Изучение распространения всех этих видов на территории Северной Евразии, проведенное Липпмаа, позволяет заключить, что основные части их ареалов совпадают. Ареалы одних видов совпадают только на территории Европы (виды европейского бореально-неморального класса): *Galeobdolon luteum*, *Pulmonaria obscura*, *Mercurialis perennis*; другие – на территории Европы и части Сибири (виды европейско-западносибирского бореального класса): *Actea spicata*, *Asarum europaeum*, *Galium odoratum*, *Lathyrus vernus*, *Stellaria holostea*; или – всей северной Евразии (виды евразийского гипарктическо-бореального класса): *Fragaria vesca*, *Maianthemum bifolium*, *Melica nutans*, *Milium effusum*, *Oxalis acetosella*, *Paris quadrifolia*, *Rubus saxatilis*, *Trientalis europaea*, *Viola mirabilis*.

Можно предположить, что представленная последовательность видов отражает этапы формирования голоценовой флоры лесного пояса северной Евразии в результате природных и антропогенных событий плейстоцена и голоцена. Однако содержательный анализ этого процесса – задача будущих исследований.

Анализ эколого-ценотической структуры групп видов, чьи ареалы относятся к разным классам, выявил интересную закономерность: во всех классах есть виды, относящиеся к разным эколого-ценотическим группам. Более того, эколого-ценотическая структура групп видов из разных классов ареалов проявляет значительное сходство: господство неморальных и луговых видов и присутствие видов всех выделенных в современной флоре лесного пояса эколого-ценотических групп.

Эта особенность эколого-ценотической структуры совокупностей видов, предположительно имеющих разный генезис и сформировавшихся в разные периоды плейстоцена и плейстоцена, свидетельствует о том, что во все эти времена растительный покров Северной Евразии был представлен лесными и травяными экосистемами, существующими благодаря средообразующей деятельности ключевых видов растений и животных. Подобное заключение сделано в разделе 2.1. на основе разностороннего анализа природных условий плейстоцена.

Анализ ареалов некоторых диагностических видов неморальной и бореальной эколого-ценотических групп позволяет предположить, что все они – дериваты единого неморально-бореального комплекса видов, ведущих свое происхождение от смешанных (хвойно-широколиственных) лесов тургайского типа.

3.8. Состав и синузальная структура мхов лесного пояса

Бриофлора, т.е. флора мохообразных, лесных равнинных территорий Европейской России довольно бедна и насчитывает в отдельных областях в среднем 250–300 видов (Абрамова, Абрамов, 1977; Абрамов, Вьюнова, 1983; Арискина, 1978; Воробьев, 1983; Игнатов, Игнатова, 1990; Игнатов, 1993; Попова, 1998а; 1998б; Попова, 1999; Попова, Золотов, 1998; Хмелев, Попова, 1988; Черепанова, 1971; Шубина, Железнова, 2002 и др.). Из этого числа видов в лесных сообществах в целом обитает 150–170 видов, но в каждом типе сообществ их еще меньше. Максимум видов (80–110) – в полидоминантных малонарушенных сообществах (в дубравах и в хвойно-широколиственных лесах); минимум (20 видов и меньше) – в ксерофитных или мезофитных монодоминантных сообществах (в сосняках лишайниковых, сосняках и ельниках черничниках).

Таксономический анализ бриофлор малонарушенных лесных сообществ показывает преобладание на дренированных территориях таких семейств как *Amblystegiaceae*, *Dicranaceae*, *Brachytheciaceae*, *Bryaceae*, *Mniaceae*, *Hypnaceae*, *Polytrichaceae*, а на заболоченных территориях доминирующее положение во флоре занимает семейство *Sphagnaceae*. Преобладание этих семейств во флоре лесных сообществ вполне естественно, так как значительная их часть являются эпифитными и эпиксильными видами (Абрамова, Абрамов, 1977; Рыковский, 1980; Хмелев, Попова, 1988).

В зависимости от экологических условий в лесных сообществах выделяют три типа синузий (группировок) мхов, приуроченных к разным микроестообитаниям (микросайтам): 1) эпигейные мхи – мхи напочвенного покрова, 2) эпифитные мхи, обитающие на стволах живых деревьев, 3) эпиксильные мхи – мхи гниющей древесины (Савич, Савич, 1924; Лазаренко, 1936; Улычна, 1955; Мельничук, 1956). Некоторые авторы среди эпигейных мхов выделяют виды, развивающиеся на подстилке и на нарушенных участках почвы; группу эпифитных мхов разделяют на стволовые (собственно эпифиты) и комлевые, а среди эпиксильных мхов различают мхи, поселяющиеся на свежей и на хорошо разложившейся древесине (Абрамова, Курнаев 1977, Игнатов, Игнатова, 1990; Улычна, 1974).

3.8.1. Бриофлора неморально-бореальной полосы

Эпигейные мхи представляют наиболее гетерогенную группу, видовой состав, степень развития и характер размещения которой зависят от почвенного богатства, увлажнения, рН почвы, освещенности, развития травяно-кустарничкового яруса и подстилки (Аболинь, 1968; Ахминова, 1983; Бардунов, 1974; Рыковский, 1974, 1980; Слука, 1981).

В мезофитных хвойно-широколиственных лесах с хорошо развитым подлеском и травяно-кустарничковым ярусом моховой покров развит слабо, его общее проективное покрытие колеблется от 0,5 до 3%. На сформированной подстилке преимущественно развиваются представители семейств *Brachytheciaceae* (виды рода *Eurhynchium*, *Brachythecium*), *Mniaceae* (*Plagiomnium cuspidatum*, *P. medium*, *P. ellipticum*), *Hylocomiaceae* (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Rhytidiadelphus triquetrus*), а также *Climacium dendroides*, *Rhodobryum roseum*, *Dicranum polysetum*, *Ptilium crista-castrensis* и др.

На нарушенных участках (на осыпающихся склонах оврагов, по берегам рек, на элементах ВПК) растут как типичные напочвенные виды (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum polysetum*, *Ptilium crista-castrensis*, *Rhytidiadelphus triquetrus*), так и виды, характерные только для обнаженных субстратов: *Atrichum ssp.*, *Polytrichum ssp.*, *Pogonatum ssp.*, *Fissidens ssp.*, *Bryum ssp.*, *Ceratodon purpureus*, *Dicranella ssp.* и др. На супесчаных почвах встречается такой достаточно редкий вид как *Schistostega pennata*. В микропонижениях, в условиях повышенного увлажнения, обитают гигрофильные виды (*Plagiomnium ellipticum*, *P. medium*, *P. affine*, *Pseudobryum cinclidioides*, *Rhizomnium punctatum*, *Drepanocladus aduncus*, *Calliergon cordifolium*, *Brachythecium mildeanum*, *B. rivulare*, *Hypnum lindbergii*, *Marchantia polymorpha* и др.).

По мере увеличения увлажнения мхи начинают доминировать в напочвенном покрове (общее проективное покрытие 80–90%, реже 100%). Наиболее активны при этом *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Ptilium crista-castrensis*, которые по мере заболачивания и развития кочковатого микрорельефа смещаются на кочки, между которыми развиваются *Sphagnum ssp.*, *Polytrichum commune*, *P. strictum*. В гигрофильных сообществах флора эпигейных видов более разнообразна. Кроме перечисленных ранее мхов, здесь имеются специфичные виды: *Calliergonella cuspidata*, *Aulacomnium palustre*, *Plagiochila major*, *Rhytidiadelphus squarrosus*, *Warnstorfia ssp.* и др.

(Арискина, 1962; Рыковский, 1974; 1980; Дылис с соавт., 1973; Тархова, 1972, Игнатов с соавт. 1998).

Эпифитные мхи образуют относительно небольшую группу, в которую входят как облигатные, так и факультативные эпифиты. В мезофитных сообществах неморально-бореальной полосы на стволах лиственных деревьев в самой верхней части ствола формируются синузии, в которых наиболее обычны виды родов *Orthotrichum*, *Frullania*, а также *Pylaisiella polyantha*, *Radula complanata*, *Ptilidium pulcherrimum*. Несколько ниже по стволу (до 2,0–2,5 м над почвой) к ним добавляются *Platygium repens*, *Leskeella nervosa*, *Leucodon sciuroides*, *Neckera pennata*, *N. complanata*, *Homalothecium sericeum*, *Metzgeria furcata*, *Lejeunea cavifolia*. Четыре последних вида встречаются преимущественно на западе неморально-бореальной полосы Европейской России (Рыковский, 1980).

В гигрофильных пойменных сообществах доминируют виды рода *Anomodon*, а также *Homalia trichomanoides*, *Leskea polycarpa*; на севере неморально-бореальной полосы довольно часто (особенно на осине) доминирует *Sanionia uncinata*. В основании стволов (до 0,5 м) наиболее обычны *Eurhynchium ssp.*, *Brachythecium ssp.*, *Amblystegium serpens*, *Platydictia subtilis*, *Calli cladium haldanianum*, *Hypnum pallescens*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Mnium stellare*, *Hypnum cupressiforme* (на западе), *Sanionia uncinata* и др. На корнях часто растут напочвенные виды (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum polysetum*, *Ptilium crista-castrensis*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Climacium dendroides*).

Бриофлора коры широколиственных деревьев и осины отличается большим разнообразием, по сравнению с хвойными деревьями (елью, сосной, пихтой, лиственницей), на коре последних поселяются преимущественно ацидофильные виды: *Plagiothecium laetum*, *Orthodicranum montanum*, *Dicranum scoparium*, *Ptilidium pulcherrimum*, а на корнях развиваются *Eurhynchium pulchellum*, *Hypnum pallescens* (или *H. cupressiforme*), *Brachythecium salebrosum*, *B. reflexum*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens* и др.

В гигрофильных сообществах видовой состав эпифитных синузий бриофитов хвойных и лиственных деревьев сходен; здесь растут одни и те же виды: *Homalia trichomanoides*, *Pylaisiella polyantha*, *Plagiomnium cuspidatum*.

Большим своеобразием характеризуются эпифитные синузии березы. Мхи формируют куртины в самом основании стволов берез и только на трещиноватой коре. Здесь доминируют *Orthodicranum montanum*, *Dicranum scoparium*, *Ptilidium pulcherrimum*, реже *Plagiothecium ssp.*, *Pohlia nutans* и др. На юге неморально-бореальной полосы, по мере увеличения сухости воздуха, на коре березы довольно часто появляется *Orthotrichum speciosum* (Арискина, 1963; Рыковский, 1980; Игнатов с соавт. 1998; Баишева, Соломещ, Игнатова, 1993, Баишева, 1995; 2000).

Собственно эпифитные виды довольно редко существуют в качестве эпиксильных, за исключением тех случаев, когда при падении дерева условия увлажнения и освещения меняются незначительно, однако факультативные эпифиты часто поселяются на гниющей древесине. В целом восточно-европейский комплекс эпифитов флористически более беден по сравнению с западноевропейским (Баишева, Соломещ, Игнатова, 1993), что, в целом, объясняется большей континентальностью климата. По мере усиления кон-

тинентальности климата эпифитные виды переходят на каменистые субстраты (Бардунов, 1974; Баишева, Соломещ, Игнатова, 1993).

Эпиксильные мхи. На начальных этапах разложения упавшие стволы наиболее активно заселяют вегетативно подвижные виды: *Callicladium haldanianum*, *Brachythecium salebrosum*, *Amblystegium serpens*, *Hypnum pallescens* (*cupressiforme*), *Sanionia uncinata*. По мере дальнейшего разложения древесины к ним подселяются как преимущественно эпиксильные (*Plagiothecium laetum*, *Pohlia nutans*, *Orthodicranum* ssp., *Dicranum scoparium*, *Tetraphis pellucida*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Lophocolea heterophylla*, *Blepharostoma trichophyllum*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Calypogeia* spp. – большинство печеночников являются облигатными эпиксилами), так и типично напочвенные виды (Рыковский, 1980; Игнатова, Игнатов, 1992; Игнатов с соавт. 1998; Баишева, Соломещ, Игнатова, 1993; Баишева, 1995; 2000).

Антропогенные нарушения синузий бриофитов. Изменение гидрологического режима, освещенности, состава древесного яруса и др. вызывают коренные преобразования синузий бриофитов. Незначительные нарушения, не затрагивающие изменения состава древостоя и связанные лишь с угнетением травяно-кустарничкового яруса, положительно влияют на видовое разнообразие бриофитов в лесных сообществах (особенно эпигейных видов). Вырубки древостоя и сопутствующее увеличение увлажнения почвы также оказывают положительное влияние на развитие напочвенного мохового покрова в формирующихся монодоминантных сообществах (в сосняках – *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, *Ptilium crista-castrensis*, ельниках – *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, несколько реже в березняках). Мхи принимают активное участие в развитии процесса заболачивания, который может стать необратимым.

Однако наряду с формированием моно- или олигодоминантных группировок мхов на почве, общее видовое разнообразие мхов сокращается в связи с отсутствием микроместообитаний, формирующихся при развитии ВПК, первыми исчезают виды обнаженных субстратов (Гордеева, Игнатова, Уланова, 1990; Абрамова, 1995).

Состав эпифитов видов также меняется. В первую очередь из сообществ выпадают нейтрофильные и слабоацидофильные виды, обитающие на коре старых деревьев (*Anomodon* ssp., *Leucodon sciuroides*, *Neckera pennata*, *Homalia trichomanoides*, *Homalothecium sericeum* и др.). В сообществах, где возраст деревьев невелик, синузии мхов часто представлены только 2–3 видами.

В молодых лесах, сформированных после рубок, в связи с отсутствием валежа или его малочисленностью и мелкими размерами очень беден видовой состав эпиксильных зеленых мхов и почти совсем нет печеночников.

3.8.2. Бриофлора неморальной полосы

Для таксономической структуры бриофлор в малонарушенных широколиственных лесах, в основном, характерно преобладание тех же семейств, что и в хвойно-широколиственных лесах: *Amblystegiaceae*, *Dicranaceae*, *Brachytheciaceae*, *Bryaceae*, *Mniaceae*, *Hypnaceae*. Различие состоит практически в полном отсутствии семейства *Sphagnaceae*, свойственного для заболоченных территорий; меньшей роли семейств *Polytrichaceae*, *Mniaceae* (Хмелев, Попова, 1988), где преобладают бореальные виды, и большей роли се-

мейств *Fissidentaceae*, *Orthotrichaceae* с неморальными видами (Черепанова, 1971; Симонов, 1972). По мере остепнения широколиственных лесов в списках их бриофлор появляются виды аридного семейства *Pottiaceae* (Черепанова, 1975; Бойко, 1991).

Эпигейные мхи. В широколиственных мезофитных лесах с хорошо развитым подлеском и травяно-кустарничковым ярусом моховой покров развит слабо. Его общее проективное покрытие колеблется от 0,5 до 3%. Обычно он включает *Atrichum ssp.*, *Fissidens ssp.*, *Eurhynchium ssp.*, *Plagiomnium ssp.*, *Mnium stellare*, *Bryum ssp.*, *Ceratodon purpureus*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum polysetum*, *Climacium dendroides* и др. (Игнатова, Игнатов, 1992; Абрамова, Курнаев, 1977).

В ксерофитных сообществах растут такие виды, как *Camptothecium lutescens*, *Brachythecium albicans*, *Ceratodon purpureus*, *Bryum argenteum* и др. Здесь же часто формируется весенняя напочвенная синузия из видов эфемеров и эфемероидов – преимущественно представителей семейства *Pottiaceae* (Черепанова, 1975).

В гигрофильных сообществах широколиственных лесов растут те же виды, что и в хвойно-широколиственных лесах: *Drepanocladus aduncus*, *Calliergonella cuspidata*, *Hypnum lindbergii*, *Amblystegium ssp.*, *Brachythecium mildeanum*, *Leptodyctium riparium*, *Marchantia polymorpha* и др. (Хмелев, Попова, 1988).

Эпифитные мхи. Распространение эпифитных мхов в широколиственных лесах определяет, главным образом, влажность воздуха. В мезофитных плакорных дубравах мхи иногда поднимаются по стволам лиственных деревьев до 7–8 м, формируя, так же, как и в хвойно-широколиственных лесах, несколько группировок. На коре лиственных деревьев в самой верхней части ствола (до 2,5 м и выше) образуются комплексы, где наиболее характерны такие виды как *Orthotrichum ssp.*, *Frullania ssp.*, *Leucodon sciuroides*. Несколько ниже по стволу (от 0,2–0,3 до 1,5 м над почвой) к ним добавляются *Pylaisiella polyantha*, *Radula complanata*, *Leskea polycarpa*, *Platygyrium repens*, *Leskeella nervosa*, *Neckera pennata*, *Homalothecium sericeum*, *Anomodon ssp.*, *Homalia trichomanoides*. На корнях поселяются *Hypnum ssp.*, *Plagiomnium ssp.*, *Mnium ssp.*, *Amblystegium ssp.*, *Eurhynchium ssp.*, *Brachythecium ssp.*, *Dicranum viride*, *Bryum capillare*, *Lophocolea minor*. Кроме того, здесь присутствуют напочвенные виды *Atrichum undulatum*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, *Climacium dendroides*, *Polytrichum juniperinum*, *Hylocomium splendens*, *Ptilium crista-castrensis*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, а также *Dicranum scoparium*.

Эпифитные бриосинузии плакорных ксерофитных дубрав формируются только в прикомлевой части стволов деревьев и состоят из наиболее ксерофильных видов (*Orthotrichum ssp.*, *Pylaisiella polyantha*, *Radula complanata*, *Leskea polycarpa*, *Leskeella nervosa*, *Leucodon sciuroides*, *Homalothecium sericeum*, *Hypnum cupressiforme* и др.) (Баишева, Соломещ, Игнатова, 1993; Баишева, 1995; 2000; Попова, 1998а; Попова, Золотов, 1998; Хмелев, Попова, 1988; Абрамова, Курнаев, 1977; Симонов, 1972).

Эпиксильные мхи. В целом, состав эпиксильных мхов сходен с таковым в хвойно-широколиственных лесах. Однако из-за более низкой влажности процессы гумификации в дубравах идут медленнее, в связи с чем на упавших стволах разрастаются эпифитные виды, успешно конкурируя с эпиксильными

ми, поэтому на начальных этапах разложения древесины обычны *Orthotrichum ssp.*, *Leucodon sciuroides*, *Pylaisiella polyantha*, *Radula complanata*, *Leskea polycarpa*, *Platygium repens*, *Leskeella nervosa*. По мере деструкции древесины и, соответственно, повышения ее влажности на упавших стволах поселяются *Brachythecium ssp.*, *Amblystegium ssp.*, *Hypnum pallescens*, *Callicladium haldanianum*, *Sanionia uncinata* и др., а позднее *Plagiothecium ssp.*, *Pohlia nutans*, *Orthodicranum ssp.*, *Dicranum scoparium*, *Tetraphis pellucida*, *Plagiomnium cuspidatum*.

Напочвенные виды, как и в хвойно-широколиственных лесах, развиваются на последних стадиях деструкции упавших стволов (Абрамова, Курнаев, 1977; Баишева, Соломещ, Игнатова, 1993; Баишева, 1995; 2000; Попова, 1998а; Попова, Золотов, 1998; Хмелев, Попова, 1988).

Антропогенные нарушения синузий бриофитов в широколиственных сообществах приводят к ксерофитизации сообществ и, как следствие, к повышению роли эвритоных и исчезновению стенотопных, преимущественно более требовательных к увлажнению видов (Рыковский, Масловский, 2000). Нарушения травяно-кустарничкового яруса при антропогенных воздействиях, как и в хвойно-широколиственных лесах, оказывают здесь положительное влияние на развитие напочвенного мохового покрова. В то же время отмечается внедрение несвойственных лесной бриофлоре аридных и увеличение доли рудеральных видов, которые активно заселяют незадерненные участки (*Ceratodon purpureus*, *Funaria hygrometrica*, *Bryum caespiticium*, *B. argenteum*, *Brachythecium albicans*) наряду с другими напочвенными видами (Попова, 1998б; Хмелев, Попова, 1988). При этом общее проективное покрытие может достигать на отдельных участках 100%. На переувлажненных участках массово развивается *Marchantia polymorpha*. Из напочвенного покрова исчезают бореальные виды: *Hylocomium splendens*, *Ptilium crista-castrensis*, *Rhytidiadelphus triquetrus*. Состав эпифитных и эпиксильных видов также меняется.

В целом, ксерофитизация сообществ выражается в смещении эпифитных синузий на основания стволов (высота распространения мхов не более 1,0–1,5 м от уровня почвы), и в сокращении числа гигрофильных эпиксильных видов, характерных для сильно разложившейся древесины (Хмелев, Попова, 1988). Кроме того, среди напочвенных видов редкими становятся обычные в северной части неморальной полосы виды: *Tetraphis pellucida*, *Orthodicranum ssp.*, *Dicranum scoparium*, *Brachythecium reflexum* и др.

3.8.3. Бриофлора бореальной полосы

Хвойные леса, представленные преимущественно еловыми и сосново-еловыми сообществами, в бриологическом отношении довольно однообразны (Ваня, Игнатов, 1993; Игнатов, Игнатова, 1993; Максимов и др., 2000; Шубина, Железнова, 2002; Абрамов, Волкова, 1985; Абрамова, Абрамов, 1977а; Вьюнова, 1989).

Эпигейные мхи в напочвенном покрове ельников-зеленомошников успешно конкурируют с сосудистыми растениями, часто образуя сплошной покров, в котором доминируют *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, *Ptilium crista-castrensis*, *Polytrichum juniperinum*. В травяных ельниках и пихто-ельниках видовое разнообразие мхов значительно вы-

ше, чем в ельниках зеленомошниках: здесь регулярно встречаются *Rhytidiadelphus triquetrus*, *R. subpinnatus*, *Plagiochila porelloides*, *Cirriphyllum piliferum*, *Brachythecium oedipodium*, реже *Rhodobryum roseum*, *Atrichum undulatum*, *Barbilophozia barbata*. Такие почвенные виды как *Sphagnum wilfianum*, *S. quinquifarium*, *Hylocomiastrum umbratum*, рассматриваются как индикаторы старовозрастных южнотаежных еловых лесов (Anderson, Hytteborn, 1991; Frisvoll, Presto, 1997; Gustafsson, Halingbäck, 1988).

В напочвенном покрове заболоченных осоково-травяных темнохвойных лесов присутствуют *Sphagnum squarrosum*, *S. centrale*, *S. girgensonii*, *S. wilfianum*, *S. russowii*, *S. angustifolium*, *Calliergon cordifolium*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Plagiomnium ellipticum*, *Dicranum bonjeanii*, *Aulacomnium palustre*, *Polytrichum commune*, *Brachythecium mildeanum* и др.

Почвенные обнажения (Бугры отсыпки ВПК, крутые склоны оврагов и рек) по видовому составу довольно однородны; вне зависимости от типа почв они заселяются преимущественно видами семейства *Polytrichaceae* (*Polytrichum*, *Pogonatum*, *Atrichum*), *Dicranaceae* (преимущественно виды рода *Dicranella*), *Ceratodon purpureus*, *Tetraphis pellucida*, *Schistostega pennata*, *Saelania glaucescens*, *Pohlia* ssp., *Calypogeja integristipula*, *C. muelleriana* и др.

Эпифитные мхи в таежных лесах представлены довольно бедно (Шубина, Железнова, 2002). Очень редко виды поднимаются по стволу выше двух метров, что, несомненно, связано с негативным влиянием экологических факторов. Лишь *Orthotrichum speciosum* отмечается на высоте 4 м и выше. Типичные эпифиты, встречающиеся выше 1 м, немногочисленны, преимущественно это *Pylaisiella polyantha*, *P. selwynii*, *Neckera pennata*, *Orthotrichum speciosum*, *O. obtusifolium*, *Radula complanata*, *Sanionia uncinata*. Они встречаются в основном на стволах осин и ив, причем именно осина, как дериват неморальной флоры, способствует проникновению неморальных эпифитов далеко на север (Слука, 1978, 1980; Игнатов и др., 1998). Наиболее разнообразны эпифиты лишь в самых основаниях стволов деревьев, где образуются характерные комплексы, которые в зимний период защищены от вымерзания снеговым покровом (Бардунов, 1974). В этих комплексах преобладают такие виды, как *Orthodicranum montanum*, *Brachythecium reflexum*, *B. oedipodium*, *B. salebrosum*, *Hypnum pallescens*, *Callicladium haldanianum*, *Dicranum scoparium*, *D. fuscescens*, *Sanionia uncinata*, *Plagiothecium laetum*, *P. denticulatum*, *Amblystegium serpens*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Ptilidium pulcherrimum*, причем последний вид часто образует монодоминантные синузии. Здесь же часто встречаются и виды напочвенного покрова (*Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Rhytidiadelphus triquetrus*).

Эпиксильные мхи. Синузии этих мхов также довольно однообразны по видовому составу. Упавшие стволы быстро покрываются видами (*Sanionia uncinata*, *Callicladium haldanianum*), обладающими высокой вегетативной подвижностью (Игнатов, Игнатова, 1993). Из печеночников в качестве пионерного вида наиболее часто выступает *Ptilidium pulcherrimum*. Кроме названных видов, на гниющей древесине наиболее обычны *Tetraphis pellucida*, *Dicranum fuscescens*, *D. congestum*, *D. fragilifolium*, *Pohlia nutans*, *Plagiothecium laetum*, *Plagoimnium cuspidatum*, *Oncophorus wahlenbergii*, *Tetraplodon angustatus*, *Thuidium recognitum* и др. Следом за этими видами стволы заселяют эпигейные виды (*Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*).

Из-за высокой влажности воздуха и почвы процесс гумификации древесины в таежных лесах идет довольно быстро, поэтому типично эпиксильные комплексы не успевают сформироваться. Их можно встретить лишь на довольно толстых стволах, где при благоприятных условиях развиваются синузии с большим видовым разнообразием печеночников, среди которых наиболее обычны *Lepidozia reptans*, *Lophocolea heterophylla*, *Blepharostoma trichophyllum*, *Lophozia ventricosa*, *Chiloscyphus pallescens*, *Cephalozia bicuspidata*, *C. lunulifolia* и др. (Södeström, 1988a; 1988b; 1989). В пойменных сообществах на заиленной коре упавших деревьев можно встретить *Fissidens bryoides*, *Myrinia pulvinata*, *Homalia trichomanoides*, *Eurhynchium pulchellum* и др.

Антропогенные нарушения синузий бриофитов. Изменения мохового покрова, происходящие в таежных лесах в результате рубок, сходны с такими в хвойно-широколиственных лесах: обычно развивается сплошной моховой ковер за счет видов как раннесукцессионных, так и квазиклимаксовых стадий. На сухих, открытых в результате рубок или других нарушений, участках развиваются широко распространенные и космополитные виды: *Ceratodon purpureus*, *Polytrichum piliferum*, *P. juniperinum*, *Leptobryum piriforme* (Шубина, 1993). На переувлажненных участках начинают преобладать сфагновые мхи, что связано с развитием процессов заболачивания.

Сокращение видового разнообразия бриофитов происходит за счет выпадения из состава сообществ большинства эпиксильных и эпифитных видов, одновременно уменьшается число видов, населяющих обнаженные субстраты, что связано с отсутствием ВПК (из них остаются только перечисленные выше наиболее распространенные виды). По мере формирования на месте вырубок мелколиственных лесов, сплошной моховой покров фрагментируется за счет развития травяного покрова и листового опада (Шубина и др., 1996). На коре деревьев и порубочных остатках в массе развиваются эпифитные и широко распространенные эпиксильные виды (Дулин и др., 1998), однако, ряд специфичных видов (характерных для коры старых деревьев, ВПК, сильно разложившейся древесины) не восстанавливается.

МЕТОДЫ АНАЛИЗА СОСТОЯНИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

В главе кратко описаны методы, используемые для анализа растительности, некоторые из них опубликованы ранее (Оценка..., 2000; Смирнова и др., 2002). Анализ растительности, кроме оговоренных особо случаев, проводится на основе сведений об участии видов в ярусах А, В, С на пробных площадках. Площадки (геоботанические описания) можно рассматривать как m объектов в n -мерном пространстве признаков (признак – обилие или просто присутствие вида, n – число видов, найденных на всех площадках). Для анализа обычно формируется матрица, в которой строками являются описания (или виды), а столбцами – виды (описания), т.е. формируется прямоугольная матрица размером $m \times n$.

Обычные задачи анализа заданного таким образом многомерного пространства: разбиение объектов (геоботанических описаний или видов) на группы, поиск и нахождение основных экологических факторов (градиентов), определяющих общую структуру и направления варьирования объектов на изучаемой территории. Первая задача решается обычно кластерным анализом или более специальными геоботаническими методами. Вторая – методами ординационного анализа. Однако, классификация и ординация – не альтернативные, а взаимодополняющие друг друга подходы, поэтому часто используются совместно. Классификационные методы удобнее для разделения объектов на дискретные группы, в то время как ординация полезна для визуализации результатов разбиения, оценки взаиморасположения выделенных групп и интерпретации полученной классификации в терминах градиентов среды.

Формально ординационный и кластерный анализ относят к методам многомерной статистики. В назначении их есть, однако, существенное различие: в обычной статистической методологии упор делается на проверку нулевой гипотезы некоторым критерием с последующим вероятностным выводом. Многомерный же анализ проводится с целью выявления в данных скрытых (латентных) взаимосвязей и структур с последующим графическим представлением результатов, т.е., по сути, это описательный подход. За немногими исключениями, проверка статистических гипотез не является основной целью многомерного анализа.

Обзор количественных методов геоботаники, представленный в данной главе, не является исчерпывающим. Вне рассмотрения остались, например, хорошо известные стандартные статистические методы общего назначения – такие, как каноническая корреляция, дискриминантный или дисперсионный анализ. Предпочтение в изложении было отдано специальным методам анализа растительного покрова.

4.1. Градиентный анализ растительности

Градиентный анализ растительности проводится с целью нахождения основных экологических факторов (градиентов), определяющих общую структуру и направления варьирования растительности изучаемой территории.

Для решения этих задач используют ординационные методы. Ординация в экологии – любое упорядочивание объектов вдоль некоторой оси или осей. Объекты располагаются так, чтобы представить графически весь комплекс взаимосвязей между ними и выявить тем самым основную структуру (или структуры) данных. Применительно к анализу растительности это означает, например, что результат ординации геоботанических описаний определяется корреляцией (в широком смысле) между видами, присутствующими в этих описаниях. Результаты ординации дают представление о том, как изменяется видовая структура (состав и обилие видов на площадках) вдоль гипотетических или реально измеренных средовых градиентов.

Различают два типа градиентного анализа – прямой и непрямой. При прямом градиентном анализе геоботанические описания позиционируют (ординируют) в соответствии с *a priori* выбранными средовыми факторами – градиентами, которые измеряются непосредственно при проведении полевых исследований. При непрямом градиентном анализе описания упорядочиваются в соответствии с сопряженностью видов.

Прямой градиентный анализ был впервые предложен и разработан Л.Г. Раменским (Ramensky, 1930), что подтверждено Уиттекером (Whittaker, 1967). В англоязычную литературу прямой градиентный анализ был введен Уиттекером (Whittaker, 1956) в виде простого графического метода анализа связи растительного покрова с высотным градиентом. К этому же варианту анализа близок широко используемый метод расположения геоботанических площадок (или видов) в осях экологических факторов среды, рассчитанных по балльным экологическим шкалам (Оценка..., 2000).

Индикация параметров местообитания с помощью балльных экологических шкал достаточно традиционна в фитоценологии. В нашей стране еще в 50-х годах XX века были разработаны специальные таблицы для конкретных видов растений с целью их использования в лесоводстве (Воробьев, 1953) и луговодстве (Раменский и др., 1956). В геоботанических исследованиях Европейской части России наиболее широко используются отечественные диапазонные экологические шкалы Л.Г. Раменского (Раменский и др., 1956) и Д.Н. Цыганова (1983), а также европейские точечные шкалы Г. Элленберга (Ellenberg, 1974) и Э. Ландольта (Landolt, 1977).

Шкалы Л.Г. Раменского, разработанные в луговодстве, наиболее детальны: диапазоны значений экологических факторов указаны для разных значений проективного покрытия конкретных видов; значения показателей для широко распространенных видов приведены отдельно для разных физико-географических зон. Вследствие высокой детализации диапазона значений каждого экологического фактора в шкалах Л.Г. Раменского, их использование наиболее целесообразно при обработке геоботанических описаний площадок небольших размеров, где можно предполагать незначительные различия условий среды (не более 25 м²), особенно при фитоиндикации луговых сообществ. Таблицы Д.Н. Цыганова, по сравнению с таблицами Л.Г. Рамен-

ского, содержат большее число лесных видов растений и больший набор экологических шкал. Их использование целесообразно для фитоиндикации лесных сообществ, особенно удобно для расчета потенциальной флоры (см. Оценка..., 2000; Смирнова и др., 2002). Таблицы Э. Ландольта содержат балльные характеристики большого числа альпийских видов, что определяет успешность их использования при анализе альпийских сообществ в разных регионах (Онипченко и др., 1999). Таблицы Г. Элленберга наиболее широко известны в Европе, они постоянно уточняются (последняя известная нам редакция относится к 1995 г.); применение их предпочтительно для фитоиндикации сообществ лесной зоны.

При использовании точечных шкал балльная оценка описания по конкретному экологическому фактору вычисляется как среднее значение балльных оценок всех видов, входящих в описание, взвешенное на обилие видов. При использовании диапазонных шкал оценка описания вычисляется одним из трех способов: экстремальных границ, пересечения большинства интервалов, средневзвешенной середины интервала (описание методов см.: Заугольнова и др., 1995; Оценка..., 2000).

Балльные экологические оценки геоботанических описаний можно использовать также для интерпретации градиентов непрямой ординации видов и площадок (см. ниже), для оценки экологического пространства сообществ.

В современной экологической практике проведение прямого градиентного анализа чаще производится формальными (статистическими) методами, из которых наибольшей популярностью пользуется *канонический анализ соответствий* (Canonical Correspondence Analysis, CCA), предложенный ter Braak (1986). Сущность метода в том, что ординация одной матрицы определяется («вынуждается», constrained) множественной линейной регрессией по переменным, составляющими вторую матрицу. В геоботанике это обычно означает ординацию описаний в пространстве, задаваемом известными характеристиками среды. В расчете одновременно участвуют две матрицы – описания/виды и описания/средовые переменные.

Необходимо помнить, что корректное использование CCA предполагает выполнение следующих условий:

- 1) изучается структура сообщества, определяемая частным набором характеристик среды (поиск ведущих градиентов не входит в задачи CCA);
- 2) кривые видовых распределений (вдоль градиентов) одномодальные, колоколовидные;
- 3) натурные данные отвечают статистическим требованиям, накладываемым множественной линейной регрессией.

Первое условие определяет основное различие целей прямого и непрямого градиентного анализа: первый проверяет наличие и силу связи между видами и некоторыми свойствами среды, выбираемыми исследователем, назначение второго – выявить свойства среды, задающие основные градиенты вариации растительности. Второе условие выполняется (в той или иной степени) в большинстве работ по растительному континууму; в том случае, когда отклик видов на факторы можно описать линейной моделью, кроме CCA используются другие методы (ниже). Третье условие может потребовать предварительных преобразований данных; более существенно, однако, что число средовых переменных должно быть значительно меньше, чем число описаний. При последовательном добавлении новых средовых харак-

теристик результаты ССА будут приближаться к непрямо́й ординации, поскольку влияние каждой переменной будет уменьшаться. В случае, когда число описаний равно числу средовых переменных без единицы, влияние последних на ординацию полностью исчезает, при этом корреляция между видами и факторами среды оказывается равной единице, даже если матрица задается случайными числами (McCune et al., 2002).

Несмотря на все ограничения, ССА в настоящее время общепринятый метод анализа связей «виды–среда» при изучении многовидовых сообществ. Большинство работ по прямому градиентному анализу выполнено именно на основе ССА. Из других методов отметим *анализ избыточности* (Redundancy Analysis, **RDA**, ter Braak, 1994).

RDA основан на линейной модели, поэтому ограничен в применении случаями коротких градиентов. Недавно была предложена его модификация (Legendre, Legendre, 1998), названная **db-RDA** (distance-based RDA); db-RDA позволяет исследователю самому задавать меру расстояния между объектами для проведения ординации – ценное качество в многомерном анализе. ССА, для сравнения, не позволяет использовать иную меру расстояния между объектами, кроме встроенного в алгоритм расстояния хи-квадрат. Из-за свойств этой метрики виды с низким общим обилием получают большой вес, что приводит к искусственному противопоставлению описаний с немногими редкими видами остальному массиву – т.е., появляются выбросы (outliers), снижающие качество анализа. Метод db-RDA лишен подобных недостатков, поэтому он весьма перспективен.

При исследовании связи между одним или немногими видами и средой применяются другие подходы – например, различные варианты регрессионного анализа (Jongman et al., 1995).

Непрямой градиентный анализ также традиционно проводится на основе ординации, но используется только основная матрица – описания/виды.

Привлекательность этого подхода состоит в том, что он не требует предположений о ведущих средовых градиентах, поскольку их нахождение и является одной из главных целей анализа. Получаемые в результате анализа ординационные оси интерпретируются далее как градиенты (часто составные). Для интерпретации используются различные способы. Прежде всего, визуально определяют, какие описания занимают крайние позиции по осям, и какие виды в них присутствуют. Далее можно рассчитать корреляцию между координатами описаний и средовыми характеристиками, в том числе балльными оценками описаний, полученными с помощью экологических шкал (Persson, 1981). Обычно этих шагов достаточно для интерпретации первых осей ординации; если же нет, то можно провести детальное изучение распределений видов по описаниям в ординационном пространстве.

Первым непрямым ординационным методом был *анализ главных компонент* (**РСА**, Principal Components Analysis), введенный в экологию растений Goodall (1954). РСА считается методом, близким к идеальному для данных с линейными связями между переменными, поскольку позволяет получить максимум количественной информации (по сравнению с другими методами ординации). При анализе растительных сообществ для относительно гомогенных массивов геоботанических описаний (близких по видовому составу) РСА может быть достаточно эффективным инструментом ординации. Но уже при небольшом возрастании гетерогенности данных РСА испы-

тывает серьезные проблемы. В частности, проявляется эффект арки, или подковы, при котором облако точек на ординационной диаграмме приобретает характерную U-образную форму. Этот эффект связан с тем, что алгоритм считает общие нулевые значения видовых обилий проявлением положительных взаимосвязей между видами (так как линейная модель в PCA основана на межвидовой корреляции или ковариации). Если кривые видовых распределений имеют колоколовидную форму, что типично в растительном континууме, то линейная модель данных не применима, и одномерный градиент (ориентированный вдоль первой оси) искажается с проявлением эффекта подковы в двух- или трехмерном пространстве. Данное негативное свойство PCA было описано в многочисленных публикациях, начиная с 70-х годов XX века (см. например, Gauch, Whittaker, 1977; Whittaker, 1978). Таким образом, при работе с растительными сообществами PCA ограничен в применении условиями коротких составных градиентов и монотонно изменяющихся вдоль них видовых обилий, что встречается довольно редко. Тем не менее, метод остается весьма популярным в геоботанике (видимо, прежде всего, из-за его доступности); но к сожалению, в подавляющем большинстве работ пригодность линейной модели PCA для конкретных данных не обсуждается.

Первым методом, не зависящим от предположения о линейных связях между видами, был метод *полярной*, или *висконсинской*, *ординации* (Gray, Curtis, 1957). Этот метод был разработан специально для ординации растительности. Авторы, будучи полевыми экологами, стремились создать алгоритм, который позволил бы быстро и эффективно проводить ординационный анализ сотен геоботанических описаний без какой-либо вычислительной техники сложнее арифмометра. Ныне скорость расчета, в общем, не является проблемой, но полярная ординация имеет и некоторые иные привлекательные свойства помимо быстроты получения результатов. Оригинальный алгоритм предполагает выбор исследователем пар описаний в качестве крайних точек для будущих осей ординации (полюсов, отсюда название), после чего остальные описания ординируются между ними. Субъективизм выбора полюсов, вообще говоря, можно считать недостатком метода, однако в ряде задач такой подход оказывается крайне целесообразным. Например, в качестве крайних точек можно выбрать описание из «эталонного», экзогенно ненарушенного, сообщества и описание из сообщества, претерпевшего максимальное нарушение того или иного рода. Тогда все остальные описания будут расположены по градиенту увеличения рассматриваемого фактора нарушения. Вторая ось может быть выбрана для учета другого фактора нарушения и т.д.

Есть несколько вариантов реализации данного метода; обзор и обсуждение их даны ранее (Beals, 1984). Полярная ординация практически вышла из практики экологов, хотя это скорей следствие отсутствия метода в популярных статистических пакетах, чем свойств метода (для решения некоторого класса задач метод вполне пригоден и в настоящее время).

Наиболее популярным в ординации в 80-е годы XX века стал *метод взаимного усреднения* (Reciprocal Averaging, **RA**, синоним – Correspondence Analysis, **CA**, анализ соответствий) и его варианты. С момента своего введения в экологию (Hill, 1973) метод быстро завоевал множество сторонников, в частности, из-за того, что позволял проводить одновременно ординацию

как описаний, так и видов и достаточно хорошо воспроизводит одномерные градиенты в сравнительных исследованиях (Gaugh et al., 1977).

Экологическая модель, соответствующая математическим свойствам RA, оставалась неясной до недавней работы (ter Braak, Smilauer, 1998). Авторы показали, что RA имеет «два лица» – линейное и одномодальное. Поэтому в RA также проявляется эффект арки (подковы), хотя и не в такой степени, как в PCA. RA крайне чувствителен к выбросам, что, однако, можно расценивать и как желательное свойство – например, при региональном анализе растительности (Peet, Christinsen, 1980). К другой серьезной проблеме нужно отнести искусственное сжатие ординационного облака по краям и растяжение его в середине, что, в частности, затрудняет интерпретацию осей. Кроме того, RA не позволяет использовать иную меру расстояния между объектами, чем метрику хи-квадрат, чьи недостатки обсуждались выше. В настоящее время RA используется редко и, в основном, для ситуаций, когда основную структуру данных определяет единственный сильный градиент. На основе алгоритма RA были разработаны такие методы, как уже рассмотренный метод прямой ординации CCA, классификационная процедура TWINSpan (см. следующий раздел) и *анализ соответствий с удаленным трендом* (Detrended Correspondence Analysis, **DCA**).

DCA был предложен (Hill, Gaugh, 1979) для устранения основных проблем RA. Метод использует довольно простой алгоритм для удаления ожидаемой арки: ось делится на заданное число (обычно около 30) сегментов, внутри которых затем координаты следующей оси выравниваются до нулевого среднего. Это выравнивание убирает искажение ординационного облака в двух или трех осях. Проблема сжатия облака точек на концах градиентов решается приведением распределений видовых обилий к нормальному виду (с соответствующим выравниванием их значений). Опубликованы многочисленные сравнительные исследования этого метода (см., например, Gauch, 1982). В целом, DCA успешно применяется к сложным, гетерогенным наборам данных большого объема с высоким уровнем «шума», например, с большим числом редких видов), т.е. для анализа типичного геоботанического материала. В настоящее время DCA является основным инструментом непрямой ординации, хотя в последние годы критика в его адрес резко возросла, вплоть до призыва полностью отказаться от использования метода (McCune et al., 2002). Основные доводы оппонентов сводятся к тому, что DCA не убирает первопричину проблем, свойственных алгоритму RA, а пытается обойти их путем искусственных манипуляций с уже проведенной ординацией, что приводит только к новым искажениям в расположении объектов (хотя и облегчает их визуальный анализ).

Альтернативой для DCA становится *нечетрическое многомерное шкалирование* (Non-metric MultiDimensional Scaling, **NMDS**, **NMS**). Идея метода принадлежит Шепарду (Shepard); Крускал (Kruskal, 1964) развил подход и создал рабочий алгоритм. Исходно NMS предназначался для обработки психологических тестов и в экологию попал много позже. Интерес экологов к этому методу вызвали следующие обстоятельства:

- 1) в модели NMS не предполагаются линейные связи между переменными (собственно, не делается *никаких* предположений о данных);
- 2) метод позволяет использовать любую меру расстояния и проводить любое предварительное преобразование данных;

3) в алгоритме NMS задействованы не сами расстояния между описаниями, а ранги расстояний, что, в частности, решает проблему нулевых значений видовых обилий (т.е. наиболее серьезную проблему ординации больших гетерогенных массивов);

4) метод может быть использован для нахождения оптимальной размерности данных.

Подробное обсуждение свойств и особенностей использования NMS приводит Кларк (Clarke, 1993).

Алгоритм NMS крайне требователен к вычислительным ресурсам исследователя, и это единственная причина, которая до сих пор ограничивает метод в применении. В ближайшем будущем NMS станет, по-видимому, основным инструментом непрямой ординации экологических данных.

4.2. Типология растительных сообществ

Первоначальное выделение основных типов растительных сообществ на исследуемой территории проводится в ходе выполнения полевых работ. Далее, после ввода данных в компьютер, весь массив собранных геоботанических описаний классифицируется с учетом типов, выделенных в поле. Классификация описаний заключается в формировании групп описаний, сходных по составу и структуре растительности; сходство определяется по спискам видов в описаниях с учетом их обилия в каждом ярусе. Выделенные группы описаний относят к тем или иным типам сообществ по принятой исследователем классификации. Наконец, определяется соответствие (близость) выделенных типов эталонным синтаксонам того или иного уровня в соответствующей классификационной системе растительности.

Наиболее часто при исследовании лесного растительного покрова используют доминантную, флористическую или эколого-ценотическую классификации растительности; их краткая характеристика дана ниже. Конкретная методика проведения типологии и классификации в большой степени обусловлена принятым исследователем классификационным подходом. Вместе с тем, можно выделить общие методические моменты.

Сходство описаний при классификации может устанавливаться либо эмпирически (группы сходных описаний формируются «вручную»), либо посредством использования формальных математических процедур, а также путем комбинирования этих подходов. Формальными методами, традиционно используемыми для выделения групп сходных геоботанических описаний, являются кластерный анализ, ординация и некоторые специальные методы типа TWINSPAN (Hill, 1979). Методы ординации описаны в предыдущем разделе, TWINSPAN описан ниже. Кластерный анализ является хорошо известным методом (точнее, группой методов), широко используемым во многих областях знаний и имеющим большое разнообразие вариантов.

В геоботанических исследованиях наиболее часто используют кластерный анализ с иерархическими аггломеративными (собирательными) стратегиями. Из этой группы наилучшие результаты, как правило, показывают две стратегии: метод Уорда (Ward) по матрице относительных евклидовых расстояний и гибкая бета-стратегия по матрице расстояний, полученных вы-

читанием из единицы коэффициента сходства Сьеренсена (синонимы этой меры расстояния – коэффициенты Брея–Кертиса, Чекановского).

Несмотря на существование довольно большого современного арсенала формальных методов, при проведении классификации следует помнить, что любая исключительно формальная классификация всегда оказывается в той или степени «фальсифицированной» (Kershaw, Looney 1985), поскольку она всегда использует некоторое число искусственных критериев. В связи с этим, предпочтительнее использовать процедуры, комбинирующие формальные методы и экспертный анализ. Хорошая биологическая интерпретация результатов является одним из основных критериев выбора формального метода.

В качестве примера проведения классификации геоботанических описаний, сочетающей использование формальных методов с экспертными знаниями, приведем алгоритм эколого-ценотической классификации, который был использован при исследовании растительности заповедников «Калужские засеки», Приокско-Террасного и ряда других (Оценка..., 2000, Ханина и др., 2002). Основные этапы проведения классификации были следующие.

1. Непрямая ординация всего массива описаний с последующей интерпретацией градиентов с целью выявления основных направлений варьирования растительности. Для ординации использовали DCA. Для интерпретации осей ординации проверяли корреляцию трех первых осей ординации с балльными экологическими характеристиками геоботанических площадок по методике, предложенной Перссоном (Persson, 1981); использовали ранговый коэффициент корреляции Спирмена. Экологические характеристики площадок получали путем обработки описаний по экологическим шкалам (Ellenberg, 1974, Landolt, 1977, Цыганов, 1983). Корреляцию ординационных осей с экологическими характеристиками площадок иллюстрировали векторами экологических факторов, длина и направление которых отражали степень скоррелированности факторов с осями, хотя они и не были регрессионными прямыми в строгом смысле. Методику построения таких векторов см. (McCune et al., 2002).

2. Предварительная классификация геоботанических описаний. На этом этапе описания исследуемой территории разделяли иерархически на группы и подгруппы путем применения технологий баз данных. Крупные группы выделяли по доминантам верхнего яруса растительности. Подгруппы описаний в пределах крупных групп выделяли по составу травяно-кустарничкового яруса – по доминированию видов той или иной эколого-ценотической группы среди травянистых растений; использовали базу данных эколого-ценотических групп видов (рис. 4.1). Крупные группы описаний при этом соответствовали растительным сообществам ранга групп формаций, а подгруппы описаний – сообществам ранга ассоциаций или групп ассоциаций. Классифицировали только описания с высокой долей участия видов тех или иных эколого-ценотических групп в травяном покрове, эти описания при проведении дальнейшей классификации формальными методами рассматривались как ядра соответствующих подгрупп.

3. Уточнение предварительной классификации описаний с использованием методов кластерного анализа и ординации. Уточняли распределение описаний внутри крупных групп по подгруппам на основе оценок участия видов травянистых растений на площадках. Для получения формальных под-

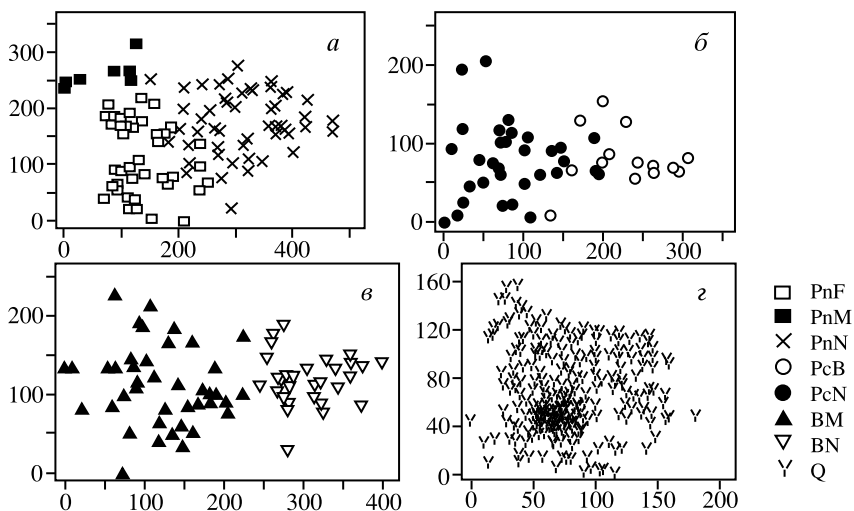


Рис. 4.1. Положение геоботанических описаний заповедника «Калужские засеки» в двух первых осях DCA: *а* – сосняков, *б* – ельников, *в* – березняков, *г* – широколиственных лесов. Ось абсцисс – первая ось DCA, ось ординат – вторая ось DCA. Метки по осям соответствуют стандартным отклонениям распределения видовых обилий по площадкам, умноженным на 100. Разными символами отмечены площадки, относящиеся к разным подгруппам описаний и соответствующие уточненным кластерам: PnF – сосняки боровые, PnM – сосняки лугово-опушечные, PnN – сосняки неморальные; PcB – ельники бореальные, PcN – ельники неморальные; BM – березняки лугово-опушечные, BN – березняки неморальные; Q – широколиственные леса

групп проводили кластерный анализ крупных групп описаний по гибкой стратегии (Уиллиамс, Ланс, 1986). Полученные кластеры сопоставляли с подгруппами, выделенными на предыдущем этапе. Принадлежность спорных площадок к той или иной подгруппе уточняли по их расположению на ординационной диаграмме и по их видовому составу.

4. Анализ расположения выделенных классификационных единиц на общей ординационной диаграмме (см. Вклейку, рис. 8, рис. 9). Для анализа расположения полученных классификационных единиц на ординационной диаграмме отрисовывали центры каждой выделенной группы описаний, которые рассчитывали через усреднение координат всех точек, входящих в группу.

5. Проверка значимости различий между выделенными группами описаний. Нулевая гипотеза об отсутствии различий между выделенными группами проверяли методом MRPP (Multi-Response Permutation Procedures, Zimmerman et al., 1985) – непараметрическим аналогом дискриминантного анализа, не требующим многомерной нормальности и однородности внутригрупповых дисперсий. Анализировали различия между группами площадок по признакам участия видов на площадках. Различия проверяли как между всеми выделенными группами описаний, так и только между группами, находящимися рядом на ординационной диаграмме. Использовали меру расстояния, основанную на количественном индексе Сьеренсена.

Описанный алгоритм дает стабильные, хорошо интерпретируемые результаты, он может быть рекомендован для использования при классифика-

ции растительности достаточно больших территорий от нескольких тысяч до нескольких десятков тысяч гектар (уровня лесничества).

В целом, *эколого-ценотический подход*, при котором описания объединяются в группы по доминантам древесного яруса и доминирующим эколого-ценотическим группам в травяном покрове, хорошо выявляет сукцессионные процессы в растительности, дает возможность уточнить историю развития сообществ и дать качественный прогноз его динамики. Выделяемые типы хорошо соотносятся с единицами доминантной классификации и лесной типологии. К недостаткам данного подхода следует отнести произвольность выбора порогового значения долевого участия видов разных эколого-ценотических групп, при котором они считаются доминирующими, и зависимость результатов метода от используемой эколого-ценотической классификации видов. Вместе с тем, наличие достаточно четкого алгоритма и соответствующего программного обеспечения (Ханина и др., 2002) делает эколого-ценотический подход удобным и эффективным при анализе больших массивов геоботанических описаний.

При *доминантной классификации* сообщества выделяют по доминантам древесного и травяно-кустарничкового ярусов. Соответственно, эту классификацию просто и удобно использовать при наличии явных доминантов в растительном покрове, но при их отсутствии использование ее сильно затруднено. Преимущество доминантной системы заключается в ее открытом (незамкнутом) характере, когда каждый исследователь может устанавливать тип сообщества по наблюдениям в природе. Основные ее недостатки сводятся к следующему:

- нет общепризнанных правил и алгоритмов для определения типов, их выделение носит преимущественно экспертный характер;
- названия сообществ никак не регламентированы и весьма разнообразны по стилю; попыткой исправления этого является проект кодекса для наименования типов сообществ по доминантной классификации (Нешатаев, 2001);
- отсутствует общепринятая иерархия единиц, что затрудняет сопоставления типологий разных авторов. Вместе с тем, доминантный подход реализован в многочисленных геоботанических сводках и картах; он широко распространен в лесоведении.

Эколого-флористическая система классификации растительности строится на выявлении видов-детерминантов путем сравнения постоянства (встречаемости) видов на площадках (см. Миркин, Наумова, 1998). Наименования типов сообществ (синтаксонов) устанавливаются согласно принятому кодексу (Veber et al., 2000); перечень номенклатурных типов, опубликованных по правилам кодекса, называется продромусом (например, Korotkov et al., 1991).

Флористический подход активно развивается в настоящее время не только в Европе, но и в нашей стране (Миркин, Наумова, 1998). Его преимущества заключаются в том, что:

- существует достаточно четкий алгоритм выявления диагностических и дифференцирующих видов сообществ;
- разработана иерархическая последовательность синтаксонов (классификационных единиц) и определены правила для их наименования и изменения;

- для введения синтаксона в обращение (т.е. для валидации номенклатурной единицы) необходима открытая публикация материалов по определенным правилам, что создает возможность сравнения синтаксонов, выделенных разными авторами.

Недостаток эколого-флористической системы – ее закрытый характер, поэтому добавление новых единиц (или нового материала) часто приводит к пересмотру уже установленных синтаксонов. Кроме того, поскольку работа по определению синтаксона начинается с описания сообщества на небольшой территории, то зачастую синтаксонам, которые описаны на локальном материале, приписывается более широкое распространение, чем они того заслуживают.

При использовании эколого-флористической классификации следует помнить, что ее применение способствует выявлению экологических связей растительности и среды, но результаты зачастую маскируют сукцессионные процессы: и поздние-, и раннесукцессионные сообщества при сходстве травяного покрова будут относиться к одному синтаксону. Это обстоятельство, наряду с несовместимостью эколого-флористической классификации с лесотаксационной информацией, не позволяет использовать ее широко для оценки экосистемного разнообразия территорий. Вместе с тем, результаты этой классификации могут быть использованы для оценки потенциальной растительности в случаях, когда травяной покров слабо преобразован в результате антропогенных воздействий (например, при рубках и посадках на лесных территориях).

В заключение следует отметить, что в перечисленных классификационных системах достаточно сильно различен объем базовой ассоциации – он минимален при доминантной системе и максимален при флористической. Обычно легко установить соответствие между выделенными единицами доминантной и эколого-ценотической классификаций, определив эколого-ценотическую принадлежность доминантов. Соотношение единиц, выделенных по эколого-ценотическому и флористическому принципам, может быть разным. Исследования сообществ с различным составом древесного яруса показали, что отдельные ассоциации эколого-ценотической классификации часто соответствуют субассоциациям флористической классификации.

4.3. Выделение групп (совокупностей) видов

Задача разбиения видов на группы по различным критериям, также как и задача классификации описаний, традиционно решается кластерным анализом, ординацией или более специальными методами. В геоботанической практике для группировки видов до последнего времени использовали, в основном, двумерный анализ индикаторных видов (Two-Way Indicator Species Analysis, TWINSpan) и некоторые другие методы, представляющие ныне лишь исторический интерес (например, метод корреляционных плеяд и др.).

Метод TWINSpan и программа с тем же названием (Hill, 1979) были созданы специально для решения классификационных задач в геоботанике. Они основаны на ординационной процедуре – методе взаимного усреднения, или анализе соответствий (RA-CA, см. предыдущий раздел). Формально ме-

тод относится к делительной (дивизивной) иерархической классификации; по алгоритму представляет собой последовательную дихотомию (объекты делятся на две группы, затем на 4, 8 и т.д.). Основная привлекательная сторона TWINSPAN заключается в форме вывода результатов – в виде двумерной упорядоченной таблицы, в которой описания и виды ранжированы по группам вдоль единственного гипотетического градиента: описания слева–направо и виды сверху–вниз. Структура такой таблицы близка к фитосоциологическим таблицам, традиционным для школы Браун–Бланке, что в большой мере объясняет сохраняющуюся популярность метода. Вместе с тем, TWINSPAN имеет ряд существенных недостатков. Прежде всего, поскольку TWINSPAN основан на алгоритме RA (CA), он испытывает те же проблемы, что и родительский метод. Подобно CA, TWINSPAN не способен обнаружить в данных варьирование более, чем по одному сильному градиенту. Далее, TWINSPAN изначально был предназначен для обработки данных по присутствию–отсутствию видов. Для учета обилия в методе вводится искусственная концепция псевдовидов, в то время как во многих других методах (например, в различных вариантах кластерного анализа) возможна непосредственная работа с видовыми обилиями. Наконец, дихотомическое деление ординационного пространства, лежащее в основе алгоритма, также небесспорно, поскольку далеко не всегда соответствует внутренней структуре данных.

Известно несколько вариантов TWINSPAN; из них упомянем COINSPAN (Carleton et al., 1997), в котором классификация производится на основе ССА.

TWINSPAN, несмотря на название, прежде всего метод классификации описаний, состоящий из этапов предварительной классификации, расчета индикаторных видов и окончательной группировки описаний с учетом найденных индикаторных видов. Собственно индикационная характеристика видов в TWINSPAN имеет качественный характер и трудно интерпретируема из-за концепции псевдовидов (вид может считаться индикаторным с одним обилием и не рассматриваться таковым при другом обилии).

Более удачным подходом к исследованию индикаторной роли вида в сообществе следует признать новый метод – *анализ индикаторных значений* видов, **IndVal** (Dufrene, Legendre, 1997), который все более широко используется в экологических исследованиях. Наиболее полную библиографию см. на сайте одного из авторов метода, M.Dufrene: <http://mrw.wal-lonie.be/dgrne/sibw/outils/indval/papers.html>.

IndVal использует *a priori* заданную классификацию описаний, которая может быть любой – иерархической или неиерархической, формальной или экспертной и т.д. При расчете индикаторных значений учитывается встречаемость и среднее обилие вида в описаниях каждой группы, а также среднее обилие вида во всех группах описаний; виды, таким образом, оцениваются независимо друг от друга. Формула имеет простой вид и легко интерпретируема:

$$IV_{jk} = 100(RF_{kj} \times RA_{kj}),$$

где IV_{jk} – индикаторное значение (%) вида j в группе описаний k ; RF_{kj} – встречаемость вида j в группе описаний k (отношение описаний, где встречен вид, к общему числу описаний в группе); RA_{kj} – среднее относительное обилие вида j в группе описаний k , рассчитываемое делением среднего обилия вида j в группе k на сумму его средних обилий во всех группах.

Статистическая значимость полученных индикаторных значений проверяется процедурой Монте-Карло. В результате IndVal позволяет для каждого вида количественно оценить, насколько этот вид характерен для той или иной группы описаний. Полученные количественные оценки видов могут быть использованы для решения следующих задач (McCune et al., 2002):

- 1) анализ типологии сообществ;
- 2) анализ связей между видами и категориями состояний среды;
- 3) выбор оптимального числа групп, на которые следует делить описания (например, в кластерном анализе);
- 4) ординация видов по осям, задаваемым качественными переменными.

В первых двух задачах количественные оценки видов используются для определения собственно индикаторных видов сообществ или состояний среды. Поскольку группы описаний могут соответствовать, например, типам сообществ, типам экологических условий, типам природопользования, то и виды, соответственно, будут индикаторами сообществ, определенных экологических условий, типов природопользования. Кроме того, в случае использования иерархической классификации описаний можно определить индикаторные виды для каждого уровня деления.

Для определения оптимального числа групп описаний (задача 3) в качестве критерия могут быть использованы суммы максимальных индикаторных значений, суммы статистически значимых индикаторных значений, средние доверительные вероятности и т.п. При этом число групп считается оптимальным при наибольшем значении одного из показателей.

Постановка задачи ординации видов на основе их индикаторных значений в пространстве качественных переменных (задача 4) является достаточно новой, здесь мы ее рассматривать не будем. Пример постановки и решения такой задачи дан в работе (McCune et al., 2002).

Кроме перечисленных задач, индикаторные значения, рассчитанные по методу IndVal, можно использовать для анализа и уточнения классификаций видов. Этому способствует особенность метода IndVal – возможность получения количественных оценок для всех анализируемых видов, в т.ч. для редко встречающихся. По алгоритму, вид, встречающийся в небольшом количестве, но преимущественно на площадках определенной группы, получит небольшое индикаторное значение, но с высокой доверительной вероятностью. Если группы описаний сформировать по соответствию типам сообществ, то на основе индикаторных значений можно получить классификацию видов по их ценотическим свойствам. Таким образом был проанализирован и уточнен состав эколого-ценотических групп видов, ЭЦГ (см. раздел 3.2), в пространстве ценотических свойств видов. Ниже приводятся некоторые соображения методического характера, имеющие отношение к этой работе.

Поскольку для расчета индикаторных значений необходима предварительная группировка выборок (описаний), то на первом шаге массивы геоботанических описаний по нескольким модельным объектам были классифицированы по типам сообществ по методу, описанному в разделе 4.2. Из полученных типов сообществ были отобраны сообщества с наиболее четким доминированием видов одной ЭЦГ и для этой, частной классификации описаний, и были рассчитаны индикаторные значения видов. Индикаторные значения вида в ряду выделенных сообществ оценивали принадлежность вида к той или иной ЭЦГ по его ценотическим свойствам. Далее индикаторные

значения и экологические шкалы были использованы для проверки и уточнения состава ЭЦГ.

Альтернативой индикаторным значениям как ценотическим характеристикам может стать использование координат видов, полученных в результате ординации (например, методом NMS, см. раздел 4.1). Преимущество такого подхода заключается в том, что, во-первых, не требуется предварительная классификация описаний, во-вторых, координаты видов и их баллы из экологических шкал могут обрабатываться в дискриминантном анализе как один набор переменных.

В заключение отметим, что как индикаторные значения видов, так и их координаты в ординационном пространстве не являются, строго говоря, обобщающими характеристиками исключительно ценотических свойств видов. Обилие и присутствие видов (на основе которых и проводятся и IndVal, и ординация) в сообществе (на геоботанической площадке) определяются всей совокупностью средовых факторов, а не только ценотическими взаимоотношениями. Однако вычленивать ценотическую компоненту в «чистом» виде вряд ли возможно.

4.4. Оценки биоразнообразия растительности

В настоящее время при анализе состояния растительного покрова зачастую требуется давать оценку его биоразнообразия, которое складывается из оценок его экосистемного, видового и структурного разнообразия.

Экосистемное разнообразие, как правило, оценивается через число, перечень и пространственное расположение типов растительных сообществ на исследуемой территории. В зависимости от задач для оценки могут быть использованы типы сообществ разного уровня, выделенные по различным классификационным системам. Мы рекомендуем для больших территорий уровня лесничеств использовать эколого-ценотическую классификацию растительности (см. раздел 4.2). Видовое разнообразие растительных сообществ и их комплексов оценивается, прежде всего, через показатели, предложенные в работах Уиттекера (Whittaker, 1960, 1972): альфа-, бета- и гамма-разнообразие.

Альфа-разнообразие характеризует богатство видами отдельных сообществ. Основными показателями альфа-разнообразия растительности являются видовое богатство (species richness) – общее число видов в сообществе; и видовая насыщенность (species density по Hurlbert, 1971) – среднее число видов на единицу площади (расчет см. в работе: Смирнова и др., 2002) и обилие видов. Бета-разнообразие характеризует изменчивость показателей альфа-разнообразия в пространстве – по градиентам факторов среды или при переходе от одного типа сообщества к другому. Обычно бета-разнообразие оценивается через индексы сходства и индексы гетерогенности. Дополнительно, в качестве показателя бета-разнообразия можно использовать диапазоны варьирования растительности по первым осям ординации (по методу DCA), выраженные в единицах стандартных отклонений видовых распределений (Оценка..., 2000).

Индексы сходства видового состава построены либо на учете присутствия/отсутствия видов, либо на показателях видового обилия. Наиболее распространенными индексами сходства являются коэффициенты Жаккара и Сьеренсена, построенные на отношении числа видов, общих для двух рассматриваемых сообществ, к суммам видовых богатств сообществ (Мэгарран, 1992). Среди индексов гетерогенности наиболее простым является индекс Уиттекера β_w (Whittaker, 1960), построенный на учете соотношения видового богатства и средней видовой насыщенности растительности в пределах сообщества. Формулы расчета индексов приведены в (Мэгарран, 1992; Смирнова и др., 2002).

Гамма-разнообразие – общее разнообразие видов в ландшафте или его части – формируется в результате сложного и неаддитивного взаимодействия альфа- и бета-разнообразия. В качестве нижнего пространственного уровня, для которого правомочно применять понятие гамма-разнообразия, Ю.И. Чернов (1991) предлагает использовать ландшафтный профиль, или катену. Верхний уровень использования этого показателя соответствует региону (Neuwood, 1995). Оценивается гамма-разнообразие растительности по общему числу видов на исследуемой территории.

Структурное разнообразие оценивает разнообразие структурных элементов сообществ, экосистем (Harper, 1977). Структурное разнообразие лесных сообществ включает прежде всего разнообразие элементов вертикальной и горизонтальной структуры фитоценоза, таких как возрастные парцеллы, ярусы, микрогруппировки и др.; элементы ветровально-почвенных комплексов, включая валеж (лежащие на земле стволы деревьев); обилие стоящих мертвых деревьев (сухостоя). Кроме того, в качестве признаков структурного разнообразия рассматривают разнообразие синузий, представленность видов различных экологических, эколого-ценотических групп, разнообразие жизненных форм растений (деревья, травы, кустарники, лианы, эпифиты и др.), слагающих их популяций, параметров особей внутри популяций (Kimmins, 1997). Методика проведения полевых исследований и оценки структурного разнообразия лесных сообществ подробно изложена ранее (Смирнова и др., 2002).

4.5. Оценка сукцессионного состояния сообществ

Сукцессионное состояние лесного растительного сообщества (этап его спонтанного развития после нарушений различного рода) оценивают прежде всего по возрастному или онтогенетическому состоянию популяций видов деревьев – эдификаторов (Смирнова и др., 1990). Демографическое состояние популяций древесных видов формализуется в типе популяционного спектра, который может быть нормальным, инвазионным, регрессивным (подробнее см. раздел 3.1). Предложено (Смирнова и др., 2001, 2002) оценивать сукцессионный этап, на котором находится анализируемое сообщество, по типу возрастных спектров популяций ранне- и поздне-сукцессионных видов деревьев (PCB и ПСВ соответственно).

Демографическое состояние популяций деревьев может быть оценено как по результатам специальных популяционно-демографических учетов,

так и (более грубо) по данным геоботанических и/или лесотаксационных исследований. В работах О.В. Смирновой с соавторами (2001, 2002) показана возможность оценки демографических параметров популяций деревьев по геоботаническим данным и приведен алгоритм пересчета видовых оценок обилия. Использование лесотаксационных данных по составу и структуре древостоя и подроста позволяет оценивать демографическое состояние популяций на всей площади исследуемого объекта. Использование технологии геоинформационных систем (ГИС) дополнительно дает возможность оценить в крупном масштабе (при котором единицей анализа является лесотаксационный выдел) пространственные параметры расположения различных популяционных локусов разных видов на изучаемой территории (см. раздел 4.6).

Помимо оценки популяционно-демографического состояния древесных видов, для оценки сукцессионного состояния сообщества желательно учитывать особенности его видового и структурного разнообразия, а также признаки сукцессионного состояния сообщества, отраженные в почвенном покрове (см. раздел 5.5). Учет дополнительных параметров становится необходимым в случае анализа различных вариантов разновозрастного леса, образованного позднесукцессионными видами. Разделение таких лесных сообществ на сукцессионные, субклимаксные и климаксные представляет наибольшую трудность и требует анализа всей совокупности оцениваемых признаков.

Как было показано в первых главах, климаксное лесное сообщество характеризуется максимальным видовым разнообразием, которое поддерживается за счет максимального структурного разнообразия сообщества. В климаксном сообществе хорошо выражена парцеллярная структура, образованная разновозрастными разновидовыми популяционными локусами, в сообществе доминируют виды деревьев и кустарников с конкурентной и толерантной стратегией, популяции деревьев и кустарников полночленны; в сообществе есть ветровально-почвенные комплексы, образованные вывалами крупных деревьев, прежде всего, позднесукцессионных видов, есть валы разных стадий разложения, сухостой. Вследствие разнообразия микроместообитаний в климаксных сообществах разнообразна эколого-ценотическая структура травяного покрова, при этом в нем хорошо представлены виды теневых лесов и опушек. Предложены варианты формальной оценки перечисленных структурных признаков лесных сообществ, используемые для оценки его сукцессионного состояния (Смирнова и др., 2002). Отклонение структурных признаков от положения, характерного для климаксного сообщества, свидетельствуют о том или ином сукцессионном состоянии фитоценоза.

После оценки сукцессионных состояний отдельных сообществ на исследуемой территории обычно описывается предполагаемая сукцессионная система смены одних типов сообществ другими. Основной метод построения сукцессионных систем – трактовка пространственных рядов как временных. Завершается анализ сукцессионного состояния растительного покрова прогнозом динамики лесных массивов, который целесообразно проводить с использованием ГИС-технологий, а также специализированных моделей роста древостоя.

4.6. Пространственный анализ растительности

Анализ пространственных структур – сравнительно недавняя тема экологических исследований (отметим роль, которую сыграли пионерные работы Pielou, 1977; Ripley, 1981 и др.), поэтому в этой области до сих пор много концептуальных и методологических проблем. Не до конца разработан даже такой принципиальный вопрос, как корректное планирование и проведение сбора полевого материала (Dutilleul, 1993). Тем не менее, к настоящему времени в литературе опубликованы десятки пространственных индексов, мер, методов; наиболее полное на сегодняшний день описание подходов к пространственному анализу растительности на всех уровнях исследования приведено в работе (Dale, 1999). Разнообразие методов связано с объективной сложностью феномена, с тем, в частности, что пространственно обусловленные свойства трудно выделяемы из общего набора свойств любого экологического объекта.

Концептуально пространственный анализ основан на таком понятии, как гетерогенность (Dutilleul, Legendre, 1993). Пространственную гетерогенность принято рассматривать как мозаику экологических условий, как мозаику экосистем различных типов или как мозаику некоторых компонентов внутри экосистемы. Очевидно, что пространственная гетерогенность не статична, изменяется во времени, хотя изучению этого аспекта гетерогенности до сих пор посвящено немного работ (Fahrig, 1992). Гетерогенность также зависит от масштаба исследования. Ее конечную оценку во многом определяют два основных фактора, связанных с масштабом: разрешение данных (минимальная картируемая единица, размер пикселя, временной интервал и т.п.) и общий размер картированной площади или длительность всего периода наблюдений (Legendre, Legendre, 1998).

На практике пространственная гетерогенность представляется и оценивается различными способами, каждый из которых полезен для различных типов данных и использует свой набор методов (табл. 4.1). Существуют два основных подхода для представления гетерогенности в пространственных данных: контурный и точечный. Анализ контуров («patch» в англоязычной литературе) проводится преимущественно (но не обязательно!) по качественным переменным, картированным в пространстве. Такой тип данных носит название хороплетных карт (хороплеты – однородные участки территории); синонимы – категориальные, тематические, контурные карты. При этом полученные на карте дискретные структуры зачастую определяются тем, каким образом исследователь задал границы контуров, т.е., в определенной степени субъективно. В противоположность контурному, точечный анализ предполагает, что свойства системы пространственно непрерывны. Он менее зависим от априорных предположений о природе пространственной структуры. Однако, набором методов точечного анализа сложнее представить и проанализировать реально существующую дискретность экологических объектов (например, границы вырубок или сельскохозяйственных угодий); кроме того, на результат анализа пространственных свойств влияет плотность точек наблюдений.

Таким образом, каждый подход обеспечивает свой путь описания и анализа пространственных явлений, имеет сильные и слабые стороны, завися-

**Некоторые способы представления и оценки пространственной гетерогенности
(по Gustafson, 1998, с изменениями и дополнениями)**

Форма представления экосистемных свойств	Характеристика переменных	Примеры количественного описания
<p>Хороpletные карты</p> <p>Непространственные свойства</p> <p>Пространственные свойства</p>	<p>Качественные переменные, картированные в пространстве</p> <p>Состав</p> <p>Конфигурация</p>	<p>Число категорий</p> <p>Доли</p> <p>Разнообразиие (богатство, выравненность)</p> <p>Индексы анализа контуров: размер форма плотность контуров связанность фрактальная размерность</p> <p>Индексы анализа пикселей: контактность лакунарность</p>
<p>Точечные данные</p>	<p>Непрерывные переменные, измеренные в пространстве по случайно или регулярно выбранным точкам</p>	<p>Многомерная статистика</p> <p>Спектральный анализ</p> <p>Коррелограммы</p> <p>Семивариограммы</p> <p>Фрактальная размерность</p> <p>Лакунарность</p> <p>Автокорреляция</p> <p>Интерполяция (кригинг и др.)</p>

щие от изучаемого объекта. Анализ контуров использует упрощенное описание экосистемы, которое легче поддается интерпретации, чем точечный анализ. Последний, однако, может помочь в решении одной из основных проблем, возникающей при любом анализе пространственной гетерогенности – выборе подходящего масштаба для проведения исследования. Поэтому следует рассматривать методы анализа контурных и точечных данных не как альтернативные, а как взаимодополняющие подходы.

4.6.1. Применение ГИС-технологий для оценки биоразнообразия растительности

В настоящее время практически вся работа с анализом пространственной информации осуществляется с применением технологий геоинформационных систем. Не исключение в этом смысле и задачи по оценке биоразнообразия и принятия решений по его сохранению на ландшафтном уровне. Однако зачастую ГИС используют только для визуализации данных, в то время как теоретические разработки в ландшафтной экологии предлагают широкий набор методов для оценки пространственных характеристик ландшафта. Теоретическая проблема здесь заключается в выборе подходящих количественных мер для оценки пространственных параметров экосистем-

ного и видового разнообразия на ландшафтном уровне. Популярными и широко используемыми индексами биоразнообразия Шеннона, Симпсона (Мэгаран, 1992) способны дать количественную оценку компонентов разнообразия, но не учитывают информацию о пространственном расположении отдельных объектов. В настоящее время наблюдается тенденция объединения традиционных подходов к оценке биоразнообразия с возможностями пространственного анализа.

Предложена методика оценки пространственного разнообразия растительности на основе применения ГИС-технологий, дополняющая разработанную ранее компьютерную методику оценки экосистемного и видового разнообразия растительности (Заугольнова и др., 1995; Khanina et al., 2000). По разработанной методике оценена динамика пространственных параметров разнообразия древесной растительности Приокско-Террасного заповедника (Смирнов, 2001; Смирнов и др., 2001). Использовались лесоустроительные карты 1981 и 1999 годов, связанные с базами данных лесотаксационных описаний; минимальной единицей анализа был лесотаксационный выдел. В качестве исследуемых переменных были выбраны: доминанты древесного яруса, возраст доминирующей вида, доминанты подроста, полнота древостоя, встречаемость основных видов древесного яруса. Выделы с одинаковыми значениями анализируемых переменных и общими границами объединены в однородные контуры.

Пространственная структура ландшафта анализировалась посредством исследования нескольких классов соответствующих индексов (метрики). Анализировали следующие параметры: площади, периметры, их отношения, индексы формы, расстояния между однотипными контурами, индексы разнообразия и выровненности. Пространственные параметры однотипных контуров растительности исследовались в ГИС ArcView с использованием приложений Spatial Analyst и Patch Analyst (Elkie et al., 1999). Метрики, реализованные в Patch Analyst, рассчитывались по алгоритмам программы пространственного анализа ландшафтов FRAGSTATS (McGarigal, Marks, 1995).

В целом, за 19-летний промежуток между двумя таксациями существенных изменений в структуре растительности не произошло. В то же время отчетливо выражены следующие тенденции. Выравнивался видовой состав древостоя на всей территории заповедника, о чем свидетельствовало общее уменьшение фрагментированности ландшафта по признаку встречаемости видов. Увеличилась площадь, занятая полидоминантными древостоями – выросла видовая насыщенность древесного яруса (см. Вклейку, рис. 10). Продолжалась смена раннесукцессионных видов позднесукцессионными, но за рассмотренный период этот процесс прослеживался только по динамике пространственных параметров встречаемости березы и липы. Сопоставление среднего расстояния между однотипными контурами, выделяемыми по составу (или доминированию) древесных видов, с дальностью диссеминации этих видов было использовано для оценки возможностей расселения позднесукцессионных видов и прогноза сукцессионной динамики растительности. На территории заповедника расстояние между контурами с доминированием ели намного меньше дальности ее диссеминации (у липы иная ситуация). Соответственно, в дальнейшем будет усиливаться позиция ели в растительном покрове заповедника.

4.6.2. Пространственный анализ антропогенных нарушений растительного покрова

Значительное место среди работ по пространственному анализу растительности занимает картографирование антропогенных нарушений, под которыми понимаются различные изменения в природных комплексах в результате хозяйственной деятельности человека. Со времени появления человека в умеренной зоне Евразии под воздействием хозяйственной деятельности размещение, структура и состав лесов необратимо изменились. Как было показано в главах 1 и 2, в настоящее время на территории Восточной Европы не сохранилось ненарушенных (климаксовых) лесов. Каждый участок леса подвергался или подвергается определенным видам антропогенного воздействия, многие из которых не могут быть прямо обнаружены и измерены (например, глобальное загрязнение атмосферы, изменения численности охотничье-промысловых видов животных или запасов лекарственных растений). В то же время, такие масштабные изменения, как сведение лесов для увеличения площади сельскохозяйственных земель, массовая смена темнохвойных и широколиственных лесов мелколиственными в результате вырубок, резкое увеличение частоты пожаров как следствие проведения геологоразведочных работ и добычи полезных ископаемых, а также фрагментация хозяйственной инфраструктурой ранее неосвоенных территорий могут быть оценены с использованием географических материалов (Bryant et al., 1997; Ярошенко и др., 2001).

Наиболее распространенные варианты анализа антропогенных воздействий – картографирование последствий хозяйственной деятельности, зонирование территории по степени антропогенной нарушенности, а также выявление наименее нарушенных территорий. Для определения и картографирования уровня антропогенной нарушенности и инвентаризации сохранившихся фрагментов наименее нарушенных территорий используются различные методы в зависимости от размера анализируемой территории и типа исходных данных. При составлении карт в региональном масштабе наиболее распространен метод районирования территории на основе имеющихся картографических и статистических данных (Атлас..., 1996). Метод зонирования территории применяется при построении карт площадных градиентных нарушений (степени загрязнения химическими или радиоактивными веществами и т.п.). Результаты районирования могут быть полезны для общего анализа антропогенной преобразованности растительности региона, однако в качестве основы для детального анализа нарушенности, проведения мониторинга последствий хозяйственной деятельности и разработки стратегии охраны природы требуется топологическое картирование нарушений.

Распространенный метод топологического картирования антропогенных нарушений – пространственный анализ существующей лесохозяйственной информации, современных и исторических карт растительности и топографических карт. Использование исторических карт позволяет составлять динамические карты нарушенности, например, карты сокращения площади лесов (Кравцова, Кукса, 1990). Основные ограничения для применения существующих картографических источников – различия в методах отображения и генерализации пространственной информации, недоступность ряда

топографических и отраслевых карт и отсутствие оперативно обновляемых данных о современном состоянии растительного покрова.

Данные дистанционного зондирования, получившие широкое распространение в последние десятилетия, – наиболее быстрый и относительно дешевый способ получения оперативной и точной информации о состоянии наземных экосистем. В настоящее время аэрокосмическая информация получила массовое применение при анализе современного состояния растительности и выделении территорий, нуждающихся в охране (эталонные экосистемы), при выделении зон сильных антропогенных нарушений и проведении работ по мониторингу антропогенных воздействий (Кравцова, 1995; Гарбук, Гершензон, 1997). Использование спектрозональной съемки, а также разновременной и разномасштабной съемки, позволяет различать большое число природных объектов. Анализ изображения проводится на основании спектральных и текстурных свойств природных объектов с учетом формы и взаимного расположения контуров. Также используются косвенные признаки объектов и дополнительная картографическая информация. Основным способом составления карт антропогенной нарушенности – экспертное визуальное дешифрирование снимков, поскольку автоматические методы не позволяют одновременно выявлять различные типы и комплексы природных и хозяйственных объектов.

Использование ГИС-технологий значительно расширило сферу применения данных дистанционного зондирования (Goodchild, 1994). Особенно эффективно применение космических снимков при исследовании последствий хозяйственной деятельности человека в ранее малонаселенных лесных регионах, активная колонизация и использование ресурсов которых началось 100–150 лет назад. Такие работы успешно проведены в Бразильской Амазонии (Mantovani et al., 1997), на севере США (Miller et al., 1998), в центральной Сибири (Мальшева и др., 1997). Показана возможность использования космоснимков и при анализе изменений в лесном покрове давно освоенных густонаселенных территорий (Кравцова, Кукса, 1990).

Применение данных дистанционного зондирования позволяет проводить инвентаризацию сохранившихся крупных лесных территорий, в минимальной степени нарушенных хозяйственной деятельностью человека. Особая ценность таких лесов для сохранения всех уровней биологического разнообразия признается многими исследователями (McCloskey, Spalding, 1989; Bruant et al., 1997; Noss, 1999; Ярошенко, 1999). В частности, именно крупные природные массивы необходимы для сохранения устойчивых популяций крупных животных, особенно чувствительных к антропогенному воздействию или изменению мест обитания, эталонных водных и болотных объектов, естественной динамики лесных экосистем и т.д. Крупные массивы неосвоенных природных лесных сообществ могут служить эталонами зонального таксономического и структурного разнообразия, восстановление и поддержание которого – основная задача экологически ответственного лесного хозяйства. Кроме того, центральные части крупных природных массивов оказываются наиболее защищенными от краевых эффектов – изменения природных экосистем под влиянием преобразованных хозяйственной деятельностью человека прилегающих территорий. Не менее важно также то, что центральные части крупных природных массивов реже всего посещают-

ся людьми, и в результате меньше всего подвергаются воздействию браконьерства или возникающих по вине людей пожаров.

Терминология, связанная с определением территорий, в наименьшей степени затронутых влиянием человека, сложна и противоречива. При анализе лесов Восточной Европы использован термин «малонарушенные лесные территории» (МЛТ) (см. главу 1, раздел 3), под которыми понимаются территории площадью более 50 тыс. гектаров, не имеющие внутри поселений, действующих элементов хозяйственной инфраструктуры и являющиеся природными экосистемами, не затронутыми интенсивной хозяйственной деятельностью человека, по крайней мере, в последние 70–100 лет. Для обеспечения высокого уровня защиты центральных частей массивов от антропогенного воздействия и сохранения лесной среды в пределах массивов, использованы критерии минимального линейного размера территории (наименьшего диаметра вписанной окружности) в 10 км и минимальной ширины контура в 2 км. Данные размерные критерии примерно соответствуют минимальным оценкам площадей, необходимых для устойчивого выживания популяций крупных хищников, представляющих собой вершину трофической цепи в лесных экосистемах (Соколов и др., 1997).

Выявление МЛТ проводится в высокоствольных сомкнутых лесах, поскольку выявление нарушений в разреженных лесах и стланиках на основании использованных дистанционных данных невозможно. Сомкнутыми считались леса с проективным покрытием крон деревьев выше 20%, что соответствует международным критериям (State of the World's Forests, 1997). Работа по выявлению МЛТ проводится поэтапно с использованием на каждом этапе все более и более детальных источников информации. Использование на начальных этапах информации обзорного характера (картографических материалов и космических снимков среднего разрешения) позволяет исключить из анализа значительную часть территории, не используя дорогостоящую космическую съемку высокого разрешения.

На первом этапе работы на основе данных общегеографических цифровых карт было проведено выявление нефрагментированных территорий лесов площадью более 50 тыс. гектаров. Методы анализа степени фрагментации природных экосистем хозяйственной инфраструктурой широко используются в качестве предварительного анализа нарушенности территории в макрорегиональном и глобальном масштабе (Heilman et al., 2002; Sanderson et al., 2002). Для исключения территорий, испытывающих влияние хозяйственной инфраструктуры, на карте были построены буферные зоны вокруг жилых населенных пунктов, промышленных сооружений и объектов транспортной инфраструктуры. Несмотря на то, что лесная растительность реагирует на пограничный эффект, вызванный дорогой, на расстоянии не более 100 м, крупные млекопитающие избегают находиться рядом с дорогами на расстоянии менее 0,5–1,0 км (Dyer, 1999; Lyon, 1983; Mech, 1989). Население, используя лесные дороги, наиболее активно посещает километровую полосу вдоль дорог. Размер буферных зон выбирался экспертно, исходя из типа инфраструктуры, степени ее использования и возможного влияния на окружающие природные территории. Для получения карты нефрагментированных территорий из всей площади лесов исключались буферные зоны и территории, ограниченные границами буферных зон и имеющие площадь менее 50 тыс. гектаров. Поскольку информация об объектах хозяйственной

инфраструктуры, особенно о дорогах, трубопроводах и линиях электропередач, на картах масштаба 1 : 1 000 000 недостаточно полная и точная, полученные на первом этапе работы территории можно рассматривать только как потенциальные места расположения МЛТ.

Задача второго этапа работы – выявление и исключение из дальнейшего рассмотрения участков, нарушенных хозяйственной деятельностью человека, по космическим снимкам среднего разрешения Ресурс МСУ-СК (пространственное разрешение 150 м). По снимкам в пределах контуров нефрагментированных территорий, полученных на первом этапе, исключались преобразованные ландшафты (сельскохозяйственные земли, места добычи полезных ископаемых), территории новой застройки и новые объекты фрагментирующей инфраструктуры (с буферными зонами), массивы вырубок и листовенные молодняки на вырубках (см. Вклейку, рис. 11). Все отмеченные нарушенные территории, а также территории менее 50 тыс. гектаров исключались из дальнейшего анализа.

На заключительном этапе работы проводилось исключение нарушений и получение окончательных границ МЛТ на основе космических снимков высокого разрешения: Landsat ETM+, Terra Aster, SPOT и Ресурс МСУ-Э (пространственное разрешение 15–35 м/пиксел). На основе космических снимков отмечались новые элементы инфраструктуры, вырубки (в том числе единичные), гари, карьеры, буровые площадки и связанная с ними инфраструктура геологоразведочных профилей, уточнялись границы контуров, построенных на втором этапе работы (см. Вклейку, рис. 12). Хотя имевшиеся в нашем распоряжении снимки высокого разрешения охватывают менее половины всей исследуемой территории, они покрывают более 90% площади потенциально малонарушенных лесных территорий, выявленных на втором этапе работы. Большая часть снимков сделана в период с 1999 по 2000 год. Представленная методика отработывалась на территории Европейского Севера России (Ярошенко и др., 2001). Полевые обследования территории показали удовлетворительное качество результатов работы. Основными недостатками и ограничениями карты следует признать условность обозначения границ контуров при постепенном убывании антропогенной нагрузки, невозможность отследить ряд нарушений (например, свежие выборочные рубки в смешанных лесах, узкие лесовозные дороги и др.). В целом следует признать, что используемый подход позволяет выявить наименее нарушенные, эталонные участки лесов в макрорегиональном масштабе, однако для планирования региональной политики охраны лесов следует использовать более подробный анализ, так как применение единого критерия нарушенности и высокий площадной критерий не позволяют выделять ряд ценных с природоохранной точки зрения территорий. Применение разработанной методики для выявления МЛТ на всей территории Европейской России (Aksenov et al., 2002) позволило выявить последние сохранившиеся территории, наименее нарушенные человеком (см. Вклейку, рис. 13). Анализ картографических материалов и космических снимков показал, что к настоящему времени около 91% территории лесов Европейской России преобразовано или нарушено активной хозяйственной деятельностью или фрагментировано хозяйственной инфраструктурой на участки, не способные к устойчивому поддержанию всех компонентов лесных экосистем. Распределение МЛТ по территории неравномерное. Крупные МЛТ со-

хранились, в основном, на севере территории, на крупных водоразделах и на Урале. На юге сохранились лишь отдельные небольшие массивы относительно ненарушенных территорий на Южном Урале и на Кавказе, однако для определения степени их сохранности необходимы детальные полевые обследования. В широколиственных лесах и в лесостепи МЛТ не обнаружены, что связано с развитием сельского хозяйства и высокой плотностью населения. В связи с этим, на юге лесного пояса Европейской России наиболее актуальна задача восстановления МЛТ путем заповедания (или введения особого экологического режима лесопользования) нарушенных лесных территорий вокруг наиболее хорошо сохранившихся лесных экосистем (природных резерватов или их фрагментов), которые будут выполнять роль источников зачатков для восстановления природного биоразнообразия.

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ЛЕСНОГО И ПОЧВЕННОГО ПОКРОВА ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

Эта глава начинает серию глав (5–9), посвященных анализу и оценке биологического разнообразия растительных сообществ лесного пояса Восточной Европы. В первой главе книги предложена вербальная реконструкция биоценотического покрова лесного пояса, где описан его потенциальный для современности облик. Представление о современной потенциальной растительности лесного пояса Восточной Европы – это необходимый критерий для оценки степени антропогенной трансформации конкретных сообществ. Для сравнения в пятой главе описано реальное современное состояние лесного и почвенного покрова лесного пояса европейской России. Сопоставление потенциального и реального облика растительности и отчасти почвенного покрова постоянно используется в главах 6–8 как при описании наименее нарушенных лесных сообществ, так и при характеристике основных сукцессионных процессов.

5.1. Общая характеристика видового и возрастного состава древостоев современных лесов

Согласно системе классификации и картирования растительности, разработанной ЮНЕСКО (International..., 1973), на территории европейской части России выделены три крупные лесорастительные полосы: бореальных (хвойных) лесов, бореально-неморальных (южнотаежных и хвойно-широколиственных) и неморальных (широколиственных лесов и лесостепи). Сейчас на всей этой территории преобладают сукцессионные варианты лесных сообществ, связанные с различными видами хозяйственных воздействий: многократными рубками, распахками, выжиганием, выпасом в лесах домашних животных, расчистками леса под пастбища и сенокосы, созданием лесных культур (Абатуров, 1993, 2000; Офман и др., 1998; Смирнова, Бобровский, 2000; Смирнова и др., 2001; Ярошенко и др., 2001). Обычно древостои представлены первым поколением деревьев, сформировавшимся после хозяйственных воздействий. Так, многократные рубки без сильного нарушения почвенного покрова приводят к формированию темнохвойных (с доминированием ели и/или пихты) или теневых широколиственных лесов (Курнаев,

1968; Смирнова и др., 2001). После многократных рубок, сопровождающихся сильными нарушениями почвенного покрова, и при зарастании сельскохозяйственных угодий во всех зонах образуются мелколиственные леса с доминированием березы, осины, ивы (Абатуров и др., 1982; Пономаренко, 1992; Борисова и др., 2001; Жуковская, 2002). На легких песчаных и супесчаных почвах пожары приводят к формированию лесов с преобладанием сосны (Корчагин, 1954; Санников, 1983; 1992). Одновозрастные монодоминантные сосновые и еловые леса могут быть обязаны своим происхождением специальным лесохозяйственным мероприятиям: созданием лесных культур, проведением рубок ухода (Морозов, 1950). В хвойно-широколиственных и широколиственных лесах, помимо сосны и ели, на достаточно больших площадях культивируется дуб (Чеведаев, 1963; Новосельцев, Бугаев, 1985).

5.1.1. Состав и структура данных о лесном фонде

Представление о современном состоянии лесной растительности европейской части России в целом можно получить на основе данных учета лесного фонда. Лесной фонд объединяет земли Российской Федерации, на которых произрастают или могут произрастать леса. В соответствии с Лесным кодексом России (Лесное..., 1998) лесной фонд образуют все леса, за исключением лесов, расположенных на землях Министерства обороны и на землях населенных пунктов. Земли лесного фонда подразделяют на «лесные» и «нелесные». К «лесным» относят земли, покрытые лесной растительностью и не покрытые ею, но предназначенные для ее восстановления (вырубки, гари, редины, пустыри, прогалины, площади, занятые погибшими древостоями, питомниками, несомкнувшимися лесными культурами и т.д.), к нелесным – земли, предназначенные для нужд лесного хозяйства (просеки, дороги, сельскохозяйственные угодья и пр.), а также «неудобные» земли, расположенные в границах лесного фонда (болота, каменистые россыпи и другие неудобные для использования земли). Тем самым, понятие «лесной фонд» отображает пространственную мозаику растительности, вод, дорог, землепользований, поселений и т.п., исторически сложившуюся в России в результате человеческой деятельности и природных процессов в зоне произрастания лесов (Development..., 2000). Каждой категории земель лесного фонда, каждой категории защитности лесов соответствуют определенные правила ведения лесного хозяйства, проведения лесоустройства, назначения хозяйственных мероприятий. Действующая система законодательных актов, нормативных и методических документов лесного хозяйства основана на существующем делении лесного фонда на категории (Лесное..., 1998).

Официальная информация о лесах России на уровне страны в целом и по субъектам федерации складывается в результате объединения данных, полученных при проведении лесоучетных работ (лесоустройство, лесоинвентаризация, лесопатологические обследования и пр.) согласно границам административно-географических (субъекты федерации) и хозяйственных (лесхозы, заповедники, национальные парки и пр.) территорий.

В соответствии с Лесным законодательством (Лесное..., 1998) лесхозы являются местными представительствами региональных структур Государственной лесной службы Министерства природных ресурсов, в их задачу

входит управление лесами на конкретной территории лесного фонда. Лесхозы – это юридические лица, имеющие независимый баланс и финансируемые региональными лесными управлениями, они обычно располагаются в центрах административных районов. Сейчас в России более 1800 лесхозов; в европейской части страны – 1237 лесхозов. Средняя площадь лесхоза в европейской части России составляет 37 000 га (от 4000 га до 242 000 га). Каждый лесхоз традиционно разделен на лесничества, а они – на кварталы. Разделение на кварталы облегчает работы по инвентаризации насаждений, создает благоприятные условия для доступа в лес, ориентирования в нем. Каждый квартал подразделяют на таксационные выделы. Выдел – участок квартала, достаточно однородный по своему территориально-хозяйственному значению и таксационной характеристике, отличающийся от соседних и требующий единых мер хозяйственного воздействия. Средний размер выдела зависит от разряда (степени подробности, детализации и точности) лесоустройства: при 1-м разряде он составляет 3–5 га, при 2-м – 6–15 га, при 3-м разряде – 16–35 га. Именно таксационные выделы являются единицей пространственного представления данных при лесочетных работах.

При обобщении и суммировании материалов учета лесного фонда имеющаяся информация о породном составе лесов (по площадям и запасам) на уровне областей, краев, республик и страны в целом группируется по следующим категориям: хвойные, твердолиственные и мягколиственные леса, несомкнувшиеся лесные культуры, лесные питомники, плантации и др. – всего более 100 категорий земель.

Следует отметить, что в прикладных науках о лесе и лесохозяйственных документах традиционно вместо терминов «вид» или «род» используется термин «порода». Часто по лесотаксационным материалам можно установить точное соответствие полного ботанического названия и названия породы (например, порода: сосна, вид: сосна обыкновенная – *Pinus sylvestris*; порода: кедр, вид: сосна сибирская – *Pinus sibirica*). В некоторых случаях соответствие устанавливается только на уровне рода. Например, порода: ель на территории Европейской России может быть представлена видом – елью европейской (*Picea abies*) или видом – елью сибирской (*Picea sibirica*).

К хвойным лесам относят насаждения с преобладанием в первом ярусе сосны, ели, лиственницы, кедра, пихты. К мягколиственным – с преобладанием березы, осины, липы, ольхи, тополя, ивы; к твердолиственным – дуба, бука, клена, ясеня, граба, ильмовых. Эта классификация имеет только хозяйственное значение.

Лесоинвентаризация традиционно определяет возраст, диаметр, высоту, запас, бонитет, прирост, полноту, ярусность древостоя в границах выдела. Запас древесины определяют как сумму объемов (в кубометрах) стволов всех растущих (живых) деревьев насаждения. Бонитет насаждения характеризует продуктивность древостоя, которая зависит от степени богатства лесорастительных условий. Класс бонитета определяется по специальным таблицам хода роста (Загреев и др., 1992), исходя из высоты, возраста и происхождения (семенного или порослевого) преобладающей древесной породы. По возрасту насаждения делят на классы и соответствующие им группы возраста: молодняки, средневозрастные, приспевающие, спелые и перестойные насаждения. Для хвойных и твердолиственных семенных насаждений установлены классы возраста длительностью в 20 лет, для мягколиственных и

твердолиственных порослевых насаждений – 10 лет. Два класса возраста образуют группу молодняков (1–10 и 11–20 лет для мягколиственных и твердолиственных насаждений порослевого происхождения; 1–20 и 21–40 лет для хвойных и твердолиственных насаждений семенного происхождения). Группу спелых насаждений образуют древостои, достигшие возраста спелости (и соответственно возраста рубки). Возраст спелости древостоя устанавливается государственными органами управления лесным хозяйством с учетом вида, условий произрастания и бонитета насаждения для каждого региона и каждой категории защитности лесов. Возраст спелости каждой породы в большей степени определяется лесохозяйственной политикой и потребностями лесозаготовителей, чем ее биологическими особенностями. В связи с этим довольно трудно определить четкую зависимость между классами и группами возраста, принятыми в лесном хозяйстве, и биологическим возрастом (онтогенетическим состоянием) деревьев.

При таксации средневозрастных, приспевающих, спелых и перестойных лесов учитывают деревья с диаметром более 6 см; деревья меньшего диаметра описываются как подрост. Данные о приросте насаждений в материалах учета лесного фонда ограничиваются сведениями о среднегодовом приросте (m^3). Такой показатель характеризует среднюю величину изменений, происходящих за все время жизни насаждений, при этом не учитываются отпад и промежуточное пользование (рубки ухода, рубки прореживания, проходные рубки и т.д.), тем самым не дается точная характеристика текущей продуктивности древостоя. В материалах учета лесного фонда приводятся данные об относительной полноте древостоя, которая вычисляется как отношение сумм площадей поперечных сечений деревьев таксируемого древостоя и эталонного древостоя (Загребев и др., 1992) при полноте, равной единице. Выражается полнота древостоя в долях единицы (от 0,1 до 1,0).

Планируемые в насаждении лесохозяйственные мероприятия зависят от назначения лесов, природных и экономических условий, а также от достигнутого уровня интенсивности лесохозяйственного производства конкретной территории. С 1943 г. все леса России разделены на три крупные категории:

леса первой группы – защитные леса – делятся на семь категорий защитности (почвозащитные, полезащитные, курортные, заповедные и т.д.) и включают неэксплуатационные леса, выполняющие средозащитные, природоохранные и санитарно-оздоровительные функции; в этих лесах разрешены только санитарные рубки;

леса второй группы – защитные (водоохранные) леса ограниченного эксплуатационного значения – расположены в густонаселенных районах, в них разрешается ограниченный размер рубок главного пользования в пределах годичного прироста по запасу;

леса третьей группы – так называемые, эксплуатационные леса – имеют незначительные ограничения по рубкам главного пользования.

5.1.2. Площадь лесного фонда, лесистость, группы леса

По состоянию на 1 января 2000 г. общая площадь земель, управляемых с целью ведения лесного хозяйства (лесной фонд), и лесов, не входящих в лесной фонд, в Российской Федерации была определена в 1181,4 млн гектаров

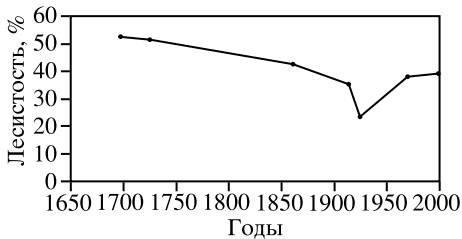
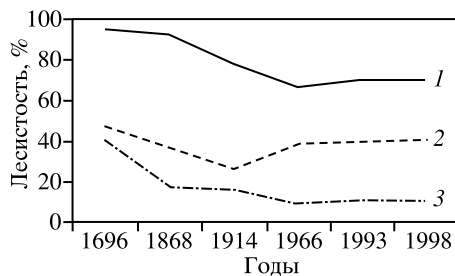


Рис. 5.1. Динамика лесистости европейской части России (Цветков, 1957; Лесной фонд России..., 1999; Страхов, Писаренко, Борисов, 2001)

с запасом древесины 82,1 млрд кубометров. Лесной фонд составляет 69% всех земель России (вместе с внутренними водами), при этом 78,3% лесных земель России располагаются в азиатской части и 21,7% – в европейской. Степень облесенности территории России (или лесистости, которую определяют как отношение площади покрытых лесом земель к общей площади) составляет 45,3%. За период 1966–1993 годов среднее ежегодное увеличение площади земель, покрытых лесной растительностью составляло 1,8 млн гектаров, а в 1993–1998 годах – около 2,5 млн гектаров. В азиатской части России это увеличение связано с различного рода уточнениями площадей категорий лесного фонда, тогда как в европейской части России, где ежегодное увеличение составило 780 тыс. га, оно в значительной мере является результатом зарастания брошенных сельхозугодий внутри и на границе лесных массивов и создания лесных культур. Лесистость европейской части России к 1998 году составляла 39,1% (Лесной..., 1999).

В конце XVI – начале XVII века значительная часть пашни заросла лесом в связи со смутными временами и экономическим кризисом (Готье, 1937). В последующий период сельскохозяйственные угодья вновь наступали на лес. К концу XVII века (рис. 5.1) леса занимали около 48% площади (Цветков, 1957). К середине XIX века лесистость территории сократилась и составила около 39% (Цветков, 1957). К концу XIX века повсеместное развитие огородничества и мясомолочного животноводства определило увеличение площади сенокосов и усиление пастбищной нагрузки на лесные угодья. Резкое сокращение лесистости (до 26 %) произошло к 1914 году в связи с прекращением поставок польского угля в Россию и с увеличением заготовки дров в период первой мировой войны (Абатуров, 2000). После 1914 года лесистость постепенно возрастала и достигла к 1956 году 32%. Увеличению лесистости могли способствовать последствия Великой Отечественной войны, во время которой (хоть и проводились сплошные рубки) большие площади сельскохозяйственных угодий заросли мелколиственными лесами. Во второй половине 1960-х годов сильно изменились технологии сельскохозяйственного производства и хозяйственный уклад сельского населения: практически полностью прекратился выпас и сенокосение в лесу, уменьшилось промежуточное и побочное пользование лесом. Резкое ослабление антропо-

Рис. 5.2. Динамика лесистости Вологодской (1), Московской (2) и Тамбовской (3) областей (по данным: Цветков, 1957; Лесной фонд России..., 1999; Абатуров, 2000)



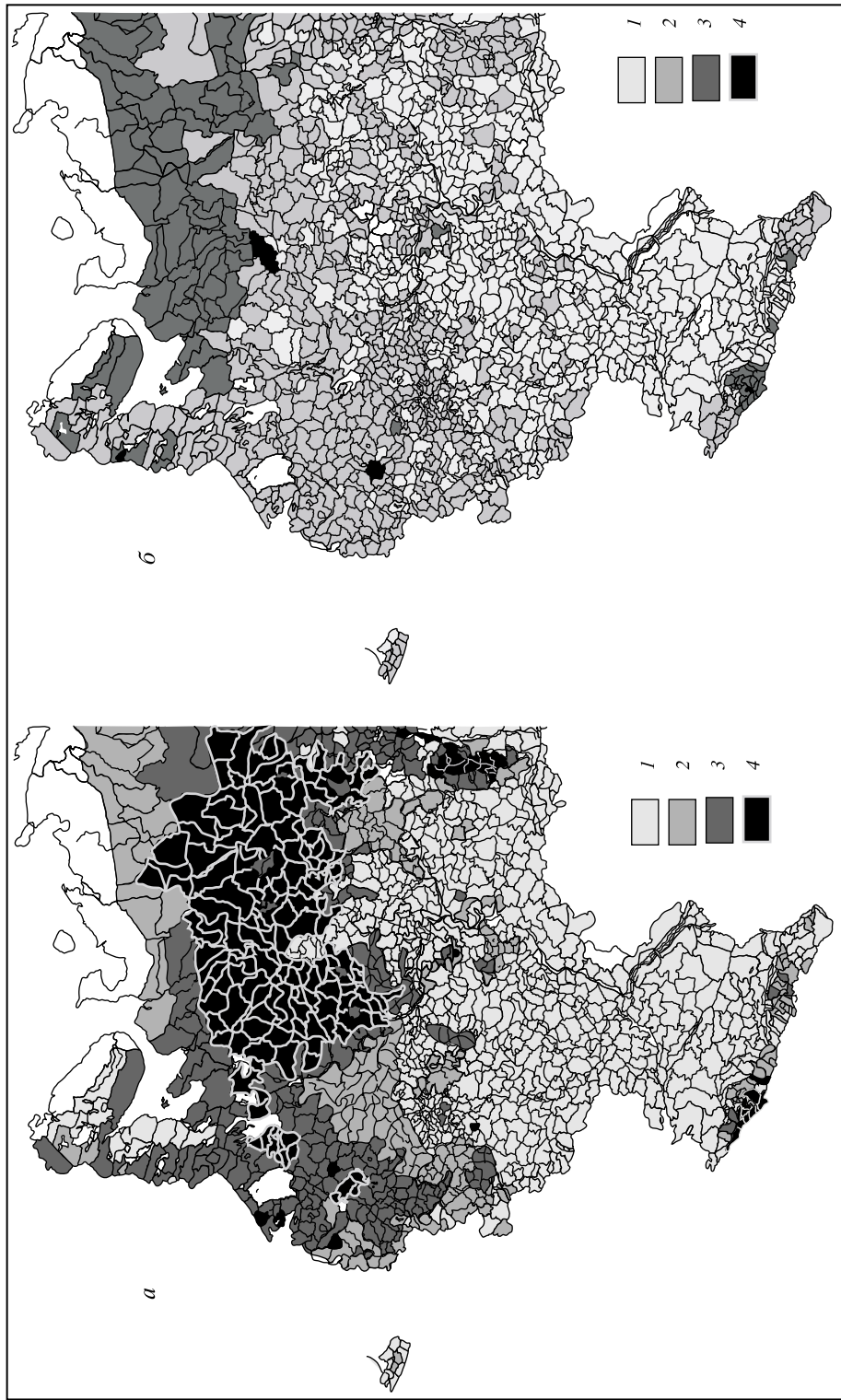


Рис. 5.3. Лесистость (а) и средний возраст (б) насаждений в лесах европейской части России по данным учета лесного фонда 1998 г.

Лесистость, %: 1 – 0,1–25; 2 – 26–50; 3 – 51–75; 4 – 76–90.

Средний возраст, лет: 1 – 1–50, 2 – 51–100, 3 – 101–150, 4 – 151–250. Данные подготовлены и любезно предоставлены сотрудником ВНИИЛМ Б.Н. Моисеевым

генной нагрузки привело к активному возобновлению лиственных деревьев и кустарников под пологом лесов, а также к значительным изменениям живого напочвенного покрова в лесах (Курнаев, 1968; Речан и др., 1993; Абатуров, 2000).

В разных регионах европейской части России лесистость и средний возраст насаждений разные. Лесистость изменяется от 0,2 до 80,7% (рис. 5.3, а), средний возраст – от 4 до 246 лет (рис. 5.3, б). Эти различия отражают, прежде всего, историю антропогенных воздействий в каждом из них. Плотность населения и степень антропогенных воздействий в широколиственных и хвойно-широколиственных лесах всегда были выше, чем в хвойных лесах, что видно на примерах изменения лесистости Вологодской, Московской и Тамбовской областей (рис. 5.2). В европейской части России 33% территории лесного фонда занято лесами первой группы, 22% – второй и 45% – лесами третьей группы. В последние годы заметна тенденция увеличения площади, занятой лесами первой группы: с 1993 по 1998 год она стала больше на 11,3 тыс. гектаров. С историей природопользования и особенностями демографической структуры населения регионов связано то, что природно-антропогенные зоны существенно различаются по соотношению насаждений с разными режимами ведения лесного хозяйства. Доля площади лесного фонда первой группы леса (водоохранные, запретные и защитные полосы, памятники природы, национальные парки и пр.) выше в полосе неморальных лесов, а доля площади лесов III группы (возможных для эксплуатации и пр.) – в полосе бореальных лесов.

5.1.3. Лесообразующие породы деревьев

Основные лесообразующие породы в европейской части России – сосна, ель, береза, осина, дуб, липа, ольха. Насаждения с преобладанием этих пород занимают в целом 97% площади земель, покрытых лесной растительностью (Лесной..., 1999). Установившееся в настоящее время соотношение площадей, занятых насаждениями с доминированием названных деревьев, в значительной степени обусловлено длительной историей природопользования. Широкое использование подсеčno-огневой системы земледелия в прошлом, заготовка древесины на сплошных вырубках, сопровождающиеся сильными нарушениями почвенного покрова, большие площади, пройденные пожарами, предопределили распространение на огромных пространствах быстрорастущих пионерных видов деревьев – березы и осины. Значительные площади, занимаемые сосновыми лесами, связаны, как правило, с пожарными нарушениями.

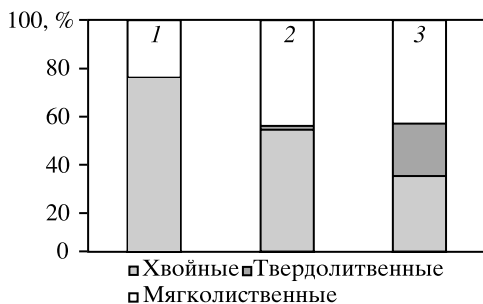


Рис. 5.4. Соотношение площадей хвойных, твердолиственных и мягколиственных древостоев в разных лесорастительных полосах Европейской России:

1 – бореальной, 2 – бореально-неморальной, 3 – неморальной

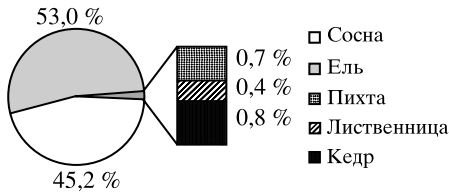


Рис. 5.5. Соотношение площадей насаждений по преобладающим породам в хвойном хозяйстве европейской части России

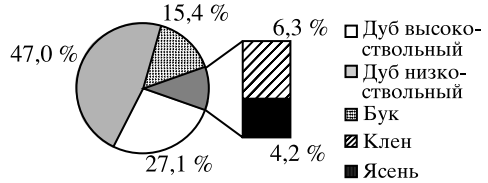


Рис. 5.6. Соотношение площадей насаждений по преобладающим породам в твердолиственном хозяйстве европейской части России

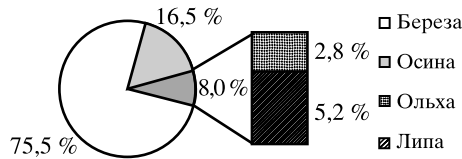


Рис. 5.7. Соотношение площадей насаждений по преобладающим породам в мягколиственном хозяйстве европейской части России

ями разной давности, а также с особенностями ведения лесного хозяйства, направленного на быстрое получение ценной древесины. Ведение лесного хозяйства, ориентированное на хвойные породы, находит отражение и в лесокультурной практике: при рубках ухода оставляют преимущественно хвойные породы, искусственное лесовозобновление осуществляется преимущественно ими. Анализ лесокультурной практики за период с 1966 по 1998 год показал, что доля площади, занимаемой сосновыми культурами снизилась с 58,2 до 28,7% общей лесокультурной площади, доля еловых культур выросла с 33 до 63%, в то время как доля культур дуба сократилась с 3,4 до 2,3%. Такая лесохозяйственная практика определяет широкое распространение на территории европейской части России хвойных насаждений. Однако, в распределении пород деревьев по природно-антропогенным полосам и в соотношении занятых ими площадей можно проследить тенденции, характерные для каждой из них, связанные с их климатическими особенностями. Они проявляются в снижении доли хвойных пород при продвижении с севера на юг и практически в полном исчезновении твердолиственных пород на севере (рис. 5.4).

Соотношение площадей, занятых насаждениями с доминированием разных видов деревьев, показано на рис. 5.5–5.7. Хвойные леса в европейской части России представлены преимущественно насаждениями ели и сосны (см. рис. 5.5), причем древостоев с доминированием ели несколько больше в зоне хвойных лесов, а с доминированием сосны существенно больше в зоне широколиственных лесов. По данным учета лесного фонда на территории европейской России площадь хвойных насаждений с 1966 по 1993 год увеличилась на 5,2 млн гектаров, а за период с 1993 по 1998 год еще на 952,1 тыс. гектаров. В период с 1966 по 1993 год площадь мягколиственных насаждений увеличилась на 10,5 млн гектаров, а с 1993 по 1998 год – еще на 3032,8 тыс. гектаров, в итоге доля хвойных стала меньше.

В твердолиственном хозяйстве наибольшие площади занимают насаждения с доминированием дуба и бука (см. рис. 5.6). Устойчиво-неблагоприятная для дуба лесохозяйственная практика (участие культур дуба в составе лесных культур за последние десятилетия наблюдается реже) ведет к снижению участия этого вида: площадь дубрав с 1966 по 1998 год уменьшилась на 20% и эта тенденция сохраняется. Если учитывать и то, что площади низкоствольных (порослевых) насаждений дуба в европейской части России почти вдвое превышают площади высокоствольных (семенных) (см. рис 5.6), а доля площади, занятой твердолиственными насаждениями I и II класса возраста (молодняками), за этот период снизилась почти вдвое, то нужно говорить об устойчиво-негативной тенденции.

В мягколиственных лесах европейской части России доминирует береза (см. рис. 5.7), ее доля уменьшается с севера на юг. Доля площади, занятой насаждениями с доминированием осины, плавно повышается с севера на юг; то же характерно для насаждений липы. В зоне широколиственных лесов площади насаждений с преобладанием липы достигают 24,3% всей площади насаждений, занятых мягколиственными породами.

5.1.4. Возрастная структура лесного фонда

В теории ведения лесного хозяйства России принята модель «нормального леса» (Лесная энциклопедия, 1986), для которого характерно строго равномерное (по площади) распределение насаждений отдельных классов возраста при неперемном условии, что в нем производится ежегодная рубка наиболее старого участка, возраст которого совпадает с числом лет в обороте рубки. В практике ведения лесного хозяйства эта модель реализуется не всегда. Так, в настоящее время около 50% площади хвойных насаждений в европейской части России заняты спелыми и перестойными древостоями. Площадь приспевающих насаждений относительно стабильна. Сравнение

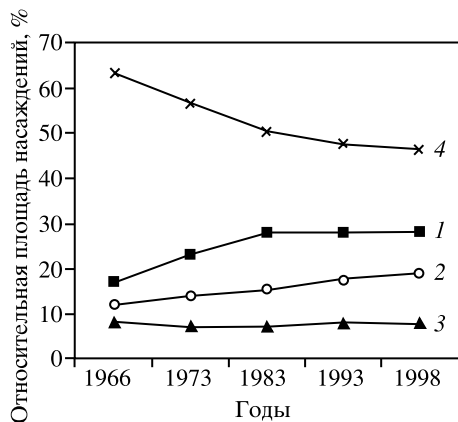


Рис. 5.8. Изменение состава хвойных насаждений европейской части России (доли площадей)

Возрастные группы: 1 – молодняки, 2 – средневозрастные, 3 – приспевающие, 4 – спелые и перестойные

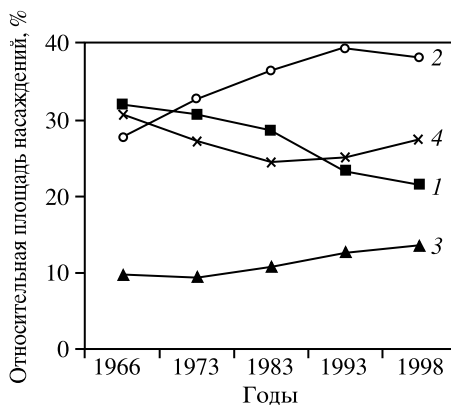


Рис. 5.9. Изменение состава мягколиственных насаждений европейской части России (доли площадей)

Возрастные группы: 1 – молодняки, 2 – средневозрастные, 3 – приспевающие, 4 – спелые и перестойные

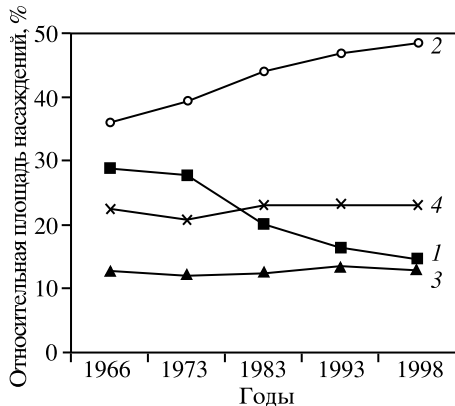
Рис. 5.10. Изменение состава твердолиственных насаждений европейской части России (доли площадей)

Возрастные группы: 1 – молодняки, 2 – средневозрастные, 3 – приспевающие, 4 – спелые и перестойные

данных с 1966 по 1998 год показало, что за это время площади, занятые молодняками и средневозрастными насаждениями хвойных пород увеличились, а занятые спелыми и перестойными уменьшились в 1,4 раза (рис. 5.8).

В группе мягколиственных пород увеличились доли площадей средневозрастных, спелых и перестойных и одновременно уменьшились доли молодых древостоев (рис. 5.9). Увеличение доли площадей средневозрастных, приспевающих, спелых, перестойных мягколиственных древостоев и хвойных молодняков и одновременное снижение доли площади спелых и перестойных хвойных древостоев обусловлены особенностями ведения лесного хозяйства: более интенсивным потреблением хвойной древесины по сравнению с мягколиственной, а также преобладанием культур ели и сосны.

В твердолиственном хозяйстве европейской части России около 50% площади занято средневозрастными древостоями. Негативные изменения возрастной структуры проявляются прежде всего в увеличении доли площади, занятой средневозрастными древостоями (с 36,1% в 1966 г. к 48,9% в 1998 г.), и сокращении площади молодняков (рис. 5.10). Последнее связано с небольшими площадями культур твердолиственных пород на вырубках.



5.1.5. Продуктивность насаждений

Продуктивность древостоя (запас стволовой древесины) – часть общей продуктивности лесных экосистем. Изменение общего запаса древесины по России в целом не имеет четко выраженной тенденции. Однако в европейской части России с 1966 г. увеличиваются общие запасы древесины. За 1966–1993 гг. запасы увеличились на 13,4%, а за следующее пятилетие еще на 5,3% вследствие увеличения среднего прироста насаждений, а также неполного использования расчетной лесосеки в лесном хозяйстве.

По данным учета лесного фонда 1998 г. в Европейской России общий запас насаждений ведущих лесообразующих пород составляет 17,8 млрд кубометров, включая 8,5 млрд кубометров спелых и перестойных древостоев, из которых 5,8 млрд кубометров составляют хвойные насаждения. С 1966 по 1998 год средний запас древесины на 1 га увеличился (рис. 5.11) главным образом за счет увеличения доли средневозрастных насаждений (см. рис. 5.8, 5.9). Наименее продуктивны насаждения (138 м³/га) в Мурманской области, наиболее продуктивны (500–600 м³/га) в Краснодарском крае и в Республике Адыгея.

По данным учета лесного фонда 1998 г. ежегодный средний прирост запаса древесины в лесах европейской части России составляет 288 млн кубо-

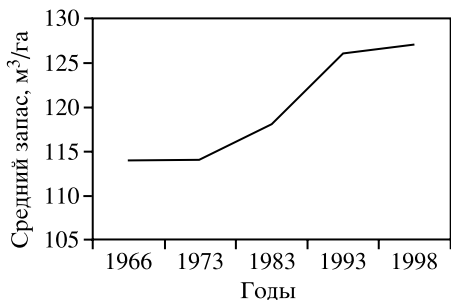


Рис. 5.11. Динамика среднего запаса насаждений для европейской части России в 1966–1998 гг.

метров, или 2,05 м³ на гектар покрытых лесом земель. Отмечается увеличение общего среднего прироста почти на 23% за 32 года (1966–1998 гг.), в том числе на 3% за 1993–1998 гг. В течение последних сорока лет заметно увеличилась доля высокобонитетных насаждений (II к л а с с а бонитета и выше) в хвойном и мягколиственном хозяйствах за счет уменьшения доли низкобонитетных (III–V к л а с с о в бонитета).

* * *

Обобщение имеющихся материалов показало, что к настоящему времени лесистость Европейской России значительно выросла по сравнению с началом XX века, что представляется положительным явлением. Однако резкие различия в лесистости разных регионов и среднем возрасте насаждений (преобладание молодняков в малолесных регионах юга страны и спелых и перестойных на севере) приводят к заключению о неоптимальной структуре лесного фонда. Это заключение подтверждается при сопоставлении породного состава по лесорастительным полосам и типам ведения хозяйства (хвойному, твердолиственному и мягколиственному). Увеличение лесистости и запаса насаждений происходит на фоне постоянного сокращения доли твердолиственных пород – эдификаторов широколиственных и хвойно-широколиственных лесов – и увеличения доли мягколиственных (в первую очередь березы) пород, а также сосны и ели, что существенно ухудшает лесорастительные условия и приводит к значительному сокращению видового разнообразия.

5.2. Оценка разнообразия и состояния региональных и локальных популяций видов деревьев – основных эдификаторов и доминантов современного лесного пояса

5.2.1. Объекты и места исследования

Биологическое разнообразие региональных популяций основных лесобразующих видов деревьев («пород» в лесоводственной терминологии) изучены на территории юго-запада Русской равнины, Восточных Карпат, Горного Крыма и Северо-Западного Кавказа. Исследования проводились на лесных ландшафтно-экологических профилях (ЛЛЭП), представляющих собой полосы на местности, занятые лесами и пересекающие доминирующие и значимые в экологическом отношении природно-территориальные комплексы (ПТК) разного ранга (рис. 5.12).

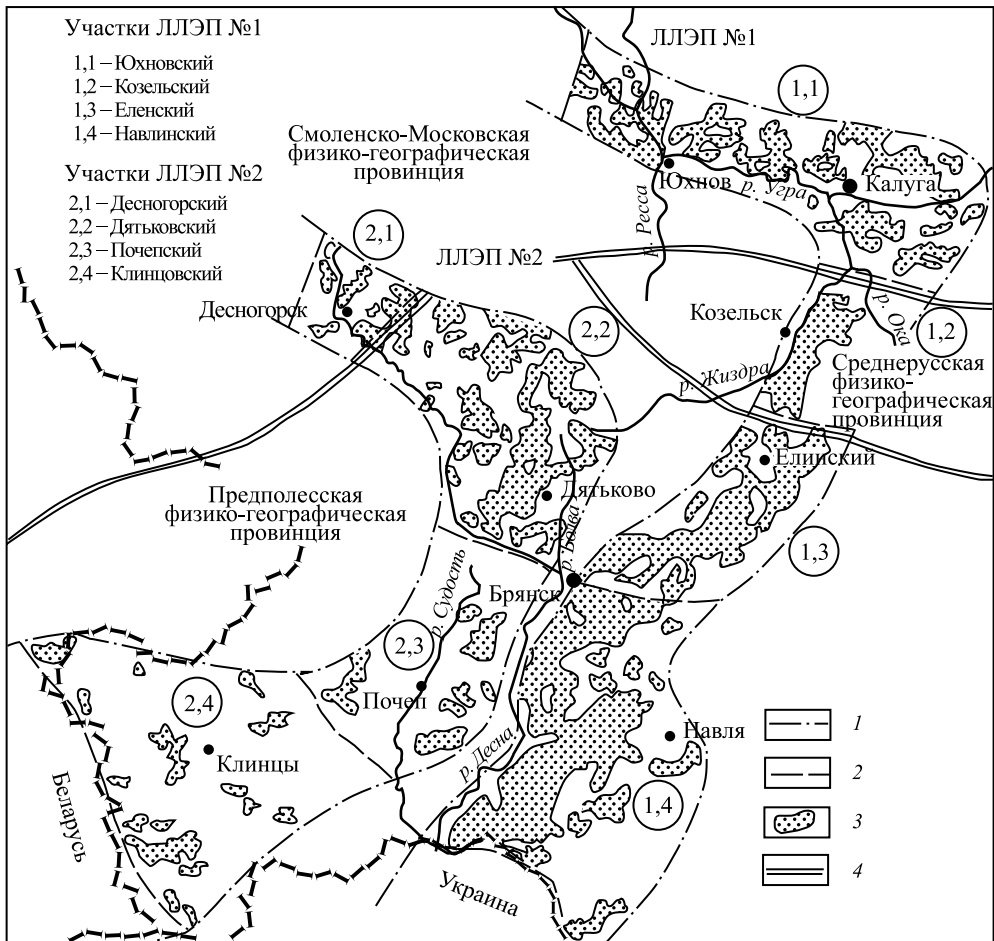


Рис. 5.12. Схема расположения лесных ландшафтно-экологических профилей (ЛЛЭП) на юго-западе Нечерноземья:
 1 – границы ЛЛЭП, 2 – границы участков ЛЛЭП, 3 – основные лесные массивы, 4 – границы физико-географических провинций

Объектами однократных исследований и мониторинга (Смирнов, 1996; 2000, Смирнов и др., 1996) были популяции сосны обыкновенной (Смирнов и др., 1981; Смирнов, 1998), ели европейской (Смирнов, 1999), пихты белой, дубов черешчатого, скального, пушистого (Смирнов и др., 1985; Смирнов, 1988, 1997), произрастающие в пределах различных ПТК (Физико-географическое районирование Нечерноземного центра, 1963; Маринич и др., 1978; Исаченко, 1991 и др.):

Популяции названных видов изучены на следующих территориях:

- ландшафтные или физико-географические (ф.-г.) провинции: Русская равнина (юго-западная часть), Альпийско-Карпатская (Восточные Карпаты) горная, Крымско-Кавказская (Горный Крым, Северо-Западный Кавказ) горная;
- провинции юго-запада Русской Равнины: Смоленско-Московская (Россия), Среднерусская (Россия), Предполесская (Россия, Украина, Белорус-

сия), Полесская (Белоруссия), Лесостепная левобережная (Украина), Лесостепная правобережная (Украина);

- горные области: Восточные Карпаты (Предкарпатье, Водораздельные и Верховинские Карпаты); Горный Крым (Предгорная лесостепь, Главная горно-лугово-лесная гряда, Крымское субсредиземноморье); Северо-Западный Кавказ (Широколиственно-барьерно-дождевая);

и в следующих типологических группах ландшафтов (ТГЛ):

- юго-запад Русской равнины (моренные среднерасчлененные равнины..., моренно-зандровые равнины..., зандровые слаборасчлененные равнины..., эрозионные сильнорасчлененные равнины..., речные долины...);

- Восточные Карпаты (предгорные глубоко расчлененные возвышенности..., предгорные расчлененные высокотеррасовые равнины..., крутосклонные низкогорья..., круто- и пологосклонные низкогорья..., пологосклонные низкогорья..., крутосклонные среднегорья...) (Маринич, 1978). В тексте для краткости изложения приведены неполные названия ТГЛ.

Кроме того, для исследования локальных популяций в пределах конкретных ландшафтов, наблюдения проводились в ПТК более низкого ранга – типологических групп урочищ (ТГУ) – плакорных и склоновых.

5.2.2. Разнообразие структуры популяций в природно-территориальных комплексах на юго-западе Нечерноземья

Экотопическая приуроченность исследованных видов. В ТГЛ на юго-западе Нечерноземья (Брянская, Калужская, Орловская, Смоленская области России) выявлена следующая приуроченность популяций исследованных видов:

- сосна обыкновенная преобладает на олиготрофно-мезотрофных и мезотрофных почвах, в свежих и влажных условиях произрастания;

- ель европейская – на мезотрофных влажных;

- дуб черешчатый – на мезотрофных свежих и влажных в Смоленско-Московской (моренные и моренно-зандровые равнины), Среднерусской и Предполесской (зандровые равнины и речные долины) провинциях и на эвтрофных свежих и влажных в Смоленско-Московской (речные долины) и Среднерусской (эрозионные равнины) провинциях.

Видовой состав древостоев. Сообщества с высокой долей участия сосны обыкновенной (8–10 ед. в составе древостоя) доминируют на 40–60% территорий (здесь и ниже процент рассчитан от общей площади насаждений с участием модельных видов в формуле древостоя 1 и более ед.) зандровых равнинах Смоленско-Московской и Среднерусской провинций, моренно-зандровых равнинах Предполесской провинции и речных долин Среднерусской и Предполесской провинций. В остальных ТГЛ представлены лесные сообщества с небольшим участием сосны (менее 4 ед.).

Во всех ТГЛ юго-запада Нечерноземья характерно значительное (более 30%) преобладание насаждений с долей участия ели европейской в составе 4 ед. и менее. Площади насаждений, где ель европейская достигает в составе древостоя 8–10 ед., невелики и варьируют от 3,3% (Среднерусская провинция, речные долины) до 12,9% (Смоленско-Московская провинция, зандровые равнины); а 5–7 ед. – от 11,2 до 23,7%.

Видовое разнообразие древесных насаждений Среднерусской провинции

Типологические группы ландшафтов	Доля площадей насаждений с разным числом видов, %							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Зандровые равнины	12,4	20,3	29,0	24,7	11,3	2,0	0,3	
Эрозионные равнины	4,4	6,9	29,8	26,1	14,1	10,8	7,1	0,8
Речные долины	24,0	28,4	29,1	18,1	0,4			

Насаждения, где дуб черешчатый составляет 4 ед. и менее в формуле древостоя, преобладают (более 70%) во всех анализируемых ТГЛ на юго-западе Нечерноземья. Доля чистых по составу насаждений дуба (8–10 ед.) невелика и в среднем составляет 6,3% в Предполеской, 1,5% в Среднерусской и менее 0,1% – в Смоленско-Московской провинциях.

Анализ состава насаждений на юго-западе Нечерноземья по числу совместно произрастающих видов деревьев показал, что абсолютное большинство древостоев имеет в своем составе менее трех видов деревьев. Наибольшим разнообразием по этому признаку обладают леса в Среднерусской провинции, особенно в условиях эрозионных равнин, что обусловлено комплексным влиянием климатических, орографических и почвенно-гидрологических факторов. Ниже, на примере одного из наиболее хорошо сохранившихся лесных массивов в Среднерусской провинции (национальный парк «Угра», Калужская область), показаны особенности видового разнообразия составляющих его насаждений (табл. 5.1.). При этом установлено, что наибольшим видовым разнообразием характеризуются насаждения эрозионных равнин. Здесь доля площадей сложных по составу насаждений (трех и более совместно произрастающих видов деревьев) составляет 88,7% площади насаждений данного лесного массива, далее в порядке убывания следуют зандровые равнины – 67,3% и речные долины – 47,6%.

Происхождение древостоев. Особенность популяций сосны обыкновенной в ТГЛ Смоленско-Московской провинции – преобладание древостоев естественного происхождения: 89,6–97,7% площади всех древостоев с участием сосны в пределах границ конкретных ТГЛ. В то же время в Среднерусской и Предполеской провинциях на ЛЛЭП доленое участие естественных и искусственно созданных популяций сосны обыкновенной в насаждениях с различной долей ее участия в составе древостоя примерно одинаково.

Популяции ели европейской естественного происхождения преобладают (более 50%) во всех выделенных ТГЛ в Смоленско-Московской провинции, в то время как для Среднерусской и Предполеской провинций характерно преобладание (также более 50%) искусственно созданных популяций этого вида.

В абсолютном большинстве (более 80%) популяции дуба черешчатого на юго-западе Нечерноземья имеют естественное (семенное и вегетативное) происхождение. На долю лесных культур из семян дуба, нередко собранных в разных, порой резко различных (нагорных и пойменных) условиях произрастания практически во всех ТГЛ, приходится менее 5%. Исключение составляют зандровые равнины в Среднерусской провинции и моренные рав-

**Фенологическое разнообразие популяций дуба черешчатого
в Среднерусской и Предполесской провинциях**

Природно-территориальные комплексы		Доля особей различных фенологических разновидностей, %		
		ранняя	промежуточная	поздняя
физико-географические провинции (часть)	типологическая группа ландшафтов			
Среднерусская	Эрозионные равнины	33,4	45,0	21,6
Предполесская (юго-восточная часть)	Зандровые равнины	50,2	17,9	31,9
	Речные долины	46,1	37,0	16,9
Предполесская (юго-западная часть)	Зандровые равнины	46,1	38,7	15,2
	Речные долины	74,8	23,4	1,8

нины в Смоленско-Московской провинции, где доля площадей культур дуба черешчатого от общей площади насаждений с его участием превышает 10%.

Возрастной (онтогенетический) состав популяций. Одна из наиболее характерных черт возрастного состава популяций исследованных видов на исследуемой территории – повсеместное преобладание одной онтогенетической группы, что, как правило, связано с хозяйственной деятельностью человека. Особенно ярко одновозрастность популяций проявляется в лесных культурах.

На момент проведения исследований (1994–1999 гг.) в Смоленско-Московской провинции по площади преобладали популяции *сосны обыкновенной*, представленные в основном средневозрастными генеративными особями (64,3–80,6%). В Среднерусской и Предполесской провинциях приблизительно в равных долях есть популяции с господством молодых или средневозрастных генеративных особей.

Во всех провинциях на юго-западе Нечерноземья в насаждениях *ели европейской* приблизительно в равных долях встречаются популяции с господством прегенеративных, молодых или средневозрастных генеративных особей; популяций с преобладанием старых генеративных особей мало (до 5%).

Для дуба черешчатого характерно преобладание (свыше 40% по площади) популяций с господством молодых генеративных особей на моренно-зандровых равнинах и речных долинах в Смоленско-Московской и в Предполесской провинциях; с господством средневозрастных генеративных особей на моренных равнинах в Смоленско-Московской провинции и на зандровых равнинах, эрозионных равнинах и речных долин Среднерусской провинции. При этом следует отметить, что только в Среднерусской провинции доля старовозрастных насаждений, где в популяциях дуба господствуют старые генеративные деревья (например, на территории национального парка «Угра» и заповедника «Калужские засеки» в Калужской области) достаточно велика (25,2% общей площади насаждений с участием дуба черешчатого в составе).

Фенологическое разнообразие популяций дуба. Исследования в Среднерусской и Предполесской провинциях на ЛЛЭП показывают (табл. 5.2.), что в целом доля особей ранней фенологической разновидности дуба в составе

популяций изменяется от 33,4% (эрозионные равнины) до 48,1% (зандровые равнины) и 60,4% (речные долины). Соотношение числа поздно и рано распускающихся особей дуба, соответственно, варьирует: 1 : 1,5 (эрозионные равнины), 1 : 2,1 (зандровые равнины) и 1 : 6,4 (речные долины). В юго-восточной части Предполесской провинции деревьев поздней разновидности в условиях зандровых равнин в 2,1 раза, а речных долин в 9,4 раза, чем в юго-западной части Предполесской провинции.

Соотношение в популяциях ели фенотипов по форме семенных чешуй.

Исследование разнообразия популяций ели европейской в моренно-зандровых и зандровых равнинах Российского полесья по морфологическим признакам генеративных органов позволило выделить 10 вариантов по форме семенных чешуй: 5 вариантов тупочешуйчатой формы (*f. typica*, *f. biloba*, *f. obtusata*, *f. cuneata*, *f. orbiculata*) и 5 вариантов острочешуйчатой формы (*f. acuminata*, *f. apiculata*, *f. ligulata*, *f. deflexa*, *f. spathulata*). Определение форм и вариантов формы семенных чешуй проведено по разработанной ранее методике (Юркевич и др., 1971). В составе популяций ели на юго-западе Русской равнины доминирует тупочешуйчатая форма (69,3–100%). Доминирование ее не обусловлено природно, так как для наиболее распространенных свежих и влажных мезотрофных условий в целом по Полесью аборигенной, видимо, следует считать острочешуйчатую форму. М.А. Голубец (1978) показал полное морфологическое сходство елей острочешуйчатой формы из Карпат и Полесья и предположил, что Восточные Карпаты можно рассматривать как главный центр распространения аборигенной на Русской равнине острочешуйчатой формы. В целом, из 5 тысяч деревьев из разных ПТК на аборигенный подвид – острочешуйчатая или горная карпатская ель (*P. abies subsp. acuminata* (G. Reck) Parf. comb. Nov.) – приходится всего около 4%.

5.2.3. Особенности состояния региональных популяций на юго-западе Русской равнины, в Восточных Карпатах, в Горном Крыму и на Северо-Западном Кавказе

Поражение популяций сосны обыкновенной корневой губкой и смоляным раком. Исследования состояния популяций сосны обыкновенной в связи с поражением их корневой губкой и смоляным раком проведены на площади лесного фонда более 300 тыс. гектаров на юго-западе Русской равнины (территории России, Украины и Белоруссии), в Восточных Карпатах и Горном Крыму.

Поражение популяций сосны *корневой губкой* (*Fomitopsis annosa* Fr. Bond. at Sing) – наиболее мощный и длительно действующий фактор, при этом образуются очаги усыхания деревьев (окна), занимающие до 50% и более площади насаждений. О масштабах эколого-экономических последствий поражения популяций сосны корневой губкой можно судить на примере сосновых лесов юго-запада Российского полесья. Здесь из общей площади исследованных сосняков (32 тыс. гектаров) корневой губкой заражено 23 тыс. гектаров (71,9%). К настоящему времени общая площадь очагов усыхания превышает 2,9 тыс. гектаров, что эквивалентно потерям древесины к возрасту спелости насаждений в объеме 600–800 тыс. кубометров.

Зараженность популяций сосны обыкновенной корневой губкой

Физико-географические провинции или области	Доля площадей зараженных популяций, %	Распределение площадей популяций сосны по степени поражения корневой губкой, %		
		слабая	средняя	сильная
Предполесская	32,7	53,3	39,1	7,6
Полесская	26,6	67,6	24,8	7,6
Лесостепная правобережная	20,2	85,4	14,1	0,5
Водораздельные и Верховинские Карпаты	13,0	98,9	1,1	–

Общая зараженность популяций сосны в пределах исследуемых провинций (областей) варьирует от 13,0% в Водораздельных и Верховинских Карпатах до 32,7% в Предполесской провинции. При этом зараженность при движении в южном направлении снижается. Так, в Предполесской провинции она выше в 1,2 раза, чем в Полесской, в 1,6 раза, чем в Лесостепной правобережной провинциях, и в 2,5 раза выше, чем в Водораздельных и Верховинских Карпатах (табл. 5.3). В Горном Крыму (Главная горно-лугово-лесная гряда) в 1990 г. было отмечено ранее не регистрируемое здесь поражение популяций сосны корневой губкой. В Российском полесье наиболее заражены популяции сосны в моренно-зандровых равнинах: 49% общей площади сосновых насаждений, что в 1,9 раза выше, чем в зандровых равнинах и в 2,3 раза, чем в речных долинах.

Известно, что в России, в результате аварии на Чернобыльской АЭС, наиболее радиоактивно загрязнены сосновые леса юго-западных районов Брянской области, где и до аварии сосна была поражена корневой губкой. Поскольку после аварии в зонах с радиоактивностью свыше 15 Ки/км² лесозащитные мероприятия не проводились, здесь значительно увеличились площади древостоев сосны, пораженных корневой губкой, в том числе в сильной степени – в 2,3 раза и в средней – в 1,3 раза. Усиление деградации насаждений сосны в результате поражения корневой губкой на сильно радиоактивно загрязненных территориях (от 15 до 40 Ки/км²) иллюстрируют данные дешифровки аэрофотоснимков 1982 и 1991 годов. После аварии не было выделов, где насаждения сосны, не были бы поражены корневой губкой, и почти в 2 раза увеличилась доля выделов, где насаждения сосны поражены в сильной степени. Выборочное наземное исследование подтвердило правильность дистанционной оценки их состояния (Смирнов, 1998, 2001).

При сильной степени поражения площадь окон составляет десятки сотен квадратных метров, в сумме их площадь может достигать 40% и более общей площади насаждений сосны. В окнах создаются благоприятные условия для естественного возобновления разных видов деревьев. В результате увеличивается видовое разнообразие древостоя и повышается устойчивость вновь формирующихся насаждений к корневой губке и к другим повреждающим факторам. Анализ состава естественного возобновления в окнах показывает, что в нем доминирует береза, дуб, сосна и осина (табл. 5.4.). Общая доля их участия от 8,0 до 9,8 ед., в том числе в Смоленско-Московской

**Естественное возобновление в окнах, сформированных корневой губкой на юго-западе
Русской равнины**

Физико-географические провинции (части)	Состав естественного возобновления	Общая численность, 10 ³ шт./га
Смоленско-Московская	4,7Б 2,2С 1,6Е 0,8Д 0,3Ос 0,2Кл 0,2Ив	5,7
Предполесская (северная)	4,7Б 4,1Ос 0,8Ив 0,2С 0,2Д	1,5
Предполесская (юго-западная)	5,5Б 2,1Ос 1,4Д 0,5Кл 0,3С 0,2Лп	3,8
Предполесская (юго-восточная, Россия)	6,4Б 2,5Ос 0,8Д 0,3Е	2,8
Предполесская (юго-восточная, Украина)	5,6Д 3,5Б 0,8Ос 0,1С	2,6
Полесская (северо-восточная)	4,5С 3,6Б 1,5Д 0,4Ос	3,6
Полесская (центральная)	5,3Д 2,4Б 2,0С 0,2Ос 0,1Е	3,6
Полесская (юго-западная)	5,0Б 2,7Д 1,7С 0,4Ак 0,2Ос	нет данных
Лесостепная левобережная	4,2Б 2,8Д 1,9С 0,8Ос 0,2Ив 0,1Кл	2,7

Примечание: С – сосна обыкновенная, Е – ель европейская, Д – дуб черешчатый, Ос – осина, Кл – клен остролистный, Лп – липа мелколистная, Ак – акация желтая, Б – береза повислая, Ив – ива козья.

провинции 8,0 ед., Предполесской 9,5, Полесской 9,8 и Лесостепной (лево- и правобережных) 9,7. При этом обращает на себя внимание наличие в составе возобновления эдификатора восточноевропейских лесов дуба черешчатого, доля которого возрастает к югу: от 0,8 ед. в Смоленско-Московской до 2,0 ед. в Предполесской, до 2,8 ед. в Лесостепной левобережной и до 3,4 ед. в Полесской провинциях.

Сравнение состава и численности подроста в юго-восточной части Предполесской провинции (Украина) в условиях свежей субори и свежей судубравы под пологом – 1) сосново-дубовых насаждений с полнотой 0,5–0,6 и с преобладанием в древостое средневозрастных генеративных деревьев и 2) в окнах чистых по составу сосновых культур с преобладанием молодых генеративных деревьев – показало большое сходство как состава, так и численности естественного возобновления (табл. 5.5). Следует отметить, что в естественном возобновлении всех насаждений (кроме сосняка с дубом в условиях свежей субори) сосна или отсутствует или доля ее невелика.

Исследованиями в национальном парке «Орловское полесье» (северная часть Предполесской провинции) установлено, что возрастной состав популяций основных лесообразователей в окнах довольно разнообразен и характеризуется участием ювенильных (*j*), иматурных (*im*), виргинильных (*v*) и молодых генеративных (*g*) особей, а именно: сосны обыкновенной – $1,4j + 3,1v + 5,5g_1$, дуба черешчатого – $8,3v + 1,7g_1$, березы повислой – $2,2im + 5,2v + 2,6g_1$, осины – $2,1im + 6,8v + 1,1g_1$.

Появление естественного возобновления деревьев в окнах, образованных корневой губкой, увеличивает видовое разнообразие насаждений в целом. Сравнение состава популяций видов деревьев на участках, не пораженных корневой губкой, и в окнах, сформированных в результате поражения корневой губкой, показывает, что в последних, кроме сосны, возобновляет-

Таблица 5.5

Естественное возобновление под пологом сосново-дубовых древостоев (числитель) и в окнах сосновых культурах (знаменатель) в юго-восточной части Предполесской провинции (Украина)

Тип лесорастительных условий	Состав древостоя	Состав подроста	Общая численность подроста, 10 ³ шт/га
Свежая суборь	$\frac{8C1Д1Б}{10C}$	$\frac{5,0C5,0Б}{4,9Б\ 4,3Д\ 0,7Ос\ 0,1C}$	$\frac{3,0}{2,0}$
Свежая судубрава	$\frac{6Д3С1Б}{10C}$	$\frac{6,5Д\ 1,5Б\ 1,0C\ 1,0Ос}{7,0Д\ 2,0Б\ 1,0Ос}$	$\frac{6,5}{3,3}$

Таблица 5.6

Общая численность и доля участия разных видов деревьев в искусственных насаждениях сосны, не пораженных корневой губкой, и в окнах, сформированных корневой губкой

Территория исследований	Состав	Численность 10 ³ шт./га
Национальный парк «Орловское полесье»	$\frac{10C(g_1)}{[3,8\ Б(im_1 - v_2)\ 3,2\ Ос(im_1 - v_2) \rightarrow \rightarrow 2,2\ C(g_1)\ 0,5\ Ив(im_1 - v_2) \rightarrow \rightarrow 0,3\ C(im_1 - v_2) + Д(im_1 - v_2)]}$	$\frac{0,4}{3,7}$
Национальный парк «Придеснянский» (проект)	$\frac{10C(g_1)}{[4,3\ Б(im_1 - v_2)\ 3,5\ C(g_1) \rightarrow \rightarrow 1,6\ Ос(im_1 - v_2)\ 0,4\ Д(im_1 \pm v_2)\ 0,2\ Е(im_1 - v_2)]}$	$\frac{1,5}{2,6}$
Юго-западные районы Брянской области	$\frac{10C(g_1)}{[4,0\ Б(im_1 - v_2)\ 2,7\ C(g_1) \rightarrow \rightarrow 1,7\ Ос(im_1 - v_2)\ 1,0\ Д(im_1 - v_2)\ 0,3\ Кл(im_1 - v_2) \rightarrow \rightarrow 0,2\ C(im_1 - v_2)\ 0,1\ Лп(im_1 - v_2)]}$	$\frac{1,4}{3,0}$
<p><i>Примечание:</i> Числитель – формула древостоя, построенная по числу особей в насаждениях сосны, не пораженных корневой губкой; знаменатель – формула древостоя, построенная по числу особей, в окнах, сформированных корневой губкой; в скобках – онтогенетические состояния. «Формула древостоя» в данном случае означает соотношение численности особей разных видов деревьев, начиная с иматурных.</p>		

ся большинство древесных видов. Общее соотношение численности и участие разных возрастных групп различно в разных условиях (табл. 5.6).

В целом, воздействие корневой губки и других патогенов нельзя рассматривать только с отрицательной стороны поскольку они способствуют формированию не только более сложных по возрастному составу и происхождению популяций, но и, в целом, более сложных по видовому разнообразию и устойчивых к воздействию экологических факторов лесных сообществ.

Смоляной рак – поражение сосны обыкновенной, вызываемое двумя видами облигатных паразитов из ржавчинных грибов – *Cronartum flaccidum* Wint. и *Peridermium pini* Kleib., – отмечено повсеместно на юго-западе Русской равнины. В Восточных Карпатах и в Горном Крыму смоляной рак на сосне регистрировался относительно редко. Степень зараженности смоляным раком снижается при движении с севера на юг в юго-западной части Русской равнины: средняя площадь сосняков, зараженных смоляным раком, в Калужской области составила 34,9–41,7% всех сосновых насаждений старше 40 лет, в Брянской области только 10,7%, а на Украине (Сумская область) – менее 1%.

Зараженность популяций ели европейской корневой губкой в Восточных Карпатах

Типологические группы ландшафтов	Доли площадей популяций ели, зараженных корневой губкой в общей площади насаждений с участием ели, %	Доли площадей с разными долями зараженных деревьев, %		
		10–20%	21–40%	> 40%
Крутосклонные низкогорья	10,0	95,6	4,4	0,0
Круто- и полого склоновые низкогорья	10,4	100,0	0,0	0,0
Пологосклонные низкогорья	36,4	72,4	27,6	0,0
Крутосклонные среднегорья	22,8	65,9	34,0	0,1
Среднее значение	23,7	70,4	29,6	< 0,1

Видимо, это обусловлено влиянием на распространение и агрессивность патогенных грибов климатических факторов и наличия у *Cronautium flaccidum* в достаточном количестве промежуточных хозяев, таких как *Vincetoxicum officinale* и представителей родов *Paenonia*, *Nemesia*, *Impatiens*, *Pedicularis* и др.

Поражение популяций ели европейской корневой губкой и опенком осенним. Эти важные факторы вызывают нарушения в структуре популяций и нередко являются причиной их преждевременной деградации. Исследования проведены в 1991–1992 годах в ПТК Восточных Карпат, где они массово распространены.

Площадь еловых насаждений, отнесенных к очагам *корневой губки*, составляет 23,7% их общей площади (табл. 5.7); наиболее заражены ельники (по площади и доле деревьев) в Водораздельных и Верховинских Карпатах (ландшафты пологосклонных низкогорий и крутосклонных среднегорий). На специализированных учетных пунктах, заложенных на свежих лесосеках, зараженность ели корневой губкой увеличивается с возрастом деревьев и составляет в 20–30 лет 15,8%, в 31–50 лет 24,0%, в 51–70 лет 24,6%, в 71–90 лет 28,0%, в 91–110 лет 35,0% и в 111–130 лет 35,7% (общего числа обследованных деревьев ели).

Опенок осенний (*Armillariella mellea Vahl. et Er.*) в Восточных Карпатах, наряду с корневой губкой, – один из ведущих факторов, определяющих состояние популяций ели; к очагам опенка относятся 14,8% всех исследованных ельников. Зараженность популяций ели европейской опенком в среднегорных ТГЛ почти в 2,7 раза выше, чем в низкогорных. При этом во всех ТГЛ более 87,2% еловых насаждений имеют от 5 до 10% зараженных деревьев (табл. 5.8.).

На пробных площадях зараженность опенком деревьев ели равна в среднем 4,3%, в том числе в пределах различных категорий состояния: здоровые – не заражены, ослабленные – на 3,1% (общего числа деревьев данной категории состояния на пробе), сильно ослабленные – на 16,7%, усыхающие и свежий сухостой – суммарно на 43,8%.

Таблица 5.8

Зараженность популяций ели европейской опенком осенним в Восточных Карпатах

Типологические группы ландшафтов	Доли площадей популяций ели, зараженных корневой губкой, в общей площади насаждений с участием ели, %	Доли площадей с разными долями зараженных деревьев, %		
		5–10%	11–25%	26–50%
Крутосклоновые низкогорья	9,0	91,1	8,9	–
Круто- и полого-склоновые низкогорья	3,6	100,0	–	–
Пологосклоновые низкогорья	13,6	87,2	12,8	–
Крутосклоновые среднегорья	17,3	96,9	2,7	0,4
Среднее значение	14,8	94,8	5,0	0,2

Таблица 5.9

Зараженность популяций пихты белой ржавчинным раком в Восточных Карпатах

Типологические группы ландшафтов	Доли площадей популяций ели, зараженных корневой губкой, в общей площади насаждений с участием пихты, %	Доли площадей с разными долями зараженных деревьев, %		
		5–10%	11–25%	26–50%
Расчлененные возвышенности	25,3	13,3	84,0	2,7
Крутосклоновые низкогорья	13,7	73,4	26,6	–
Круто- и полого-склоновые низкогорья	18,5	73,6	23,7	2,7
Пологосклоновые низкогорья	12,2	76,8	23,2	–
Крутосклоновые среднегорья	12,2	73,1	25,9	1,0
Среднее значение	16,5	57,8	41,5	0,7

Поражение популяций пихты белой ржавчинным раком и омелой белой. Ржавчинный рак пихты (*Melampsorella cerastii* Wint.) в Карпатах широко распространен, общая площадь выявленных очагов ржавчинного рака равна 16,5% общей площади исследованных пихтарников (табл. 5.9); при этом почти нет участков, где заболевание совершенно бы не встречалось. Наибольшая зараженность ржавчинным раком популяций пихты (25,3%) отмечена в Предкарпатье (расчлененные возвышенности). В других ТГЛ (крутосклоновые низкогорья, круто- и пологосклоновые низкогорья, пологосклоновые низкогорья, крутосклоновые среднегорья), относящихся к Водо-

Зараженность популяций пихты белой омелой белой в Восточных Карпатах

Типологические группы ландшафтов	Доли площадей популяций пихты, зараженных омелой белой, в общей площади насаждений с участием пихты, %	Доли площадей с разными долями зараженных деревьев, %				
		5–10	11–25	26–50	51–75	> 75
Расчлененные возвышенности	31,7	6,6	32,8	29,7	15,8	15,1
Круто- и пологосклонные низкогорья	5,5	20,3	39,2	23,3	9,4	7,8

раздельным и Верховинским Карпатам, зараженность популяций пихты значительно ниже (12,2–18,5%).

В условиях Предкарпатья (ТГЛ – расчлененные возвышенности) популяции пихты поражены этим заболеванием не только на большей площади, но и в большей степени. Здесь, из общей площади зараженных популяций на долю древостоев, имеющих от 11 до 25% зараженных особей, приходится 86,7% площадей, в то время как в других ТГЛ (крутосклонные низкогорья, круто- и пологосклонные низкогорья и пологосклонные низкогорья) основная часть популяций (73,1–76,8%) имеет пораженных ржавчинным раком особей от 5 до 10%.

*Пораженность деревьев омелой белой (*Viscum abietis* L.)* – показатель ослабленности пихтачей. Этой болезни присуща четкая ландшафтная приуроченность: в популяциях пихты белой в Водораздельных и Верховинских Карпатах в ТГЛ пологосклонные низкогорья и крутосклонные среднегорья омелы практически нет, в Предкарпатье (расчлененные возвышенности) ей заражено 31,7% площади пихтачей (табл. 5.10).

Популяции пихты заражены омелой в разной степени в зависимости от их принадлежности к той или иной ландшафтной области: в Прикарпатье площади популяций с числом зараженных деревьев более 75% в 1,9 раза больше, чем в Водораздельных и Верховинских Карпатах.

Современное усыхание популяций ели европейской в Российском полесье. Усыхание исследовано в еловых лесах на юго-западе Нечерноземья (в Брянской, Калужской, Орловской и Смоленской областях) на площади более 100 тыс. гектаров. Процесс усыхания ели начался в засушливый 1996 г., после которого появилось групповое и куртинное усыхание в средневозрастных и в более старых еловых древостоях в Российском полесье на границе с Белоруссией. Впоследствии формирование очагов усыхания стали отмечать и в расположенных севернее районах не только Российского полесья, но и в целом на юго-западе Нечерноземья. Особенно резко этот процесс усилился после весьма засушливого 1999 г., а в вегетационный период 2000 г. процесс стал массовым.

Кроме периодически повторяющихся засух, отрицательное влияние на состояние популяций ели европейской оказывают суровые малоснежные зимы, изменения в гидрологическом режиме почв, весенние заморозки, поражение болезнями и насекомыми ксилофагами, а также лесохозяйственная деятельность человека. За последние 15 лет холодные и малоснежные зимы

(в течение 1–2 месяцев) были в 1984–1998 годах. Засушливыми в анализируемый период были отдельные месяцы в 1985, 1986, 1991, 1992, 1993, 1996, 1997 годах, а в 1999 году была летняя засуха и осенью стали появляться куртины усыхания. В 2000 году ситуация резко обострилась, ель стала массово усыхать практически на всей территории Российского полесья. Одной из главных причин этого явления несомненно можно считать ослабление популяций ели европейской под влиянием весьма засушливых погодных условий последнего десятилетия и появление очагов насекомых-ксилофагов и, в первую очередь, короеда-типографа. Наибольшая (по площади) доля усыхающих древостоев приходится на участки с преобладанием средневозрастных (61–100 лет) генеративных особей. С начала января до начала июля 2000 года площади усыхающих еловых насаждений увеличились почти в три раза, а к середине октября – более, чем в пять раз. Чем больше возраст насаждения, тем выше доля площади усыхающих насаждений этого возраста. Если среднюю площадь ельников в 41–60 лет принять за единицу, то этот показатель в насаждениях 61–80 лет выше в 5,5 раза, в 81–100 лет – в 12,6 и старше 100 лет – в 32,1 раза. В 2001 году ельники продолжали усыхать, темпы их усыхания в значительной мере определялись условиями зимовки короеда-типографа (частые сильные оттепели способствовали гибели жуков от переувлажнения) и погодными условиями в период лёта жуков первой генерации (холодный и влажный май 2001 года) и развития личинок первой генерации, сестринского поколения и второй генерации (крайне засушливые и жаркие июль и август 2001 года). Учитывая засуху 2002 года, можно ожидать в ближайшие годы дальнейшего массового усыхания еловых лесов не только в Российском полесье, но и на юго-западе Нечерноземья в целом.

Поражение популяций дуба черешчатого, дуба скального и дуба пушистого листогрызущими насекомыми. Листогрызущие насекомые оказывают заметное, а порой и решающее влияние на состояние популяций разных видов дуба. Вспышки массового размножения комплекса листогрызущих насекомых и влияние их в разных сочетаниях на состояние популяций дуба черешчатого, скального и пушистого исследованы в действующих очагах на общей площади более 420 тыс. гектаров на юго-западе Русской равнины, в Восточных Карпатах, Горном Крыму и на Северо-Западном Кавказе. Очаги массового размножения листогрызущих насекомых включали непарного шелкопряда (*Lumantria (Ocneria) dispar* L.), листовертку – дубовую зеленую (*Tortix viridana* L.), боярышниковую (*Cacoecia (Archips) crataegana* Hb.), а также пяденицу – зимнюю (*Operophtera brumata* L.), обдирало (*Erannis defoliaria* Cl.) и дубовую углокрылую (*Ennomos querinaria* Hufn.).

При прочих равных условиях в пределах конкретного очага листогрызущих насекомых в Предгорной лесостепи Горного Крыма объедание популяций дуба пушистого в 1,7 раз больше, чем дуба скального, а в Крымском субсрединоземноморье – в 1,8 раза. В Широколиственно-барьерно-дождевой области на Северо-Западном Кавказе популяции дуба черешчатого объедались в 1,2 раза больше, чем дуба скального. В целом это свидетельствует о предпочтительности листогрызущими насекомыми в качестве корма листьев разных видов дуба.

Экспозиция склонов в горных лесах оказывает существенное влияние на степень повреждения деревьев листогрызущими насекомыми. В Горном Крыму этот фактор решающим образом действует только на уровне макро-

Динамика усыхания популяций дуба черешчатого в восточной части широколиственно-барьерно-дождевой области на Северо-Западном Кавказе

№ пробы	Год последней рубки сухостойных деревьев	Дата учета (год, месяц)	Распределение деревьев по категориям состояния, %				
			здоровые	ослабленные	сильно ослабленные	отмирающие	сухостой
1	1983	1984, май	7,0	36,7	17,7	17,0	21,6
		1984, сентябрь	1,3	31,7	21,7	15,7	29,6
2	1981	1984, май	0,0	25,0	32,5	12,0	30,5
		1984, сентябрь	0,0	17,5	23,5	19,0	40,0

склона: здесь в популяциях дуба скального, растущих примерно на одинаковой высоте над уровнем моря, на северном макросклоне в области Предгорная лесостепь среднее объедание в 1,3 раза меньше, чем на южном макросклоне в области Крымское субсредиземноморье. Аналогичная ситуация отмечена и в популяциях дуба пушистого: объедание в 1,2 раза меньше на северном макросклоне.

Анализ состояния дубовых лесов на двух пробных площадях (табл. 5.11) в 1984 г. после серии сильных объеданий листогрызущими насекомыми в 1981–1983 гг. на Северо-Западном Кавказе на площади более 300 тыс. гектаров показал, что наименее устойчивы насаждения дуба черешчатого в восточной части Широколиственно-барьерно-дождевой области; они приурочены, главным образом, к серым лесным почвам, с наличием на глубине 0,5–2,0 м погребенного слитого горизонта, происхождение которого до настоящего времени еще не выяснено (Смирнов, 1988).

Одно из основных требований, обеспечивающих успешное произрастание дуба черешчатого на Северо-Западном Кавказе в условиях плакоров на серых лесных почвах с наличием погребенного слитого горизонта – своевременная «откачка» растениями в весенний период избытков застойной почвенной влаги, образовавшейся над слитым горизонтом в осенне-зимний период. В годы массового повреждения листьев филофагами этот процесс значительно замедляется. В условиях застойного избыточного увлажнения и повышенной температуры почвы, всасывающие и проводящие корни, испытывая недостаток кислорода, быстро гниют и гибнут, что в итоге приводит к ослаблению деревьев, а впоследствии может быть причиной их преждевременной гибели. Процесс ослабления деревьев значительно усиливается при двукратном значительном повреждении крон листогрызущими насекомыми в течение одного вегетационного периода: сначала ранне-весенним (листовертками, пяденицами), а затем весенне-летним (непарным шелкопрядом) комплексами. Так, в насаждениях дуба черешчатого на пробных площадях 1 и 2 весной 1984 г. отмечалось от 21,6 до 30,5% деревьев, погибших в 1982–1983 гг., а осенью – 29,5–40% (табл. 5.11).

* * *

Состав, структура и распределение в пространстве локальных и региональных популяций сосны обыкновенной, ели европейской и дуба черешча-

того в современных лесах Европейской России, Белоруссии и Украины свидетельствуют об их неустойчивом состоянии. Этим обусловлено широкое, практически повсеместное, распространение поражающих агентов (корневой губки, смоляного рака, опенка, ржавчинного рака, омелы белой, комплекса листогрызущих насекомых) в насаждениях этих видов.

Причины неустойчивого состояния локальных и региональных популяций исследованных видов, а также насаждений, где эти виды доминируют, следующие:

- несоответствие способов лесопользования (рубок и методов выращивания) биоэкологическим потребностям видов и особенностям их взаимодействия;
- несоответствие видового (породного) состава насаждений специфике лесорастительных условий разных типологических групп ландшафтов и урочищ.

В связи с этим, в качестве единиц управления лесами и объектов для мониторинга целесообразно рассматривать локальные или региональные популяции, приуроченные к ландшафтным подразделениям разного ранга.

Устойчивость лесных насаждений может быть повышена путем увеличения их видового разнообразия. В первую очередь это касается искусственно созданных монодоминантных насаждений, видовое разнообразие которых может быть увеличено путем их широкомасштабной реконструкции, включающей проведение комплекса лесохозяйственных, лесовосстановительных, лесозащитных и других мероприятий. В этой связи целесообразно ввести в соответствующие нормативные документы, в том числе лесоустроительные, понятие «малоценные насаждения, подлежащие реконструкции по причине несоответствия их видового разнообразия природно обусловленному».

5.3. Грибные болезни в лесах Европейской России

Оценка роли патогенных грибов особенно важна в контексте проблемы сохранения биологического разнообразия лесов, поскольку при определенных условиях они способны существенно повлиять на ход сукцессионных процессов. Массовое развитие грибных возбудителей корневых и комлевых гнилей может изменять возрастную и видовую структуру хвойных и хвойно-широколиственных лесов, ускоряя тем самым течение сукцессионных процессов (Byler et al. 1990; Wargo, Shaw, 1985; Williams, Marsden, 1982). Вследствие таких мощных антропогенных воздействий как лесохозяйственные мероприятия и рубки главного пользования, роль возбудителей гнилевых болезней в сукцессионных процессах может в значительной мере возрастать. Очаговое развитие патогенных грибов, инициированное ослаблением лесных сообществ под воздействием различных внешних воздействий, способно ускорить процессы демуляции и даже деградации лесного покрова. В частности, известны случаи увеличения восприимчивости насаждений к возбудителям гнилевых болезней, вызываемых видами рода *Armillaria* после проведения выборочных рубок, в результате чего распространение патогенов привело к значительным отклонениям от ожидаемых хозяйственных сценариев в формировании древостоев (*Armillaria*..., 1991).

Обеднение биологического разнообразия в лесных экосистемах вследствие антропогенных воздействий обуславливает снижение их устойчивости к факторам окружающей среды. На фоне воздействия самых разнообразных неблагоприятных факторов (погодных аномалий, промышленных эмиссий, возбудителей грибных болезней и др.) снижение устойчивости может стать причиной или катализатором качественных изменений в структуре леса, массовых усыханий древостоев и привести к деградации природной среды. Возбудителей грибных болезней и насекомых-фитофагов следует рассматривать в качестве одних из самых влиятельных биотических агентов сукцессионных процессов в лесных экосистемах, особенно для нарушенных и искусственно созданных лесов. Понимание процессов возникновения и развития грибных патологий как закономерной реакции сообществ на нарушения их функционально-структурной организации необходимо для выработки стратегии управления такими сложными природными объектами как леса, зараженные возбудителями корневых гнилей.

5.3.1. Распространение основных грибных болезней в лесах России

Сравнительно систематический учет распространения грибных болезней в лесах России проводился только в период с середины 60-х до середины 90-х годов прошлого столетия. Практически единственным официальным изданием, содержащим статистическую информацию национального масштаба, стал выходящий с 1990 г. «Обзор санитарного состояния лесов России». Этот обзор характеризовал, преимущественно, состояние лесов в Европейской России, в зоне интенсивного ведения лесного хозяйства; данные по остальной территории России были представлены весьма фрагментарно. Кроме того, в официальных статистических документах, на основании которых составлялся обзор, учитывались лишь общая площадь очагов всех болезней леса, и только данные по корневой губке приводились отдельной строкой. В самом общем виде масштабы распространения болезней в лесах России характеризуют данные табл. 5.12. Составителями обзоров было отмечено увеличение площади очагов болезней, включая рост очагов корневой губки и рака-серянки, при этом площадь лесов, усохших непосредствен-

Таблица 5.12

Распространенность болезней древесных пород в лесах России
(по данным «Обзоров...», 1992–1994 годов)

Болезни и группы болезней	Площадь очагов, 10 ³ га		
	1991 г.	1992 г.	1993 г.
Корневая губка (<i>Heterobasidion annosum</i>)	49,7	72,0	87,9
Стволовые и комлевые гнили	79,0	104,9	104,9
Смоляной рак (серянка)	7,4	12,2	19,3
Сосудистые заболевания	0,9	1,2	1,2
Другие болезни	24,9	16,0	10,5
Общая площадь очагов болезней	169,9	206,3	237,7
Площадь лесов усохших от болезней	1,9	1,4	0,8

но от болезней, постепенно снижалась. Увеличение общей площади распространения болезней в значительной мере происходит не вследствие ухудшения фитосанитарной обстановки, а за счет роста площади обследованных насаждений в центральных областях Европейской части России («Обзор...», 1994). Таким образом, по официальным данным фактическое состояние лесов России можно оценить весьма приблизительно и далеко не для всей территории. Дополнить и получить несколько более полное представление о масштабах и закономерностях распространения болезней позволяют немногочисленные отечественные публикации и результаты собственных исследований.

Корневые и комлевые гнили хвойных пород

Основные возбудители корневых и комлевых гнилей хвойных пород в лесах Европейской России, как и в других европейских странах, *Armillaria mellea* (Vahl : Fr.) и *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. Характеризуя распространенность *A. mellea* в лесах российские лесоводы и фитопатологи, к сожалению, не учитывают данных современных генетических исследований, согласно которым внутри вида *A. mellea* следует различать комплекс биологических видов (complex *Armillaria mellea in sensu*, Korhonen, 1978). Строго говоря, видовую принадлежность в большинстве публикаций следует обозначить как *A. mellea sensu lato*, поскольку известно, что на территории России комплекс *A. mellea* включает в себя, по крайней мере, четыре биологических вида (Радзиевская, 1987), в том числе и *A. mellea sensu stricto* (вид D, по классификации Korhonen, 1978). Зависимость распространения *A. mellea* от условий экотопов (типов леса) изучалась в лесах Карелии, Ленинградской и Костромской областей. В этих регионах наиболее устойчива к болезни сосна обыкновенная, которая практически не поражается ни в одном из обследованных типов леса. В то же время высока встречаемость *A. mellea* на ели и березе. Зараженность деревьев ели 80–100-летнего возраста в ельниках кисличниках достигает 36%, в сосняке кисличном (VI класс возраста) – 33%, а березняке торфяно-сфагновом – до 62%. Низкая встречаемость или полное отсутствие *A. mellea* отмечена в ельниках и сосняках долгомошниках. Зараженность березы колеблется от 0 до 33% в ельниках зеленомошниках, при максимальной зараженности (66%) в сосняках зеленомошниках. Так же как и ель, береза в наименьшей степени поражается в ельниках и сосняках долгомошниках. Таким образом, на более влажных тяжелых почвах с плохой аэрацией зараженность древостоев падает. Наиболее благоприятны для распространения *A. mellea* высокопродуктивные типы насаждений на легких и средних суглинках и супесях, а также в таежных древостоях на рыхлых торфянистых почвах с хорошей аэрацией.

В ельниках Севера России (Архангельская, Вологодская области и республика Коми) наиболее характерный внутренний порок деревьев – гниль от *H. annosum* (Гусев, 1978). В зависимости от типа леса зараженность ели *H. annosum* в среднетаежных ельниках колеблется от 0 до 17,5% (табл. 5.13). По мере усложнения возрастной структуры древостоя, пораженность деревьев *H. annosum* возрастает. В разновозрастных ельниках зеленомошных она выше в 2,2 раза, чем в одновозрастных. Уровень пораженности растет с улучшением условий произрастания (17,5% в ельнике зеленомошном против

Таблица 5.13

Зараженность насаждений ели корневой губкой в среднетаежных ельниках Европейского Севера России (по данным И.И. Гусева, 1978)

Группа типов леса	Доля зараженных деревьев в насаждениях разной возрастной структуры древостоя, %		
	одновозрастный	условно одновозрастный	разновозрастный
Ельники зеленомошники	8,0	15,0	17,5
Ельники долгомошники	6,6	0	12,4
Ельники сфагновые	–	–	8,1

Таблица 5.14

Зараженность насаждений ели корневой губкой в среднетаежных ельниках Европейского Севера России в зависимости от возраста (по данным И.И. Гусева, 1978)

Возрастной период, лет	Доля зараженных деревьев в насаждениях разной возрастной структуры древостоя, %		
	одновозрастный	условно одновозрастный	разновозрастный
61–100	1,7	8,2	8,0
101–140	7,4	12,1	8,0
141–180	10,9	12,9	14,3
181–200	14,8	19,2	33,1
221–260	–	21,4	26,0
261–300	–	20,2	39,2

8,1% в ельнике сфагновом). С увеличением возраста пораженность деревьев *H. annosum* увеличивается, причем в разновозрастных древостоях сильнее, чем в одновозрастных (табл. 5.14). По данным полевых наблюдений в насаждениях того же региона (Драчков, 1974), в спелых и перестойных насаждениях корневыми гнилями поражено 12–42% деревьев сосны и 6–27% деревьев ели. Более высокие значения пораженности деревьев *H. annosum* получены при осмотре стволов на нижних складах, согласно которым пораженность корневыми гнилями сосны на некоторых участках достигает 71%, а ели – 63% общей численности деревьев. В сосняках-черничниках IX класса возраста в Архангельской области зараженность сосны *H. annosum* при экстенсивной и интенсивной рекреационной нагрузках не превышает 12% (в среднем 3,5 и 7,5%, соответственно), что значительно меньше, чем по приведенным ранее данным (Лебедев, Иванова, 1993).

Уровень зараженности ельников Европейской части России гнилевыми болезнями детально исследовался В.Г. Стороженко (1992, 1994). При анализе закономерностей распространения гнилевых болезней в его исследованиях учитывалось происхождение, возраст и фаза развития древостоя. Пораженность ельников гнилевыми болезнями в зависимости от фазы развития насаждений изучалась в ельниках подзоны южной тайги (Костромская область) и зоны смешанных лесов (Тверская область), а ельников искусственного происхождения – в подзоне южной тайги (Московская область). По

Таблица 5.15

Встречаемость основных видов возбудителей гнилей в ельниках разного происхождения
(по данным В.Г. Стороженко, 1994)

Вид возбудителя гнили	Встречаемость видов возбудителей гнилей в насаждениях разной возрастной структуры древостоя, %			
	разно-возрастные	условно разно-возрастные	условно одно-возрастные	лесные культуры
Возбудители коррозийных гнилей				
<i>Heterobasidion annosum</i> (Fr.)Bref.	15,5	30,8	61,7	40,3
<i>Phellinus chrysoloma</i> (Fr.)Donk	12,5	20,0	10,5	5,3
<i>Onnia triqueter</i> (Lentz:Fr.)Imaz.	10,5	10,0	4,5	10,2
<i>Armillaria mellea s.l.</i> (Vahl.)	5,0	3,0	1,7	2,5
Возбудители деструктивных гнилей				
<i>Climacocystis borealis</i> (Fr.)Kotl.	20,5	15,5	8,3	10,2
<i>Rigidoporus sanguinolentus</i> (Alb. et Schw.:Fr.)	8,0	3,0	3,8	8,5
<i>Fomitopsis pinicola</i> (Fr.)P.Karst.	7,0	5,0	3,5	5,0
<i>Phaeollus schweinitzii</i> (Fr.)Pat.	10,5	7,0	1,1	1,0

Таблица 5.16

Пораженность еловых культур гнилями в зависимости от возраста
(по данным В.Г. Стороженко, 1994)

Группа возраста, лет	Общая пораженность гнилями, %	
	<i>Annosus rot+</i>	<i>Armillaria rot</i>
До 20	–	–
21–40	15,7	11,4
41–60	50,2	36,4
61–80	80,0	53,1
81–100	95,4	69,8
Более 100	100,0	86,7

данным многолетних исследований наиболее распространенные возбудители коррозийных гнилей *H. annosum*, *Phellinus chrysoloma* (Fr.) Donk, *Onnia triqueter* (Lentz: Fr.) Imaz и *A. mellea s.l.* Деструктивные гнили вызываются, в основном, такими возбудителями, как *Climacocystis borealis* (Fr.) Kotl., *Rigidoporus sanguinolentus* (Alb. et Schw.: Fr.), *Fomitopsis pinicola* (Fr.) P.Karst., *Phaeollus schweinitzii* (Fr.) Pat. (табл. 5.15).

В.Г. Стороженко выделяет три основных фазы развития лесных биогеоценозов: первая – дигрессии, вторая – демутации и третья – «климакса». Эти фазы соответствуют этапам развития гар в «gar mosaic concept» или этапам развития возрастных парцелл в климаксовом сообществе, которое включает полный набор возрастных парцелл (от парцелл с j и im подростом до парцелл с g₃ и s деревьями, отмирающими в результате естественного старения)

(подробнее см. главы 1 и 6.2). Пораженность ельников естественного происхождения гнилями в зависимости от этапа развития возрастных парцелл составляет, соответственно, 30,8% (фаза дигрессии), 23,5% (фаза демутации) и 16,8% (фаза «климакса»). Наименьшие поражения, вызываемые преимущественно возбудителями коррозионных гнилей, отмечены в парцеллах с доминированием взрослых генеративных особей; соотношение деревьев с коррозионной и деструктивной гнилями здесь приближается к 1 : 3. В древостоях молодых парцелл (демутационная фаза по Стороженко) и старых парцелл с отмирающими деревьями (дигрессивная фаза по Стороженко) это соотношение приближается к 1 : 1, при этом в фазе дигрессии возможно преобладание деструктивных гнилей. В искусственных насаждениях пораженность деревьев прямо пропорциональна их возрасту (табл. 5.16).

Стволовые гнили хвойных пород

Стволовые гнили в наибольшей степени распространены в спелых хвойных древостоях. Например, по данным Ванина (Ванин, 1931), спелые сосняки естественного происхождения в Бузулукском бору были на 60% поражены сосновой губкой (*Phellinus pini* (Thore : Fr.) A. Ames.). В связи с этим площадь их постоянно сокращалась и через 30 лет уже не превышала 20% общей площади сосновых лесов этого бора (Соколова, 1981). Такая же тенденция справедлива и для сосняков в других регионах.

В подзоне средней тайги (Архангельская область) стволовыми гнилями поражено около 5,5% деревьев сосны и 6,0% елей в ельниках кисличниках (Лебедев, Иванова, 1991). В сосняках-черничниках IX класса возраста при интенсивных рекреационных нагрузках пораженность сосновой губкой достигает 18% (Лебедев, Иванова, 1993). По другим данным (Драчков, 1974) в средневозрастных и приспевающих сосняках сосновой губкой поражено около 3% деревьев, а в спелых и перестойных она колеблется от 1 до 18%. Еловая губка (*Phellinus chrysoloma* (Fr.) Donk.) в таежных ельниках Европейского Севера по одним данным (Гусев, 1978) встречается редко (зараженность елей не превышает 1,2%), по другим (Драчков, 1974), в спелых и перестойных насаждениях ею может быть заражено до 23% елей. Ущерб от *Ph. chrysoloma* значительный, поскольку вызываемая этим грибом гниль занимает всю центральную часть ствола на значительном протяжении. Выход деловых сортиментов из стволов, пораженных еловой губкой составляет 20–30% (Гусев, 1978).

В той же зоне достаточно широко распространен трутовик Швейница (*Phaeollus schweinitzii* (Fr.) Pat.), возбудитель деструктивных гнилей хвойных пород. В спелых и перестойных насаждениях им поражено 7–17% сосен и 3–5% елей (Драчков, 1974).

Одним из наиболее распространенных заболеваний хвойных следует считать смоляной рак сосны, известной под названием рак-серянка. Основные очаги этой болезни сосредоточены, главным образом, в сосновых лесах Центрального района и на севере Европейской части России. В Мурманской области более 50% площади всех очагов грибных болезней составляют очаги смоляного рака («Обзор...», 1993). Зараженность сосны смоляным раком в Московской области достигает 17,5% (Воронцов, 1978).

Гнилевые болезни широколиственных пород

Наибольшую тревогу вызывает состояние дубовых насаждений, которые повсеместно и в значительной степени поражаются гнилевыми болезнями. В дубравах Московской области от 49,5 до 73,5% деревьев относится к категории ослабленных и частично сухокронных, от 18,5 до 23,7% деревьев усыхает или усохло и только около 20% деревьев относится к категории абсолютно здоровых. В целом, гнилевыми болезнями поражено 12–28% деревьев (Семенкова, 1981). Наиболее распространенный возбудитель стволовой гнили – ложный дубовый трутовик (*Phellinus robustus* (P.Karst.) Bourd. et Galz.), зараженность древостоев которым, в зависимости от состава и структуры насаждения, варьирует от 6,3 до 21,8%. Намного меньше (2,0–5,5%) деревьев, заражено серно-желтым трутовиком (*Laetiporus sulphureus* (Bull.:Fr.) Murr. и *A. mellea*, менее 1% деревьев поражено дубовой губкой (*Inonotus dryophilus* (Berk.)). Неблагополучное состояние дубрав отмечено на обширной территории Среднего Поволжья (Яковлев, Яковлев, 1994). По наблюдениям в Чувашии, Татарстане, Мордовии, Марий Эл и в Пензенской области в насаждениях III–XV классов возраста (от 60 до 300 лет) естественного и искусственного происхождения наиболее распространенные возбудители стволовых гнилей – *Ph. robustus*, *I. dryophilus*, *Fomes fomentarius* и *L. sulphureus*. С возрастом пораженность дубрав гнилями повышается: в 120–200-летних насаждениях она достигает 40–69%, в 220-летних насаждениях поражено 77,4%, а в 300-летнем возрасте поражены практически все деревья. При сравнении данных о состоянии дубрав в период 1989–93 годов с результатами наблюдений в 1927 году сделан вывод об ухудшении состояния дубрав не менее чем в 2–4 раза. По данным, полученным в Ульяновской области, также относящейся к Среднему Поволжью, пораженность дуба черешчатого *I. dryophilus* достигает 50%, *A. mellea* – 20–30%, *Ph. robustus* – 10–13% (Чураков и др., 1994). Пораженность дубрав в указанном регионе заметно увеличивается с усилением антропогенной нагрузки и для *I. dryophilus* достигает 71%, а для *Ph. robustus* – 13% общей численности деревьев в насаждении.

В дубравах лесостепи (Воронежская, Тамбовская, Белгородская, Липецкая, Саратовская, Тульская, Рязанская области) самый распространенный патоген *A. mellea*, ризоморфы которого практически всегда присутствуют в лесной подстилке и на корневых шейках большинства деревьев, в том числе и внешне здоровых (Селочник, 1991, 1994). В Теллермановском лесу (Воронежская область) запас жизнеспособных ризоморф *A. mellea* в подстилке и верхних слоях почвы составляет 76–130 кг/га. Однако в большинстве случаев опенок демонстрирует эпифитный рост, а проникновение мицелия и ризоморф патогена под кору и гибель деревьев наблюдаются только при сильном ослаблении и признаках усыхания кроны. Несмотря на очень высокую встречаемость *A. mellea* в дубовых насаждениях центральных областей России, среди исследователей нет единого мнения о роли патогена в их усыхании: одни считают *A. mellea* опасным паразитом (Частухин, Николаевская, 1969; Вакин, 1954), другие (Соколов, 1964; Селочник, 1991, 1994) – вторичным патогеном, активизирующимся только при ослаблении растения-хозяина под воздействием различных стресс-факторов. Так, по мнению А.И. Воронцова (1978), массовые усыхания дубрав в России, наблюдавшиеся в конце 30-х, начале 40-х и в 1964–1969 годах, произошли вследствие смены за-

сушливых и влажных периодов под влиянием солнечной активности, а развитие некротических и гнилевых болезней явилось следствием флуктуации природной среды. Вторичность развития патологий *A. mellea* в дубравах кажется более очевидной и наглядной, о чем свидетельствовали и наши наблюдения. В 1996 году обследовано около 80 га порослевых пойменных дубрав, находящихся в зоне подпора грунтовых вод водохранилища Чебоксарской ГЭС в районе г. Кстово (Работкинское лесничество Нижегородского лесхоза). По материалам лесоустройства на данной территории преобладали чистые дубравы с примесью осины, однако, на момент обследования доля дуба составляла около 40% по запасу. Практически все деревья дуба из первого яруса довольно изреженных древостоев имели явные признаки разной степени ослабления, свыше половины из них были суховершинными. Признаки поражения опенком обнаружены у 23% деревьев, дубовым и серно-желтым трутовиком заражено около 12% деревьев. Явный и наиболее существенный фактор прогрессирующего ослабления этих дубрав – периодическое подтопление местообитаний, обусловленное режимом водопользования Чебоксарского водохранилища. Анаэробные условия, возникающие в корнеобитаемом слое почвы в связи с подтоплением, особенно в период роста корней, ослабляют деревья и стимулируют развитие грибницы опенка. Этот факт стимуляции корневой инфекции опенка в анаэробных условиях затопленных почв хорошо описан (см. *Armillaria...*, 1991).

Сосудистые болезни широколиственных пород (трахеомикозы)

Наиболее распространены в широколиственных лесах не гнилевые, а сосудистые болезни, например, голландская болезнь ильма (возбудитель аскомицет *Ophiostoma ulmi* (Buisman.) Nannf.) и трахеомикоз дуба (возбудители сумчатые грибами *Ceratocystis roboris* Georg et Teod. и *Verticillium kubanicum* Scz.-Parf.). Эпифитотии голландской болезни ильмовых в России были отмечены в 1936–41 и в 1955–59 годах. В последующем болезнь охватила всю площадь распространения ильмовых пород, поставив под угрозу существование рода ильмовых на всем юго-востоке европейской части России. Ослабление и гибель деревьев, пораженных *O. ulmi*, возможны как в естественных, так и искусственных насаждениях. Болезнь поражает древостои всех возрастов, но чаще очаги усыхания возникают в 10–40-летнем возрасте. Наиболее активно она развивается при повышенной влажности почвы, особенно в пойменных насаждениях. Сильнее поражаются чистые по составу насаждения. В очагах голландской болезни усыхание часто ускоряется *A. mellea*, поражающим ослабленные болезнью деревья. Основной район распространения трахеомикоза дуба – юго-восток европейской части России. Возбудители сосудистого микоза дуба могут поражать и другие породы: клен татарский и остролистный, березу, боярышник и др.

Среди прочих болезней, имеющих локальное распространение, наиболее опасными считаются тиростромоз липы и бактериальная водянка дуба в лесах Тульской области («Обзор...», 1993; Кузьмичев, 1994). Тиростромоз липы – малоизученное заболевание, впервые обнаружено в России в 80-е годы в Жигулевском заповеднике (Самарская область) и в зеленых насаждениях города Москвы и Московской области. В настоящее время, по мнению некоторых исследователей (Кузьмичев, 1984) распространение болезни достигло масштабов эпифитотии. Возбудитель болезни *Thyrostroma compactum*

(*Sacc.*) *Hoehn.* (syn. *Steganosporium compactum* *Sacc.*) вызывает массовое ослабление липы во многих регионах России. В наибольшей степени поражаются чистые липняки. Тиростромоз встречается в насаждениях всех возрастных категорий. В Центрально-Черноземных областях России зараженность липы варьирует от 20% в лесах водоразделов до 40% в условиях низменной равнины Аскульской лесостепи и до 90% в липняках Жигулевских гор (Самарская область). В очагах болезни семенное возобновление липы отсутствует, вследствие значительного снижения плодоношения липы, при этом болезнь поражает от 28 до 100% подроста липы вегетативного происхождения (Кузьмичев, 1994). Ослабление и усыхание подроста начинается с первого года жизни и прогрессирует по мере роста. Определяющий фактор заражения подроста – наличие источников инфекции в верхних ярусах насаждения. Игнорирование особенностей поражения подроста тиростромозом при проведении рубок переформирования, одна из главных целей которых сохранение липового подроста, приводит к гибели липы и к доминированию семенного подроста клена остролистного, количество которого, даже при незначительном участии клена в древостое, может достигать 30 тыс.шт./га. По-видимому, именно эта порода может занять господствующее положение в насаждениях, пораженных тиростромозом.

5.3.2. Грибы как биотические агенты сукцессионного развития

Причины возникновения и развития очагов грибных болезней

Резистентность лесных экосистем к грибным болезням зависит от восприимчивости отдельных деревьев к инвазии возбудителей, их агрессивности и условий окружающей среды. Все эти три компонента, составляющие ядро патологического процесса, функционально тесно связаны между собой. Поэтому, в естественных, «ненарушенных», лесах грибные патогены выполняют, в основном, роль «санитаров», то есть поражают угнетенные и ослабленные деревья (Davidson, Rishbeth, 1988). Здесь взаимоотношения в системе «хозяин–патоген» уравновешены защитной системой растений и их экологической устойчивостью. Как правило, в таких лесах не бывает массовых или очаговых усыханий, патологический отпад деревьев в процессе роста и развития насаждения незначительный и сравнительно постоянный по величине.

Естественными ограничителями развития болезней выступают не только защитные механизмы растений-хозяев, но и сложный видовой состав растительного сообщества и грибного ценоза, развивающегося на отмерших остатках растений и в почве, а также сложный характер взаимосвязей в грибном комплексе лесных экосистем. Таким образом, богатое структурное и видовое разнообразие лесных сообществ потенциально поддерживает их здоровье. Лишь в нарушенных лесах, с редуцированным составом и структурой, роль патогенов возрастает, индуцируемая различными стрессами. Грибные патогены становятся серьезным фактором последующего формирования таких лесов или даже агентами вторичной сукцессии.

Наиболее существенна и заметна в лесу роль грибов – возбудителей соудистых болезней, корневых и комлевых гнилей деревьев. Эти виды пато-

генов не только вызывают стресс у растений-хозяев, снижают их фотосинтез и прирост фитомассы, но и разлагают древесину и индуцируют усыхание деревьев. Такие патогены ослабляют хозяев, но это зачастую весьма длительный процесс, во многих случаях хозяин и патоген могут сосуществовать длительное время. Поэтому, на фоне других летальных факторов, деятельность грибных патогенов не всегда заметна и часто маскируется многофакторностью ослабления насаждений (Воронцов и др., 1991).

На территории лесного пояса Европейской России из возбудителей корневых и комлевых гнилей лесных пород наиболее распространены *A. mellea* и *H. annosum*. Основная их функция – деструкция древесины угнетенных, ослабленных и отмерших деревьев. Эти виды дереворазрушающих грибов выступают как регуляторы качественного состава лесных сообществ. В ненарушенных лесах эти виды грибов встречаются довольно часто, но занимают довольно узкую нишу, наряду с другими биотическими агентами, выполняющими сходные функции – главным образом, стволовыми насекомыми и другими видами сапрофитных грибов.

В хвойно-широколиственных и южнотаежных лесах России *A. mellea* обычно встречается вместе с другими корневыми и комлевыми патогенами, часто образуя очаги совместно с *H. annosum*, *Ph. schweinitzii* и другими видами грибов. Комплексный состав патогенов в очагах болезни характерен как для естественных коренных, так и особенно для производных лесов. Различные виды патогенов заселяют корни соседних деревьев и, в некоторых случаях, корни одних и тех же деревьев. Опенки обычны на ели и сосне вместе с *H. annosum*, *F. pinicola*, *Ph. chrysoloma*, *Onnia triqueter* (Lentz:Fr.) Imaz., *Climacocystis borealis* (Fr.)Kotl., *Ph. schweinitzii* и возбудителями сосудистых болезней на широколиственных породах. Ассоциации патогенов могут быть случайными или являться следствием сукцессионных взаимосвязей как микобиоты, так и фитоценоза (Мухин, 1993).

Широкое разнообразие абиотических и биотических факторов может вызывать стресс у деревьев-хозяев, способствуя грибным инфекциям. Для управления сопротивляемостью к инфекции ослабленных древостоев необходимо знать не только о распространении и активности патогенов и взаимоотношениях хозяев и грибов, но и о том, каким комбинациям патогенов и хозяев требуется инициирование стрессами как причина развития заболевания, а в каких комбинациях болезнь просто усиливается стрессами (Armillaria..., 1992). Для развития большинства грибных болезней необходимо совпадение благоприятных для развития грибов-возбудителей гидротермических условий с предварительным ослаблением деревьев. Роль экстремальных климатических и погодных колебаний в распространении болезней, таких как засухи, заморозки, сильные ветры, обильные снегопады, велика, однако, наиболее существенно ослабление деревьев, которое создается деятельностью человека.

Повреждения кроны, стволов и корней деревьев экстремальными погодными явлениями способствуют заселению деревьев опенком и корневой губкой. Ветровые нагрузки на ель с ее поверхностной корневой системой могут приводить к повреждениям и обрывам корней, что облегчает проникновение активных корневых патогенов. С продолжительным ослаблением деревьев дефицитом влаги в почве при засухах связывают массовые поражения корневой губкой и опенком сосны и дуба в лесостепной зоне, особенно

когда засухам сопутствуют вспышки массового размножения листогрызущих насекомых. Сезонный избыток влаги в почве также может способствовать развитию корневых гнилей. Так, по данным Национального центра лесопатологического мониторинга России, увеличение количества осадков в течение нескольких последних вегетационных сезонов привело к росту очагов усыхания от *A. mellea* и *H. annosum* в ельниках центра европейской части России.

Известно влияние климатических и погодных факторов на проявление *Phacidium infestans* Karst. Этот вид наиболее опасен при дефиците влаги в олиготрофных сухих типах сосновых боров севера. На развитие побегового рака в сосновых культурах и на подросте сосны в значительной степени влияют холодный вегетационный сезон, теплая и влажная зима (Федоров, 1977).

Предрасположенность к заражению деревьев различными патогенами находится в тесной зависимости от повреждений насекомыми-вредителями и копытными животными. В литературе хорошо описаны факты повреждения дуба мучнистой росой или сосудистым микозом при вспышках массового размножения листогрызущих насекомых. В таежной зоне в ослабленных темнохвойных лесах развитие очагов опенка сопровождается массовым размножением стволовых вредителей. Характер этих биотических взаимосвязей достаточно сложен. Вспышки массового размножения зачастую предшествуют развитию грибных эпифитотий, которые, в свою очередь, приводят к частичному или сплошному усыханию и смене лесных пород. Все виды загрязнений, избыточная рекреация и связанные с ними другие нагрузки, выступают как факторы, способствующие развитию грибных заболеваний лесных пород. Однако воздействие человека может быть косвенным (модифицирующим), опосредованным через экотопы и климат, и прямым. Промышленное загрязнение имеет, в основном, косвенное воздействие на развитие болезней, ослабляя растения, отравляя почву и воду, обедняя состав лесных экосистем, хотя многие загрязняющие вещества могут быть токсичными и для возбудителей болезней.

Известно, что некрозо-раковые болезни наибольшей встречаемостью и ущербом имеют на урбанизированных лесных территориях. Например, по данным Национального центра лесопатологического мониторинга, рак-серянка на сосне наиболее часто встречается в сосняках Мурманской и Московской областей, ослабленных воздушными поллютантами («Обзор состояния лесов России за 1993 год», 1994). Среди прямых антропогенных воздействий, нарушающих лесные сообщества, на первом месте по серьезности последствий и роли в развитии грибных инфекций стоят лесопромышленные и лесохозяйственные воздействия.

Лесохозяйственные стрессы как причина грибных болезней

Рост интенсивности лесного хозяйства в России и расширение режима управления на значительные по площади лесные территории отмечено лишь в последние 40–50 лет. Серьезные по масштабам изменения структуры лесного фонда центральных и южных областей России происходили и раньше, однако, только в последние десятилетия стала заметной роль болезней в изменении породного состава и состояния лесов. По данным учета лесно-

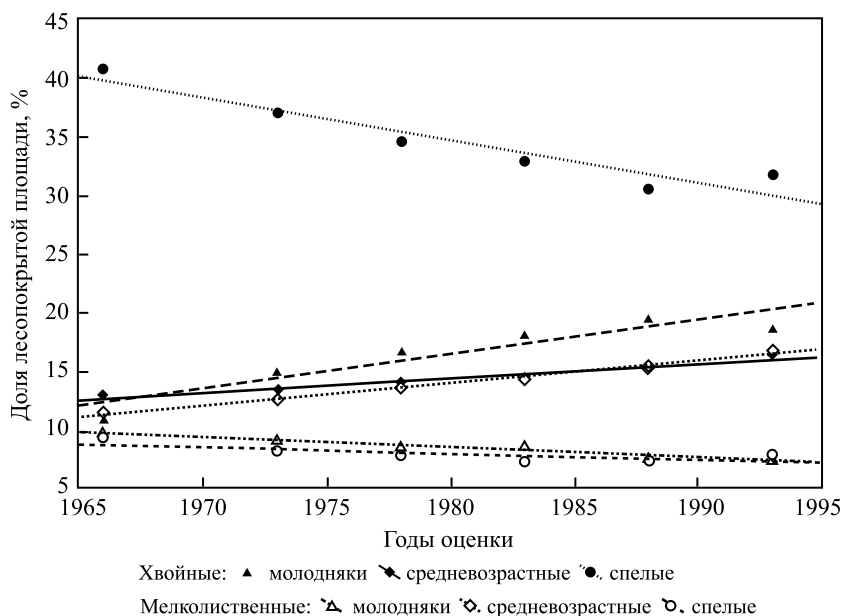


Рис. 5.13. Динамика лесопокрытых площадей, занимаемых хвойными и мелколиственными древостоями различных групп возраста в Европейской России

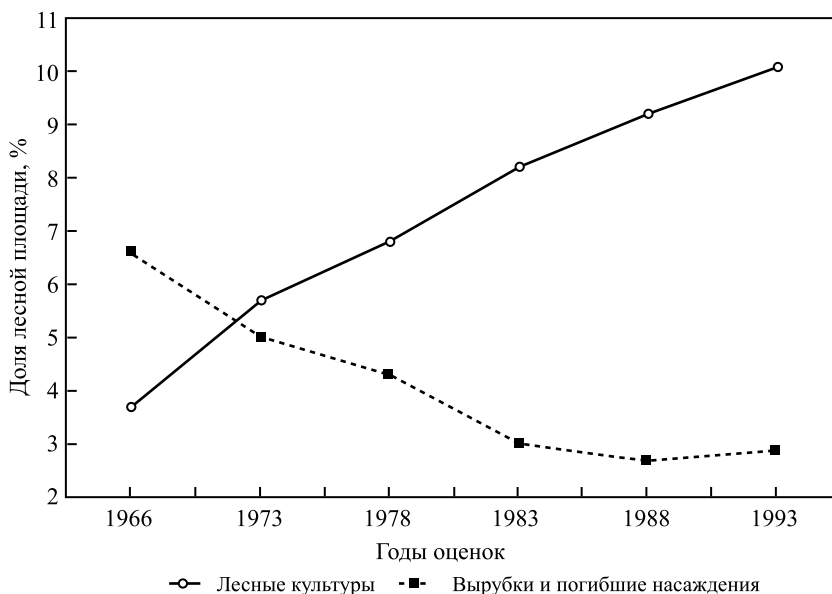


Рис. 5.14. Динамика площадей, занимаемых лесными культурами, и общей площади вырубок и погибших насаждений в Европейской России

го фонда (Лесной фонд СССР, 1989), в европейской России за последние 25–30 лет площадь, занимаемая хвойными лесами, уменьшилась на севере примерно на 5–15%, а на юге лесной зоны даже возросла в 1,5–2 раза. Прежде всего, изменился возрастной состав лесов: суммарная площадь и запас спелых и перестойных хвойных лесов постоянно снижается по мере роста площадей мелколиственных и еловых молодняков (рис. 5.13). Увеличение площади еловых лесов, особенно, в южной тайге, идет за счет искусственно-лесовосстановления и рубок ухода.

Площадь лесных культур в лесном фонде России как в абсолютном, так и в относительном выражении с 1960 по 1990 год росла довольно высокими темпами. В целом, по данным учета лесного фонда на 1988 год, лесные культуры занимали чуть более 10% всей лесопокрытой площади (и почти 18% в лесах второй группы), рис. 5.14. Лесные культуры, а в лесном поясе европейской России это, в основном, монокультуры ели, заведомо менее устойчивы к воздействию различных стресс-факторов из-за простоты своей организации и малого разнообразия как в видовом, так и в структурном отношении. Их выращивание сопряжено с проведением рубок ухода, также выступающих как дополнительный стресс-фактор лесных экосистем. В этих лесах возбудители грибных болезней становятся основными биотическими агентами, отвечающими за их формирование (Стороженко и др., 1992).

Закономерное развитие грибных патологий в искусственных насаждениях в значительной степени вытекает из особенностей сукцессионного формирования таких фитоценозов. Нарушенные рубками или пожарами лесные экосистемы восстанавливаются, как правило, посадками хвойных монокультур с регулярным (рядовым) размещением деревьев и последующим интенсивным подавлением естественного возобновления мелколиственных пород. Суммарные площади таких структурно и композиционно однотипных в функциональном, пространственном, возрастном и генотипическом отношении лесных сообществ постоянно увеличиваются. Интенсивное лесное хозяйство, выравнивая структурные и видовые различия между лесными экосистемами, приводит к распространению узкой группы биотических агентов (сапрофитных грибов, насекомых и других редуцентов). А хозяйственные повреждения и абиотические стрессы благоприятствуют развитию грибных патологий, главным образом, корневых и стволовых гнилей и некрозо-раковых болезней в очаговой форме, что приводит к массовому усыханию лесов. В свою очередь, это создает благоприятные условия для вытеснения искусственно внедренной породы из состава фитоценоза естественным путем – со сменой видового состава древесного яруса.

Как правило, в лесном поясе полного разрушения древостоя не происходит, вытеснение доминирующей породы (ели или сосны) идет с одновременной заменой ее лиственными породами (г-стратегами) или с относительно непродолжительной стадией образования редин. Полное разрушение древесного яруса описано только на границах ареалов, например, в засушливых условиях лесостепи, где искусственные сосняки могут практически полностью разрушаться корневой губкой.

После сплошной рубки изменяется состав и активность трофических групп микроорганизмов в почве и сапрофитных грибов на древесных остатках. Главным фактором таких изменений становится резкое изменение

режима тепла и влаги на вырубках. Некоторые виды микроорганизмов и дереворазрушающих грибов элиминируются экологическими условиями или существенно снижают свою активность и численность. Процесс восстановления видового разнообразия микобиоты и консортивных связей с растительностью идет параллельно с восстановлением древесной растительности. В частности, активность микроорганизмов почвы восстанавливается в течение 15–20 лет после сплошнолесосечной рубки. Однако нарушение рубками состава микобиоты приводит к увеличению численности облигатных и факультативных паразитов – возбудителей болезней крон и молодых деревьев (шютте, ржавчина, нектриевый рак). По мнению В.Г. Стороженко (1992), обеднение состава сапротрофных организмов в производных лесах приводит к преимущественному развитию более приспособленных и активных патогенных грибов (корневой губки, опенка и др.). Сапрофитные грибы на древесных остатках и в почве играют роль антагониста или естественного ограничителя распространения и развития многих видов патогенных грибов, не только возбудителей корневых гнилей, но и, например, фузариоза.

В первые годы после сплошной рубки в сосняках северной части России наибольший вред подросту и культурам сосны наносит снежное шютте (*Phacidium infestans* Karst.), отпад деревьев от которого составляет в Карелии около 5%, и незначительный отпад от *A. mellea*, который в этих условиях встречается редко (Крутов, 1989). Инфекция снежного шютте, как правило, усиливается с ухудшением лесорастительных условий и от близости к источникам инфекции. В последующие 10–15 лет после сплошной рубки в подзоне северной и средней тайги чаще всего встречается язвенный рак *Biatoridina pinastru* на сосновом подросте (Щедрова, 1965) и рак-серянка *Peridermium pini* (Wild.) Kleb., сосновый вертун *Melampsora pinitorqua*, который чаще всего образует очаги болезни во влажных типах сосняков и в соседстве с осиной как промежуточным хозяином. Отпад от этой болезни на севере европейской части России может достигать 50–80% подроста и лесных культур сосны (Крутов, 1989). Сплошные рубки по очагам корневых гнилей не оказывают серьезного влияния на последующее развитие инфекции *H. annosum* и *A. mellea*, которые могут длительное время (15–30 лет) сохраняться на корнях деревьев и пнях как сапрофиты, формируя инфекционный фон, и получая в дальнейшем преимущество в распространении и развитии. Например, в сосновых молодняках Карелии, созданных на зараженных площадях, отпад деревьев от опенка составляет до 50% деревьев (Крутов, Волкова, 1967).

Существенное влияние на распространение грибных патологий могут оказывать выборочные и постепенные рубки, а также рубки ухода. Выборочные рубки могут ускорить процесс повреждения корневыми и корневыми патогенами остающихся деревьев (Filip, Goheen, 1982; Redfern, 1978). Разреживание древостоев и снижение конкуренции за ресурсы может увеличивать энергию роста оставшихся деревьев, делая их менее восприимчивыми к болезни. Существенным оказывается и само разреживание: так называемый «шок разреживания» (резкое изменение условий существования и напряженности конкуренции) приводит к ослаблению деревьев, уступающим инвазии патогена до того, как станет проявляться польза от разреживания. Выборочная рубка в перегущенных, со слабым приростом, древостоях, где

своевременно не были проведены рубки ухода, может привести к быстрому развитию корневых гнилей и усыханию оставшихся деревьев. Однако, чем раньше проводится прореживание, тем меньше уровень заражения *H. annosum* или *A. mellea*. Биотические и абиотические стрессы могут отрицательно влиять на оставшиеся деревья, по крайней мере, сначала, и способствовать их повреждению корневыми патогенами. Как правило, смертность в регулируемых рубками насаждениях бывает равной или выше, чем в нерегулируемых рубками ухода лесах. Повреждение опенком и нападение стволовых насекомых обычны как причины усыхания деревьев в интенсивно управляемых лесохозяйственными методами древостоях.

На состоянии древостоев сказываются также и механические повреждения деревьев, наносимые при производстве выборочных рубок и рубок ухода. Наиболее характерны раневые повреждения ели, пихты и березы и споровое их заражение грибами-возбудителями гнилей. Особенно опасны летние раневые повреждения корней. Сосна более устойчива к заражению ран грибами из-за активного смолывыделения. Проведение рубок ухода в сосняках способствует распространению корневых гнилей в целом, хотя варьирует по типам леса. Раны на деревьях становятся «воротами» инфекции, что приводит к развитию гнилей и некрозо-раковых заболеваний (Стороженко, Иголкина, 1991; Василяускас, 1989). Зачастую развитие грибных патологий в лесных культурах бывает сопряжено не только с рубками ухода, но и с повреждениями деревьев в культурах лосями. В значительной степени из-за постоянного и сильного объедания лосем в таежной зоне европейской части России почти отказались от посадок сосны. В еловых культурах наибольший ущерб от лосей наносится насаждениям в возрасте 20–40 лет. Повреждения коры ослабляют деревья, увеличивают вероятность развития гнилевых болезней стволов и косвенно могут приводить к увеличению зараженности ельников корневыми гнилями. В немалой степени способствует грибным заболеваниям избыточная рекреация лесных территорий. На наиболее урбанизированных лесных территориях повреждение деревьев прямо пропорционально рекреационной нагрузке (Стороженко и др., 1992). В рекреационных сосняках наиболее часто встречаются рак-серянка и стволовые гнили – сосновая губка, реже трутовик Швейница, опенком и окаймленный трутовик, – а в ельниках – некрозо-раковые болезни и комлевые гнили *Omnia triqueter* (Стороженко, 1987). Зараженность корневой губкой с усилением рекреации в сосняках может снижаться, а в ельниках возрастать (Раптунович, 1986).

Вырубки на месте спелых ельников, зараженных возбудителями корневых гнилей, могут служить резерватом инфекции. Довольно часто наблюдается интенсивная инвазия патогена на соседствующие с вырубками лесные участки. Для Московской области становятся характерными участки сплошного очагового усыхания от опенка в ельниках 100–120 лет, расположенных вблизи старых вырубок с высоким инфекционным фоном *A. mellea*. Причины ослабления еловых древостоев не всегда ясны, а инфекция *A. mellea* может сопровождаться очаговым поражением *H. annosum* и массовым размножением стволовых насекомых. Серьезный ущерб таким лесам наносится ветровалами, наблюдающимися, как правило, по очагам корневых гнилей.

Роль грибных патогенов в процессах формирования искусственно созданных насаждений

В лесных культурах в лесной и лесостепной частях Европейской России наиболее широко распространены снежное шютте; сосновый вертун; некрозо-раковые болезни на всех породах; корневые гнили ели и сосны (опенок и корневая губка). Наиболее часто встречаются и наиболее опасны в лесном поясе европейской части корневые гнили ели и сосны. Наибольшие площади очагов корневых и комлевых гнилей были отмечены в областях Центральной и Центрально-Черноземной России. Для этих регионов с высокой концентрацией населения и промышленности характерно интенсивное использование лесных ресурсов, большой удельный вес в которых имеют искусственно созданные леса.

Воздействие грибных патогенов на сукцессионные процессы в лесных сообществах, регистрируемое в лесах этой части России, можно проследить на примере Московской области. Лесные культуры в Московской области занимают почти 15% всей лесопокрытой площади и, в основном, представлены насаждениями 20–40-летнего возраста, среди которых преобладают чистые ельники или смешанные посадки ели и сосны. Территория Московской области в наибольшей степени урбанизирована, плотность населения здесь наивысшая для России, поэтому леса испытывают сильные нарушающие воздействия различной природы, что и отражают многие существующие обзоры их санитарного состояния. Высока здесь и интенсивность ведения лесного хозяйства. Кроме того, леса Московской области наиболее хорошо изучены в отношении состояния и динамики лесов. Так, по данным «Обзора санитарного состояния лесов России в 1993 году» (1994) плотность очагов болезней в Московской области составляла 4,1% лесопокрытой площади. Преобладают очаги корневых и ствольных гнилей на всех породах, а также рак-серянка на сосне. Высок уровень повреждения лесных сообществ в результате избыточной рекреационной нагрузки, интенсивно ведутся рубки ухода за лесом. Подорванная естественная кормовая база лося при повышенной его численности привела к серьезному повреждению искусственных ельников и сосняков этими животными. По нашим данным (Прудников, 1990), свыше 35% площади еловых культур в той или иной мере были повреждены лосями. По мнению В.Г. Стороженко и Т.В. Иголкиной (1991), в еловых культурах до 10% деревьев имели механические повреждения, наносимые при рубках ухода и лосями, что закономерно приводит к развитию гнилевых и некрозо-раковых заболеваний в ранах стволов.

Высокая активность возбудителей корневых и комлевых гнилей в культурах ели на фоне низкой резистентности этих лесов в Московской области приводит к тому, что к 100–120-летнему возрасту почти на 80% площади (рис. 5.15) отмечено очаговое заражение корневой губкой и опенком (Прудников, 1990; Стороженко и др., 1992), встречающихся, как правило, совместно. Оценка ущерба от корневых гнилей с определением кумулятивных потерь деловой древесины ели показала, что к 80–100-м годам в искусственно созданных ельниках Московской области от болезней теряется свыше 20% их общего ликвидного запаса. Пораженность еловых культур Московской области корневыми гнилями и текущие потери в запасе древесины, обусловленные корневыми гнилями наглядно показывают, что патогенез в значительной степени определяется внутриценотической обстановкой. В период

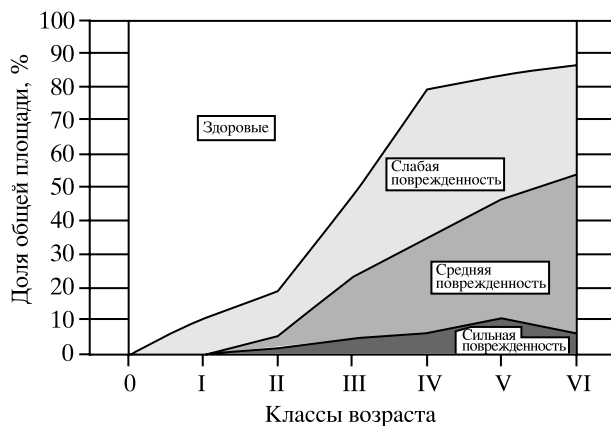


Рис. 5.15. Соотношение ельников, здоровых и пораженных корневыми гнилями в разной степени, произрастающих на территории Московской области

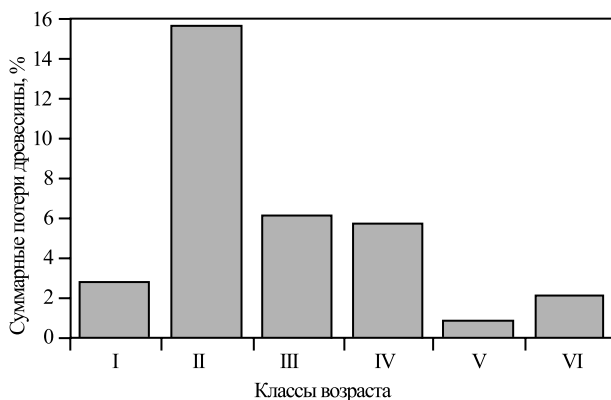


Рис. 5.16. Потери деловой древесины (в % от запаса древостоев), связанных с корневыми гнилями, в ельниках разного возраста Московской области

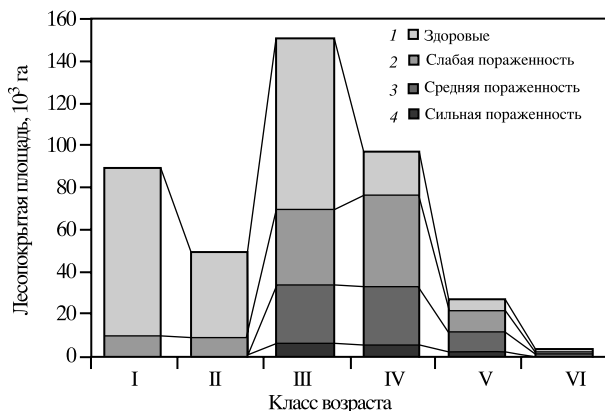


Рис. 5.17. Пораженность ельников Московской области корневыми гнилями

максимальной напряженности конкурентных взаимоотношений в культурах 30–50-летнего возраста интенсивно идет дифференциация деревьев и максимален их естественный отпад. В этот же период развития еловых культур быстро растет их зараженность возбудителями корневых гнилей и максимален текущий ущерб от болезней (см. рис. 5.15 и рис. 5.16). В дальнейшем величина текущего отпада в культурах ели постепенно снижается, как и доля площадей с сильной степенью заражения. В спелых еловых насаждениях искусственного происхождения, зараженных корневыми патогенами, потери в запасе могут быть меньше, чем в здоровых насаждениях, но с меньшей полнотой и долей участия ели. Можно также предположить, что здоровые старовозрастные культуры ели, произрастающие в таких же условиях, что и больные, и имеющие сходный с ними состав, прошли фазу структурной перестройки в более ранней стадии своего развития (в том числе и с участием патогенных грибов как агентов их переформирования).

Нужно отметить также, что наиболее часто инфекция встречается в относительно более густых еловых и елово-сосновых культурах с незначительным участием в составе других (лиственных) пород. Очаговые усыхания ели и сосны встречаются часто, но относительно невелики по размерам и обусловлены, в основном, *A. mellea*. Отпад ели в очагах корневой инфекции происходит, в основном, в результате вывала больных деревьев ветром или снегом, особенно, если деревья в культурах имеют раневые повреждения на стволе и корнях в результате проведения рубок ухода, рекреации или повреждения деревьев копытными.

На рисунке 5.17 показана общая зараженность еловых лесов Московской области *A. mellea* и *H. annosum*. В структуре лесного фонда области преобладали молодые и средневозрастные ельники (I–III классы возраста), в основном, искусственного происхождения. Их зараженность в будущем будет увеличиваться значительно, чем в существующих сейчас спелых условно разновозрастных естественных ельниках. Антропогенные, главным образом, лесохозяйственные нарушения естественных древостоев довольно сильны, что определяет высокий уровень их зараженности грибными патогенами. Ущерб от инфекций выражается массовым очаговым усыханием и потерями в количестве (около 2–3 млн кубометров) и сортности деловой древесины.

Патологические процессы в естественных лесах

Смертность одиночных деревьев или небольших групп подроста встречается в развитии древостоев естественного происхождения во влажных таежных лесах Северной Америки и Европы. Усыхание начинается на начальных стадиях формирования древостоя, достигая максимума в 10–20 лет, затем несколько уменьшаясь в частоте, вероятно, в связи с увеличением толерантности растущих деревьев. Воздействие таких усыханий на суммарный запас насаждений обычно минимально, хотя распространение болезни может варьировать по отдельным районам. Причем, деревья, даже пораженные корневыми или комлевыми инфекциями, могут выживать. Проявления болезни иногда могут связываться со стрессом. *Armillaria borealis* и *Armillaria cepistipes* вызывают минимальные усыхания и комлевою гниль в финских лесах (Korhonen, 1978; Piri and all, 1990).

Недостаточно ясно понимается общее воздействие корневых и комлевых гнилей на скорость роста хозяев и продолжительность их жизни. Важную роль корневых гнилей *H. annosum* и *A. mellea* в лесной сукцессии и формировании структуры и породного состава древостоев, особенно в смешанных лесах, отмечали неоднократно (Hagle, Goheen, 1988; Wargo, Show, 1985). Опенок, например, одинаково успешно ускоряет процесс смены пионерных сообществ коренными, как и распад коренных лесных сообществ с заменой их производными из пионерных древесных пород. Эти процессы зависят как от разной восприимчивости отдельных видов к инфекции, так и от инвазии извне более агрессивных по сравнению с местными видами патогенов или от воздействия различных стресс-факторов и агентов. Биотические или абиотические стрессы в естественных малонарушенных деятельностью человека лесах могут превратить местные виды дереворазрушающих грибов (факультативных сапрофитов) в энергичных вторичных патогенов. До атаки стресса болезнь ограничивается эпифитными ассоциациями, корневыми повреждениями и комлевой гнилью (Day, 1929). В северной тайге массовых усыханий естественных малонарушенных лесов от грибных инфекций не отмечено. Хотя встречаемость *A. mellea* и *H. annosum* по разным данным может быть относительно высокой (см. 5.3.1), как и заражение ими ельников и сосняков, однако усыхания редко бывают очаговыми и не имеют существенного экономического значения по сравнению с потерями деловой древесины от вызываемой ими гнили. Как правило, усыхают единичные деревья, а в образующихся окнах достаточно подроста той же древесной породы для естественного их зарастания. Для процесса зарастания древесной растительностью образовавшихся в пологе насаждения окон более существенны возбудители снежного шютте, соснового вертуна и побегового рака, суммарный отпад от которых может достигать 70% и более по числу особей для подроста и культур сосны и ели. Серьезным фактором для хвойных пород грибные патогены становятся только на площадях сплошных вырубок, особенно с высоким инфекционным фоном *A. mellea*. Повышенный отпад подроста или культур хвойных пород приводит к замене их мелколиственными (березой, ольхой серой и осиной).

В средней и южной тайге роль корневых патологий в сукцессионных процессах повышается, особенно для более богатых типов условий произрастания. В местообитаниях с бедными почвами, сухими или избыточно увлажненными сохраняется значение иных (некорневых) грибных патогенов. Очаговое усыхание хвойных пород от грибных, главным образом, корневых патологий – распространенное явление, особенно в сильно урбанизированных районах с интенсивным ведением лесного хозяйства, хотя точных количественных оценок распространения таких болезней нет. Характерным примером такой ситуации могут служить массовые усыхания ели и пихты в разновозрастных лесах Среднего Урала.

В 1993 году было проведено лесопатологическое обследование темнохвойных лесов Сабарского заказника. Небольшой по площади массив лесов заказника окружен нарушенными производными лесами и большими площадями сплошных вырубок с очень высоким инфекционным фоном возбудителей корневых гнилей *A. mellea* и *H. annosum*. Близость территории заказника к крупным промышленным центрам Среднего и Южного Урала, вероятно, сказывается на состоянии лесных экосистем, хотя явного влияния

промышленных выбросов не отмечено. По материалам лесопатологического обследования насаждений с оценками объемов усыхания выявлено, что основная причина массового усыхания пихты и ели в заказнике – возбудители корневых гнилей *A. mellea* и *H. annosum*, образующие комплексные очаги поражения совместно со стволовыми насекомыми. Для определения общей величины усыхания в древостоях заказника и встречаемости крупных очагов были заложены 20 круговых площадок в елово-пихтовых древостоях вдоль квартального профиля. Общая протяженность профиля 5 км, направление с севера на юг. При доле сухостоя в 2,5–5,0% общего запаса древостой можно считать относительно здоровым, где отпад не превышает естественного для перестойных насаждений уровня. Доля таких насаждений составила 17,6%. Примерно еще 30–35% площади хвойных насаждений можно отнести к пораженным в слабой степени. Сильно поврежденных и усохших – около 20%. Оставшаяся площадь отнесена к среднему уровню усыхания. Оценки потерь в запасе древостоев показали, что массовое поражение насаждений корневыми гнилями и последующее очаговое усыхание приводят к потере до 50% запаса древесины, если не учитывать окна сплошного усыхания, площадь которых обычным обследованием определить трудно.

К сожалению, точную картину динамики процесса усыхания и смены породного состава насаждений восстановить трудно. Однако по некоторым косвенным признакам можно очертить основные тенденции этого процесса. Количественная оценка зараженности древостоев корневой губкой и опенком осенним была проведена на двух постоянных пробных площадях (1,0 и 1,4 га). Результаты оценки размещения очагов усыхания свидетельствуют о довольно высокой скорости деградации данных древостоев, в особенности, их верхнего яруса. Оценка усыхания и вывала деревьев показывает, что агрессивность опенка высока, в наибольшей степени подвержены его воздействию пихта, ель и, вероятно, вяз, хотя этот патоген действует неизбирательно на древесные породы и его активность возрастает по мере роста площади очагов усыхания. Усыхание широколиственных пород, в особенности вяза, связано не только с опенком, но и с сосудистым микозом, симптомы которого довольно явно выражены. Заражены корневой губкой и опенком на этих участках в среднем 29,2% деревьев ели и 40,4% пихты, в основном, старших поколений.

В таблице 5.17 приведена общая характеристика состояния древесного яруса пробных участков, сходных по условиям произрастания и составу пород. Из данной таблицы и рис. 5.18 видны существенные различия в характере усыхания различных древесных пород и их поколений. Наиболее тяжелое состояние ильма в составе этих древостоев, страдающем как от обмерзания, так и от грибных болезней, главным образом, корневой гнили опенка и сосудистого микоза. Состояние ильма в целом неудовлетворительное, хотя эта порода имеет относительно обильное возобновление и небольшую долю живых деревьев с комлевой гнилью. Положение ели в составе насаждений заказника более стабильно, несмотря на достаточно высокий уровень патологического усыхания и зараженности *H. annosum* (32% живых деревьев). В 56% случаев причина усыхания ели – поражение корней опенком осенним. Однако ель более толерантна к корневым патогенам и сохраняет возрастную структуру, обеспечивающую ее устойчивое доминирование в сообществах, так как выпадают, в основном, деревья более старые. Усыхание

Характеристика древостоев на пробных площадях Сабарского заказника

Состав древостоя	Доля пород, %	Число деревьев, шт./га	Сумма площадей сечения стволов, м ² /га	Запас древесины, м ³ /га	Доля сухих деревьев, %	Запас сухих деревьев, %	Средний индекс состояния	Средняя степень зараженности
Ель	5,9	173	12,64	101,1	8,5	9,9	1,9	2,8
Пихта	2,2	276	6,34	36,3	20,2	36,3	2,1	2,4
Липа	1,7	584	6,21	29,4	4,6	13,1	1,9	1,7
Вяз	0,2	54	0,92	3,3	46,7	68,0	2,4	2,3
Всего	10,0	1086	26,10	170,1	12,9	20,2	–	–

пихты носит более катастрофический характер, причем в 67% случаев причина усыхания – опенки. 41 процент деревьев заражены корневой губкой. Второй по значению причиной отпада являются ветровые нагрузки на лес. До 30 процентов деревьев вывалены или сломаны ветром, в основном, зараженные корневыми или стволовыми гнилями. Немалое значение в усыхании пихты имеет высокая плотность популяции усачей. Хотя доля липы в первом ярусе древостоя невысока, она абсолютно преобладает в подчиненных ярусах древостоя. Ежегодный отпад ее колеблется около 1% общего числа деревьев данной породы, и это самый низкий уровень отпада среди основных лесообразующих пород данного массива.

Динамическое представление о влиянии биотических агентов (грибов и насекомых-ксилофагов) на структуру исследуемых лесов дают оценки доли пораженных деревьев в возрастных спектрах их популяций. Если посмотреть распределение деревьев основных пород по онтогенетическим группам, можно заметить, что липа имеет на этих участках численное преобладание, особенно, среди молодых поколений, и постепенно проникает в верхние яруса. Пихта, при достаточно обильном возобновлении, интенсивно выпадает в старших поколениях. Отпад ели более равномерно распределен по поколениям и составляет чуть менее 9% по числу деревьев (см. рис. 5.18).

О пространственном характере усыхания хвойных пород дает представление пробной площади № 1 (рис. 5.19), на котором показано размещение живых и сухих деревьев ели, пихты, липы и вяза. Характер размещения очагов усыхания свидетельствует о высокой скорости деградации верхнего яруса. Характер усыхания и вывала деревьев показывает, что агрессивность опенки осеннего довольно высока, в наибольшей степени его воздействию подвержены пихта, ель и, вероятно, ильм. Очаги усыхания хвойных пород интенсивно возобновляются липой. Поэтому можно утверждать инициированную грибными патогенами смену (вероятно, временную, хотя и продолжительную) хвойных пород липой. На территории заказника описаны разные фазы этого процесса. Однако полной и долговременной замены ели и пихты липой не происходит, возможно лишь смещение пихты в подчиненные ярусы древостоев и повышение доли липы в верхних ярусах. Ослабление ели и, особенно, пихты, катализируемое корневыми гнилями, и достаточно высокая интенсивность усыхания закономерно вызывают резкое из-

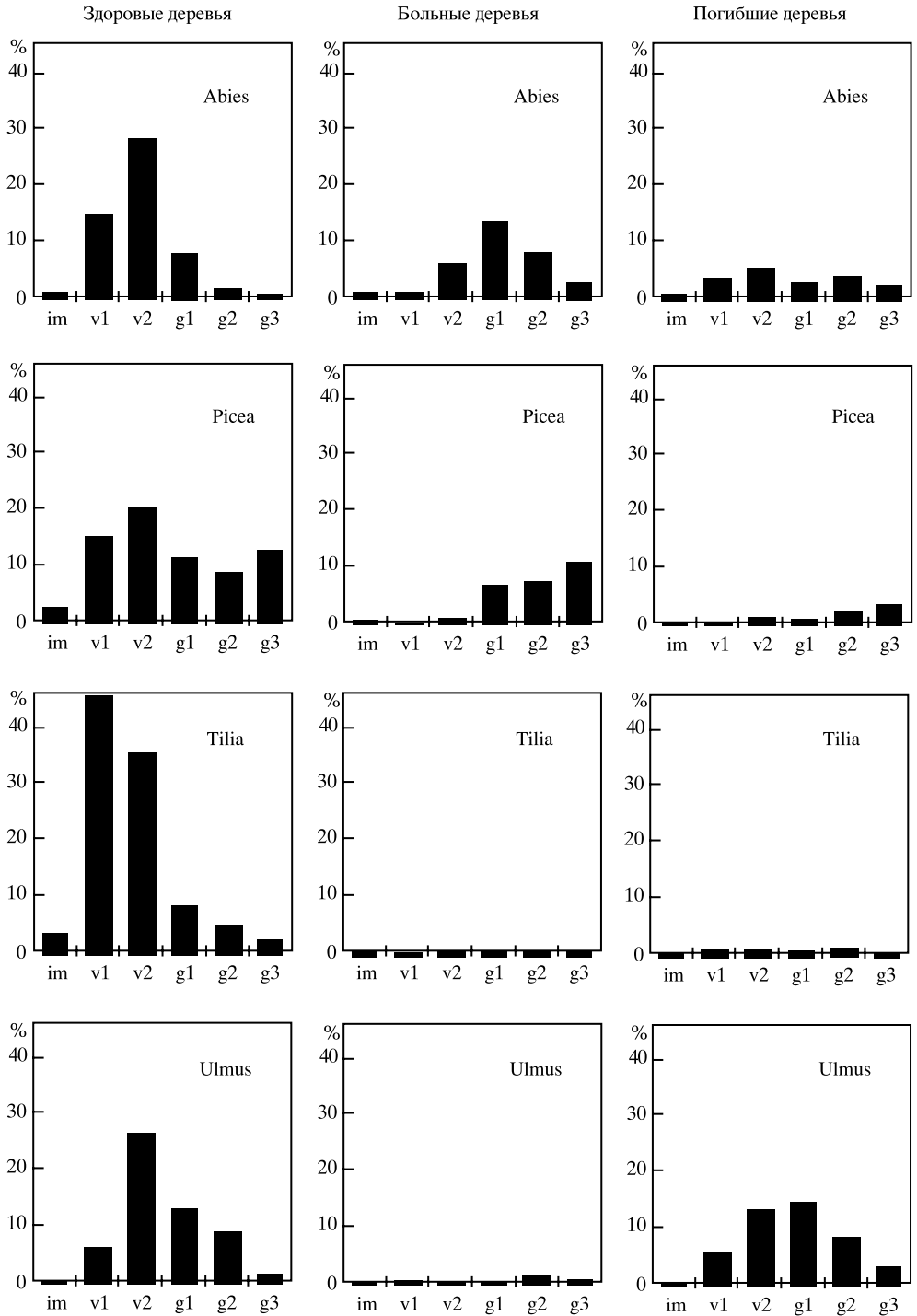


Рис. 5.18. Распределение видов деревьев (% общей численности) по онтогенетическим состояниям на постоянном участке в Сабарском заказнике

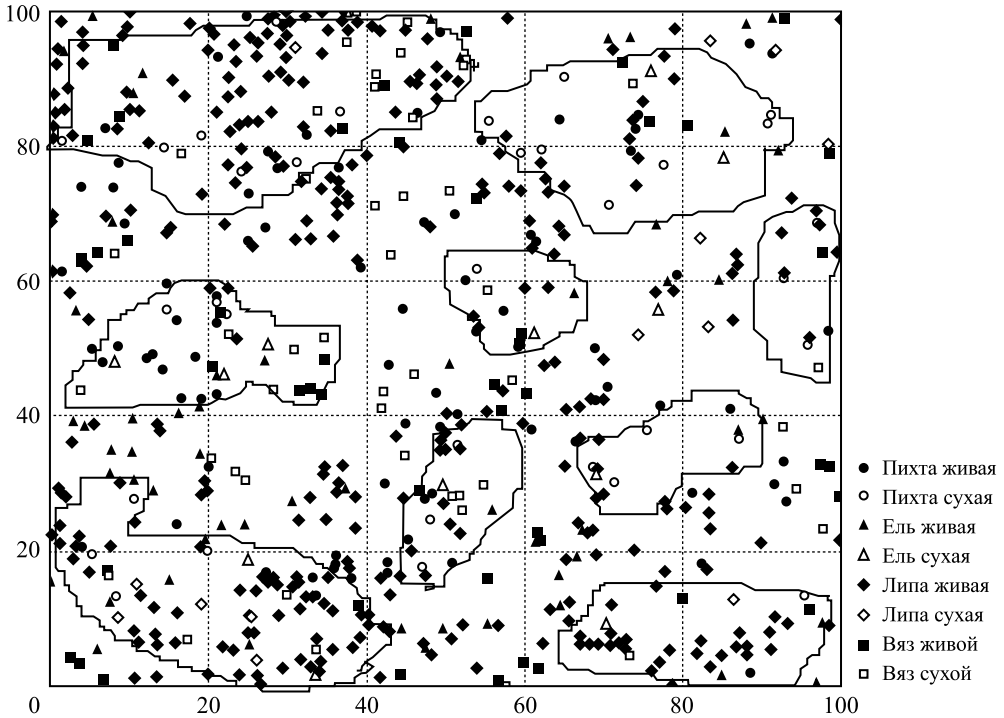


Рис. 5.19. Размещение живых и сухих особей древесных видов, образующих основной полог древостоя на пробной площади № 1 в Сабарском заказнике. Ломаной линией выделены очаги усыхания ели и пихты верхних ярусов

менение видового состава этих насаждений, но, в первую очередь, резко снижает их продуктивность.

Это только самые общие результаты оценок усыхания в Сабарском заказнике. Для более точного определения масштабов усыхания в этом массиве необходима оценка площади очагов по крупномасштабным аэрофотоснимкам, наблюдения за динамикой процесса и точная идентификация причин усыхания и видов грибных патогенов. Катастрофический характер усыхания хвойных пород на территории заказника требует проведения отдельного детального исследования причин и следствий этого процесса, с оценкой его масштаба и скорости.

5.3.3. Управление устойчивостью лесных экосистем к грибным поражениям

Интенсивное пользование лесом, на фоне прогрессирующего техногенного загрязнения, дестабилизирует течение природных процессов в лесах. Исчерпание потенциала эндогенных (адаптационных или компенсационных) возможностей лесных экосистем приводит к потере ими биологической устойчивости, упрощению структурно-функциональной организации и распространению патологий. Экологическое лесоводство, то есть неистощительное и рациональное использование и воспроизводство лесных ресур-

сов и полезных функций леса с позиций сохранения качества окружающей человека среды, должно опираться не столько на активные методы лесохозяйственного воздействия, сколько на естественные связи и «механизмы» восстановления и развития лесов.

Современная ситуация в лесном комплексе России с точки зрения лесопатологии свидетельствует об ускорении деградации лесов европейской части страны, особенно если учитывать сохранение текущих тенденций в использовании и воспроизводстве лесных ресурсов и тяжелое экономическое положение. По имеющимся данным, удельный вес грибных болезней в усыхании и деградации лесов по сравнению с более явными и прямыми воздействиями (пожары, рубки, промышленное загрязнение) невелик. Однако тесная связь хронических ослаблений лесов с распространением грибных патологий и ущербом от них явно прослеживается. Постоянное снижение санитарного состояния лесов в России давно сделало насущной проблемой их защиту от повреждений, в том числе и от грибных болезней. Причина в нерациональности самой структуры лесопользования и воспроизводства лесов, что и влечет за собой глубокие нарушения в состоянии и составе лесного фонда страны. Деградация природной среды связана также с широким распространением монокультур, структурно однотипных и одновидовых, неустойчивых к внешним воздействиям, что способствует распространению достаточно узких групп живых организмов, в том числе и патогенных.

Активная защита леса, которая является основой многих лесохозяйственных мероприятий и характеризуется применением биологических, агротехнических, химических и лесоводственных методов защиты растений (Воронцов и др., 1991), практически доказала свою неэффективность. Массовое распространение и развитие очагов болезней и массовые усыхания лесов – не причина, а следствие нарушения состояния лесов. Поэтому в компетенцию лесозащиты входят вопросы управления устойчивостью лесных экосистем. Однако оно возможно только на основе комплексного изучения лесных экосистем. Сохранение видового и структурного разнообразия лесов, регулирование стрессовых нагрузок на них, особенно антропогенных (загрязнения, рекреация и лесопользование), оправданная по интенсивности и рациональная система ведения лесного хозяйства могут сделать практически безопасными для лесов многие виды патогенных организмов. В российском лесоводстве в качестве основного принципа лесохозяйственного воздействия на леса, повышающих их устойчивость к грибным патологиям и усиливающих средообразующие качества лесных сообществ, признается усложнение видовой, возрастной и пространственной структуры лесных ценозов. Достигаться это может не только сокращением и нормированием антропогенных нагрузок на леса, но и применением группово-выборочных рубок, созданием сложных по составу и структуре лесных культур, селекцией устойчивых к болезням древесных пород.

В.Г. Стороженко (1992), сформулировал основные правила, соблюдение которых в практическом лесоводстве позволит формировать леса, устойчивые к неблагоприятным воздействиям экзогенного и эндогенного характера:

- сложная возрастная и видовая структура;
- постоянство возобновительного процесса;
- постоянство деструктивного процесса;
- постоянство состава и количества микобиоты;

- постоянство зообиоты (насекомых);
- постоянство сукцессионного процесса;
- постоянство энергетического баланса.

Нетрудно заметить, что эти правила непосредственно отражают цели и задачи сохранения и поддержания биологического разнообразия лесных экосистем.

В этой связи нужно отметить, что в России принципы сохранения биоразнообразия сформулированы еще классиком российского лесоводства Г.Ф. Морозовым в его «Учении о лесе» (Избранные труды, 1970). Г.Ф. Морозов подошел к пониманию леса как сложной биологической системы, устойчивой которой базируется на саморегуляции всех процессов в ней. Потенциалом, основой саморегуляции он считал видовое, генетическое и структурное разнообразие всех элементов леса, реализующееся в естественном отборе наиболее приспособленных организмов и популяций в гетерогенных эдафических условиях лесных экотопов. Лесохозяйственные и лесокультурные мероприятия Г.Ф. Морозов предлагал рассматривать, прежде всего, с позиций содействия природным факторам регуляции состава и структуры леса. Современная практика интенсивного ведения лесного хозяйства в Европейской России связана с растущими потерями древесины в регулируемых искусственных или производных лесах от усыхания и гнилей еще до полного созревания древостоев. Такая ситуация вынуждает интенсивно применять выборочные санитарные рубки или снижать возраст главной рубки, чтобы снизить потери деловой древесины. Такой подход только консервирует высокую активность патогенов и ущерб от них лесному хозяйству. Результатом развития данной формы патологических процессов является современное состояние насаждений лесостепной зоны и зоны смешанных лесов, для которых характерны высокая фаутичность и массовые усыхания искусственно созданных насаждений от вредителей и болезней.

Управление процессом усыхания и ослабления леса болезнями, которые инициированы стрессами, фокусируется на эффектах уменьшения или защиты от предрасполагающих стрессов (*Armillaria root disease*, 1991). Облегчение или защита от предрасполагающих абиотических стрессов, таких как засуха, заморозки и наводнения сложны для массового лесохозяйственного производства. Однако в урбанизированных, парковых и садовых посадках, полив, удобрение, обрезка, мульчирование и правильный выбор места посадки могут уменьшать или элиминировать влияние экстремальных значений температуры и влажности. Эта практика может уменьшить шансы для развития инфекций. Для некоторых биотических стресс-агентов прямая борьба с защитой от расселения насекомых или болезней, укрепление здоровья деревьев элиминируют стресс и уменьшают или предотвращают вероятность их заселения грибными патогенами. Прямой контроль насекомых-дефолиаторов, таких как непарный шелкопряд в широколиственных лесах, опрыскиванием инсектицидами может уменьшить усыхание дуба от опенка. Наиболее устойчивые к дефолиации леса – это леса со сложным видовым составом, произрастающие в богатых местообитаниях (Valentine, Houston, 1979).

Выбор семян при выращивании посадочного материала для лесовосстановления должен учитывать распространение болезней инфекционного поражения и шютте в зависимости от местных климатических условий. При со-



Рис. 5.20. Структура средств и методов защиты лесов от болезней

блюдении всех прочих профилактических условий, ориентация на местные семена позволяет повысить сохранность посевов и лесных культур.

Лесокультурная практика может быть использована для регулирования состава видов, поддержания биологического разнообразия, уменьшения шансов повреждения насекомыми-вредителями выбранных пород и увеличения защитных функций у деревьев-хозяев. Чувствительность и уязвимость древостоев к повреждению болезнями можно уменьшить применением соответствующей технологии создания и выращивания лесных культур. В состав таких технологических приемов может входить регулирование состава древостоев подбором наиболее устойчивых видов и форм древесных пород в соответствии с условиями произрастания и патологическим фоном в них. Сохранение биологического разнообразия лесохозяйственными методами гарантирует создание лесов, более устойчивых к стрессам, а, следовательно, и к повреждению патогенами. Выборочные рубки и прореживания также могут увеличивать энергию хозяев и их устойчивость к болезням. Однако, как упоминалось ранее, выборочные рубки могут причинять стресс оставшимся деревьям и приводить к еще большему повреждению патогенами в некоторых типах лесов, поэтому практика рубок нуждается в серьезных изменениях.

Во многих лесах роль патогенных дереворазрушающих грибов как деструкторов является наиболее заметным результатом его деятельности. Как следствие паразитической деятельности или нарушений, таких как рубки, ветровал или пожар, грибы могут заражать большое количество пней, комлей, а иногда и бревна и прочие порубочные остатки. Франкланд (Frankland, 1982) обнаружил, что биомасса базидиомицетов в пнях и корневых материалах в умеренных лесах составляет до 80% общей массы базидиомицетов на участке. Сложность видового состава грибного комплекса в лесах обеспечивает естественное сдерживание в распространении и развитии грибных па-

тологий (Стороженко, 1992), хотя возможность управления межвидовой конкуренцией дереворазрушающих грибов нуждается в более глубоком изучении. Структурно система основных лесозащитных мероприятий, практикуемых в лесном хозяйстве России, показана на рис. 5.20. Состав отдельных мероприятий и методов защиты лесов от болезней, достаточно полно описаны в российской лесоводственной литературе.

Лесохозяйственное регулирование болезней леса тесно связано с профилактическими мероприятиями и должно быть основано на конкретных региональных оценках распространения тех или иных видов болезней. Достоверная информация о распространении грибных болезней в лесах России может быть получена только в случае развертывания системы лесопатологического мониторинга, которая в России только еще разрабатывается, несмотря на уже имеющийся у российского лесоводства огромный и уникальный опыт учета и прогноза вредителей и болезней.

5.4. Влияние насекомых-фитофагов на состав и структуру лесов

Растительоядные насекомые в лесном биогеоценозе играют двойную роль (Исаев, Гирс, 1975; Исаев и др., 1984, 2001; Мирзоян, Мамаев, 1989). С одной стороны, они активизируют круговорот веществ в наземных экосистемах, потребляя 5–10% ежегодной продукции растений и заселяя ослабленные и отмершие деревья. Поедание листвы, в том числе и хвои, приводит к увеличению сквозистости крон; при этом возрастает освещенность напочвенного покрова, меняются условия температуры и влажности воздуха и почвы, в почву поступает большое количество питательных веществ в виде экскрементов, огрызков листьев, тел погибших гусениц и т.д. Ускоряя трансформацию органического вещества и выполняя важные санитарные функции, насекомые способствуют улучшению роста древостоя и повышению его устойчивости.

С другой стороны, многие насекомые периодически конкурируют с человеком в использовании древесных ресурсов и относятся к категории вредителей леса*. В периоды массового размножения лесные насекомые становятся причиной гибели лесов на значительных площадях и наносят значительный экономический ущерб. Деятельность насекомых приводит к снижению прироста и к гибели деревьев, ухудшению качества и сортности древесины, уменьшению урожая семян. Повреждения насекомых снижают средообразующую функцию лесных насаждений, ухудшают их эстетические достоинства, усиливают пожароопасность.

Классификация насекомых на вредные и полезные виды основана на экономических соображениях. С экологических позиций вспышки массового размножения насекомых следует рассматривать как естественное явление (Стадницкий, 1988). Массовые размножения возникают в насаждениях,

* Вредители леса – виды растительоядных животных (насекомые, клещи, копытные, грызуны и другие), популяции которых могут наносить ущерб целевым функциям леса и лесной продукции. (Положение о защите лесов от вредителей и болезней леса, 1998 г.)

ослабленных стихийными бедствиями или неправильным ведением хозяйства. Нарушение нормального состояния лесных биоценозов в той или иной степени вызывается самыми разнообразными причинами: абиотическими, биотическими и антропогенными (Воронцов, 1978). Вспышки массового размножения описаны как в естественных* лесах, так и в лесных культурах, однако в последних их частота и интенсивность существенно выше.

Разрушение естественных биоценозов под воздействием массовых видов насекомых нельзя рассматривать только в негативном плане. Трансформация отдельных биогеоценозов, теряющих устойчивость к насекомым на определенном этапе сукцессионных смен, часто приводит к увеличению видового разнообразия и тем самым поддерживает биоразнообразие более крупных природных систем и динамику лесного покрова данной территории в целом (Исаев и др., 1984).

Ведущим управляющим звеном в лесных биоценозах выступают популяции деревьев-эдификаторов. Фитофаги по отношению к растениям выполняют лишь нормирующие функции, будучи фактором стабилизирующего естественного отбора. Поэтому поддерживать устойчивое существование лесов необходимо с помощью разумных хозяйственных мероприятий, вписывающихся в ход естественных сукцессионных процессов и ритмику природных циклов (Демаков, 2000). Задача человека – управлять популяциями насекомых, уменьшая наносимый ущерб до определенного экологически и экономически приемлемого уровня.

5.4.1. Основные группы насекомых-фитофагов

Насекомые-фитофаги повреждают корневую систему растений, их крону, камбиальные ткани, кору, древесину и генеративные органы.

Вредители плодов и семян. Эта группа насекомых наносит большой ущерб лесному хозяйству, резко снижая, а порой и уничтожая весь урожай семян и плодов. Повреждения, наносимые ими, разнообразны. Характер повреждений зависит от того, чем нанесено повреждение: ротовыми частями, конечностями или яйцекладом. Встречаются следующие типы повреждений: ямки, проколы, различные по форме или величине отверстия, деформация и ходы внутри плодов и семян. В соответствии с Академическим справочником «Вредители леса» (т. 1–2, 1955) в СССР на почках, цветках, плодах и семенах лесных пород зарегистрировано питание 409 видов насекомых, из них 290 видов – непосредственно на репродуктивных органах и 119 – на почках (Прибылова, 1991).

В шишках современных хвойных обитает и, следовательно, способно наносить реальный ущерб семенам около 100 видов растительноядных насекомых из отрядов чешуекрылых, двукрылых, перепончатокрылых и жесткокрылых (Стадницкий и др., 1978). Плотность популяции насекомых, потребляющих плоды, шишки и семена, связана с периодичностью плодоношения и в урожайные годы существенно увеличивается.

Из насекомых, питающихся на почках и растущих верхушечных побегах, или внутри них, наиболее опасны смолевки и побеговьюны. Повреждение

* Естественными лесами считаются все леса, которые не были посажены, вне зависимости от иных антропогенных воздействий.

молодых деревьев насекомыми обычно приводит к искривлению, деформированию стволов, при этом снижается эстетическая ценность и качество древесины.

Хвое- и листогрызущие насекомые. Насекомые-филлофаги ведут открытый образ жизни и в большей степени подвержены влиянию биотических и абиотических факторов. Филлофаги относятся к числу наиболее важных с экономической точки зрения вредителей леса. Повреждения наносят чаще всего личинки чешуекрылых (совок, листоверток, пядениц, коконопрядов) и перепончатокрылых (пилильщиков). За исключением сосущих насекомых (равнокрылые и клопы) питание филлофагов приводит к уничтожению фотосинтезирующей ткани деревьев и ослаблению образования углеводов. Следствие объедания крон при массовом размножении хвое- и листогрызущих насекомых – существенное снижение прироста и усыхание деревьев. При дополнительном воздействии других неблагоприятных факторов массово отмирают деревья, причем для хвойных видов деревьев достаточно однократной сильной дефолиации, а для лиственных – повреждения крон в течение 2–3 сезонов.

Насекомые, повреждающие ствол. Широко распространенная и хозяйственно значимая группа насекомых в лесах – ксилофаги. Они повреждают ткани флоэмы и ксилемы стволов, ветвей и корней деревьев. Насекомые-ксилофаги, обитающие в древесине и под корой, более тесно связаны с деревом, ибо их развитие в первую очередь зависит от наличия благоприятных кормовых объектов. В сбалансированной лесной экосистеме ксилофаги регулируют плотность популяций видов деревьев, участвуют во многих цепях питания и в общем круговороте веществ и энергии (Рафес, 1968). Усиление негативного антропогенного воздействия на леса создает благоприятные условия для их размножения и увеличения ущерба. Насекомые-ксилофаги часто рассматриваются как биоиндикаторы состояния природной среды и могут быть использованы в системе лесоэкологического мониторинга (Исаев, Рожков, Киселев, 1988).

Одним из главных для лесного хозяйства биоэкологических качеств ксилофагов является активность, выражающаяся в способности каждого вида заселять либо здоровые и незначительно ослабленные деревья; либо только сильно ослабленные деревья, свежий валеж; либо только мертвые деревья (Ильинский, 1958; Исаев, Гирс, 1975). Биоценотическая роль насекомых-ксилофагов неодинакова в различных лесорастительных условиях и зависит от степени ослабленности (уровня жизненности) кормовых растений и параметров внешней среды. Их влияние на динамику биогеоценозов может быть сведено к трем основным случаям: 1) ксилофаги могут ускорять лесные сукцессии, 2) углублять флуктуации до уровня сукцессий и 3) вызывать сукцессии (Линдеман, 1993). В первом случае они ускоряют отмирание деревьев в лесах, необратимо ослабленных быстрым (пожаром, сильной дефолиацией, буреломом, засухой) или постепенным (изменением уровня грунтовых вод, болезнями, промышленными выбросами) вредным воздействием. Во втором случае ксилофаги заселяют деревья, обратимо ослабленные однократно или хронически действующим фактором, например, поврежденные хвое- и листогрызущими насекомыми. В третьем случае ксилофаги успешно заселяют здоровые деревья и сами вызывают разрушение древостоя.

Среди ксилофагов наиболее опасны виды, вызывающие предварительное ослабление деревьев при дополнительном питании взрослых насекомых и вступающие в симбиоз с возбудителями болезней древесных пород (грибами или нематодами). Например, жуки черного пихтового усача (*Monochamus urussovi* Fisch.) успешно заселяют деревья с уже частично поврежденными при дополнительном питании ветвями и усиливают отмирание дерева заносом грибной инфекции. Наиболее полно изучен симбиоз гриба *Ceratocystis ulmi* Buism. и ильмовых заболонников – возбудителя и переносчиков трахеомикоза ильмовых или голландской болезни. Максимально благоприятные условия для размножения высокоагрессивных ксилофагов складываются в искусственных насаждениях, которые создаются вне природных лесных биотопов (Линдеман, 1993).

По глубине проникновения личинок насекомых в древесину выделяются три группы видов: 1) вызывающие поверхностную червоточину; 2) обитающие в заболони; 3) пронизывающие ходами заболонь и ядро.

Насекомые, повреждающие корни деревьев. К этой группе относятся проволочники, личинки хрущей, короеды, усачи и златки, корневые долгоносики, совки, муравьи-древоточцы, корневые тли и личинки корневых мух. В питомниках и молодых лесных культурах эти вредители гораздо опаснее, чем в насаждениях среднего и старшего возраста, поскольку молодые растения имеют мелкие и нежные корни. Проблема усугубляется тем, что в процессе подготовки площади и обработки почвы в питомниках с участка удаляется вся остальная растительность и насекомые, лишившись большей части корма, вынуждены питаться корнями саженцев и семянцев.

5.4.2. Насекомые как потребители фитомассы

Наиболее яркий пример зоогенных сукцессий – массовые усыхания еловых лесов, поврежденных короедом-типографом. По мнению А.Д. Маслова (2001), при благоприятной погодной обстановке на максимальной фазе развития очагов короеда-типографа площадь погибших древостоев ели в возрасте от 50–60 лет и старше может составлять от 30 до 90%. Усыхание ели в таких случаях регистрируется не только в чистых насаждениях или в насаждениях с ее преобладанием, но и в смешанных насаждениях, и составляет 30–90% (по числу деревьев ели). Зоной периодических пандемических размножений короеда является зона хвойно-широколиственных лесов и приграничные районы подзоны южной тайги.

Насекомые активно вмешиваются в процессы конкуренции растений в фитоценозах, угнетая одни виды и давая преимущество другим. В этой конкуренции активное участие принимают насекомые-корнегрызы, особенно опасные для молодых растений при естественном возобновлении и в лесных культурах. Известны примеры, когда личинки майского хруща при высокой численности настолько сильно повреждали корневые системы сосны, что полностью исключали ее возобновление. В конечном итоге вместо хвойных лесов вырастают лиственные насаждения, в меньшей степени повреждаемые хрущами (Мирзоян, Мамаев, 1989).

Некоторые насекомые в процессе питания переносят опасных возбудителей вирусных, бактериальных и грибных болезней растений. Особенно опасны возбудители болезней, вызывающие гибель деревьев на больших

площадах (эпифитотии), что изменяет состав растительности. Так, ильмовые заболонники при дополнительном питании в кронах деревьев вносят в проводящую систему возбудителей голландской болезни. Массовое усыхание ильмовых насаждений за несколько десятков лет охватило всю Европу (Линдеман, 1993), происходит оно и в настоящее время. Симбиоз заболонников с патогенными грибами, живущими в сосудах и трахеидах, ведет к максимальной агрессивности симбиотического комплекса, который приобретает возможность поражать здоровые деревья. Особенно сильно страдают от трахеомикоза берест и вяз обыкновенный.

Насекомые распространяют также сосудистый микоз дуба. Заражение происходит при дополнительном питании дубового заболонника, когда жуки делают поверхностные погрызы в местах ответвления побегов текущего года. Споры гриба переносят желто-пятнистый усач и листогрызущие насекомые (непарный шелкопряд, златогузка) (Воронцов, 1978). Растения при этом не остаются пассивными, а вырабатывают защитные и компенсаторные приспособления. Особый интерес представляют данные о компенсационных реакциях при повреждении насаждений сложного состава. Объедание деревьев доминирующего вида (главной породы) ее специализированными вредителями улучшает условия роста для видов деревьев субдоминантов и ассектаторов, прирост которых интенсифицируется (Воронцов, 1978).

Сложные взаимоотношения описаны между насекомыми, которые являются вредителями генеративных органов и популяциями повреждаемых растений (Мирзоян, Мамаев, 1989). В результате сопряженной эволюции с насекомыми-карпофагами у растений усилилась роль вегетативного размножения. Интенсивность вегетативного размножения выше у растений, семена которых в сильной степени повреждаются насекомыми.

Защитные механизмы лесных деревьев разделяются на два основных типа в соответствии с тем, включаются они до или после нападения насекомых (Берриман, 1990). Первая стратегия защиты (статическая) основана на действии физических или химических барьеров, которые ухудшают питание, переваривание или усвоение пищи насекомыми. Например, большинство видов хвойных деревьев имеют смоляные ходы, пузыри и полости, содержимое которых выделяется в зоны поранения. Эти смолистые вещества содержат терпены, фенолы, танины и другие соединения, оказывающие либо токсическое и ингибирующее действие, либо нарушающие пищеварительные процессы у насекомых.

Вторая стратегия защиты (индуцированная динамическая) состоит в том, что защитные механизмы, вызывающие отравление, отпугивание или нарушение процесса размножения и развития насекомого, возникают уже после его нападения.

Вредители с их короткими сроками развития поколений, высоким потенциалом размножения и генетической изменчивости способны вырабатывать наступательные стратегии гораздо быстрее, чем деревья новые оборонительные механизмы. Статические механизмы защиты, по-видимому, более эффективно действуют против насекомых полифагов и менее эффективны против специализированных видов, приспособленных к питанию данным растением. У фитофагов выработка контр наступательных адаптаций против динамических механизмов самозащиты растений менее вероятна, так как в естественных лесонасаждениях всегда есть ослабленные деревья, не

способные активно реагировать на вторжение вредителей (Берриман, 1990). Динамическая реакция растений на дефолиацию намного менее интенсивна, чем на вторжение стволовых вредителей.

Антибиоз деревьев (неблагоприятное воздействие на развитие насекомых-вредителей) последовательно нарастает при повреждении листьев – хвои – побегов – ветвей и ствола, исходя из опасности, которую представляет для дерева повреждение этих органов (Линдеман, 1993). Уничтожение насекомыми хвои и листвы деревьев приводит к ряду последовательных изменений в жизни лесного биогеоценоза. Направление изменений и их конечный результат до конца еще не изучены (Воронцов, 1978). Наиболее исследовано влияние дефолиации на прирост и состояние древостоя.

5.4.3. Насекомые-филлофаги как фактор сукцессий в дубравах лесостепи

В широколиственных лесах лесостепи Европейской России воздействия насекомых чрезвычайно разнообразны по продолжительности и по охвату территории. Во время вспышек массового размножения насекомые вызывают изменения на всех уровнях: популяционном, подсистем биоценоза, биоценоза в целом, биоценотического комплекса. Благоприятные для насекомых и субоптимальные для древесных пород климатические условия, а также антропогенное изменение лесов способствуют совместному размножению ряда видов насекомых, образованию комплексных и хронических очагов, практически ежегодной дефолиации насаждений (Знаменский, Лямцев, 1990). При этом в разные годы и в разных насаждениях могут доминировать непарный шелкопряд (*Lymantria dispar* L.), зеленая дубовая листовертка (*Tortrix viridana* L.), златогузка (*Euproctis chrysorrhoea* L.), желтоусая пяденица (*Apocheima hispidaria* Schiff.), боярышниковая листовертка (*Archips crataegana* Hbn.).

Наиболее часто и на больших площадях очаги листогрызущих насекомых возникают в ослабленных, утративших биологическую устойчивость дубравах. Характерная особенность таких дубрав – неблагоприятные для роста дуба почвенно-климатические условия, существенное сокращение породного и структурного разнообразия, многократное порослевое возобновление деревьев. В насаждениях практически полностью преобладает ранняя форма дуба, которая в целом лучше адаптирована к условиям среды, чем поздняя, однако сильнее повреждается насекомыми.

Сильная степень повреждения крон дуба в течение двух–трех сезонов подряд является критической для его выживания. Снижение прироста в таком случае в дальнейшем не компенсируется. Это обусловлено как ослабленным состоянием деревьев, так и практически ежегодным воздействием неблагоприятных для роста насаждений факторов. Так, в Саратовской области ежегодные потери прироста стволовой древесины дуба от дефолиации составляют в среднем 20% (Лямцев, 1995, 1998).

Очаги размножения некоторых насекомых охватывают большие территории, повреждается не только дуб, но и сопутствующие виды лиственных деревьев. Ослабление насаждений увеличивает интенсивность и продолжительность вспышек массового размножения насекомых. Динамика числен-

ности непарного шелкопряда приобретает черты перманентных, а зеленой дубовой листовертки – фиксированных (хронические очаги) вспышек. Происходит массовое ослабление и усыхание дуба. В результате изменяется породная и пространственная структура насаждений. По данным учетов на пробных площадях в Саратовской области после двух вспышек массового размножения листогрызущих насекомых доля дуба в составе насаждений снизилась на 10–20%.

После вспышки массового размножения и усыхания дуба в насаждениях Теллермановского лесхоза Воронежской области его участие в составе древостоя снизилось на 2–5% при умеренном и на 15–16% при высоком отпаде (Состояние дубрав лесостепи, 1989). Одновременно возросло участие ясеня, клена остролистного и липы. После отмирания дуба происходит быстрое заполнение в пологе освободившегося пространства в первом ярусе спутниками дуба или разрастанием оставшихся живых деревьев и более энергичное формирование второго яруса. В благоприятных условиях произрастания (на хорошо увлажненных и богатых почвах) формируются смешанные по составу древостои и усиливается мозаично-ярусная организация леса: в результате увеличивается биоразнообразие и устойчивость насаждений. Насаждения с господством дуба трансформируются в полидоминантные и разновозрастные широколиственные леса (Состояние дубрав лесостепи, 1989). Уменьшение участия дуба в составе таких древостоев не ведет к деградации насаждений, а лишь уменьшает их ценность с хозяйственной точки зрения. В более жестких условиях роста (солонцовая и солонцеватая типы дубрав) в результате усыхания дуба образуются редины, так как другие деревья из-за неблагоприятных почвенных условий не возобновляются.

Восстановление устойчивости дубовых лесов, в том числе и их резистентности к насекомым-фитофагам, требует изменения системы ведения лесного хозяйства, в частности, необходима реализация комплекса мер по усилению биологического разнообразия лесов лесостепи. Важная задача – увеличение площадей семенных (высокоствольных) дубрав, усиление порослевой способности низкоствольных насаждений, формирование сложной структуры насаждений (Дубравы России, 2000). Ограничением пастбищ скота и сенокосения можно сравнительно быстро восстановить подлесок и травяной покров. В таких лесах выше численность естественных врагов вредителей и меньше повреждение дуба листогрызущими насекомыми (Лямцев, 1998).

5.4.4. Устойчивость разных видов деревьев к повреждению насекомыми

Устойчивость насаждений к повреждению зависит от их породного состава, а также от интенсивности и продолжительности дефолиации. Обобщение литературных данных и анализ этого вопроса проведены А.И. Воронцовым (1978). Разные виды деревьев обладают разной устойчивостью к уничтожению ассимиляционного аппарата. Как общее правило, покрытосеменные легче переносят сплошное объедание, чем голосеменные. Здоровые деревья обычно обладают большим количеством листвы или хвои, чем это необходимо для поддержания жизнедеятельности. Неболь-

шое повреждение кроны хвоегрызущими насекомыми может вызвать даже некоторое усиление роста дерева, в то время как удаление всей хвои в любое время вегетационного цикла или в ранний период покоя вызывает гибель дерева.

Дуб черешчатый, как правило, не усыхает в результате однократного сплошного объедания. После вспышки массового размножения листогрызущих насекомых только слегка интенсифицируется естественный отпад и, таким образом, однократное сплошное объедание действует как рубки ухода малой интенсивности.

Литературные данные об устойчивости *сосны обыкновенной* к повреждению кроны хвоегрызущими насекомыми не дают однозначного представления о допустимых пределах степени повреждения ассимиляционного аппарата этого вида (Воронцов, 1978). В некоторых случаях сосна может переносить однократное повреждение без особых последствий. Насаждения сосны усыхают после двукратного объедания, особенно при наличии сухой погоды и высокой численности стволовых вредителей.

Сосна сибирская (кедр), независимо от возраста и условий произрастания, обычно гибнет на следующий год после полной утраты хвои, в то время, когда деревья заселяются стволовыми вредителями.

Ель европейская и сибирская сильнее, чем сосна реагируют на потерю хвои, скорее подвергаются нападению короедов и усыхают. Ель европейская обычно начинает заселяться короедом-типографом и усачами в первый же год после сплошной дефолиации и на второй год после двукратной потери хвои на 50%.

Пихта сибирская биологически похожа на ель и тоже сильно реагирует на дефолиацию. После двукратной полной потери хвои пихта сибирская усыхает без участия стволовых вредителей.

Из всех видов хвойных деревьев *лиственница сибирская* наиболее устойчива к повреждению хвоегрызущими насекомыми. При этом для лиственницы неблагоприятны повреждения в конце вегетационного периода, а также в районах засушливых и с многолетними мерзлыми грунтами.

Жизнеспособность поврежденных насаждений зависит не только от степени потери хвои или листвы и состава древесных пород, но и от возраста, условий произрастания, состояния древостоя и численности стволовых вредителей. Например, хвойные насаждения в возрасте 100–150 лет, ослабленные грибными болезнями, потерявшие более 75% хвои, подвергаются нападению стволовых вредителей и быстро усыхают.

5.4.5. Определение размера усыхания (отпада) деревьев в поврежденном насаждении

Насекомые оказывают сложное воздействие на растения, которыми питаются. Реакция многолетних растений на уничтожение листвы характеризуется пороговыми эффектами, запаздыванием и кумулятивными эффектами (Голубев, 1992). Пороговый эффект определяется тем, что пока плотность вредителя остается ниже определенного минимального уровня, дефолиация не вызывает гибели деревьев. Порог связан с наличием у растений способности к гомеостазу, а также с тем, что между отдельными листьями

**Усыхание насаждений дуба при повреждении крон
насекомыми разных фенологических групп**

Суммарная дефолиация, %	Доля усохших деревьев дуба при повреждении кроны насекомыми, %	
	весенней группы	летней группы
0	0	0
50	0	0
100	2	3
150	3	6
200	6	12
250	9	25
300	15	50
350	25	–
400	43	–

имеет место интенсивная конкуренция за ресурсы, которую вредитель может ослабить.

Эффект запаздывания определяется тем, что процент погибших деревьев продолжает возрастать после того, как повреждения кроны прекратились. Кумулятивный эффект заключается в том, что гибель деревьев зависит от суммарной степени дефолиации за ряд лет, а не только от ее величины в данном году.

Жизнеспособность насаждений зависит не только от степени дефолиации деревьев, но и от возраста, условий произрастания и состояния древостоя. Деревья усыхают, когда запас пластических веществ недостаточен для распускания хвои или листвы или когда их развитие приводит к полному истощению дерева и нарушению его жизнедеятельности.

Между запасом пластических веществ в древостое и долей усохших деревьев в насаждении установлена связь. Определены ее параметры и предложена модель для расчета относительного запаса пластических веществ в насаждениях, поврежденных листогрызущими насекомыми разных фенологических групп, в разной степени и повторности (Голубев, 1992). Полной потере запаса пластических веществ соответствует 50%-ная смертность деревьев в древостоях. В результате специальных исследований были получены оценки степени усыхания дубовых насаждений (Наставление..., 1988; Голубев, 1992) в зависимости от фенологической группы насекомых и суммарной (если дефолиация наблюдалась в течение нескольких лет) степени повреждения ассимиляционного аппарата (табл. 5.18).

Первая, весенняя фенологическая группа объединяет насекомых, повреждающих насаждения ранней весной (пяденицы-шелкопряды, зимняя пяденица, зеленая дубовая листовертка, сосновый шелкопряд). Вторая, летняя – включает насекомых, повреждающих деревья весной и в первую половину лета (непарный шелкопряд, кольчатый шелкопряд, дубовая хохлатка, сосновая совка, рыжий сосновый пилильщик). В третью группу входят насеко-

Таблица 5.19

Усыхание сосны в зависимости от величины дефолиации и возраста насаждений

Степень повреждения кроны, %	Доля усохших деревьев в насаждениях разного возраста (классы возраста насаждений, годы), %			
	0–20	21–40	41–80	>81
10	0	0	0	0
20	0	0	0	0
30	0	0	0	0
40	0	1	1	1
50	1	2	2	3
60	2	3	5	6
70	3	6	9	12
80	5	10	15	20
90	8	16	25	33
100	12	25	38	50

Таблица 5.20

Интенсивность усыхания ели в насаждениях в зависимости от степени их дефолиации

Степень повреждения кроны, %	Доля усохших деревьев, %	Степень повреждения кроны, %	Доля усохших деревьев, %
10	0	60	27
20	3	70	37
30	7	80	48
40	12	90	61
50	19	100	75

мые, объедающие насаждения во второй половине вегетационного периода (лунка серебристая, краснохвост, сосновая пяденица, обыкновенный сосновый пилильщик) или комбинированно, в конце лета и затем весной (златогузка). Если объедание комбинированное, к доле повреждения ассимиляционного аппарата осенью приплюсовывается величина его повреждения весной, а усыхание деревьев от повреждения насекомыми третьей фенологической группы определяется как для весенней фенологической группы (см. табл. 5.18). Если при повреждении крон дуба насекомыми летней фенологической группы в течение нескольких лет подряд суммарная дефолиация составит 300% (последствием чего является нулевой запас пластических веществ), то усохнет 50% деревьев (Голубев, 1992). Для верификации и уточнения приведенной модели необходимо продолжить накопление данных по размеру отпада (усыхания) деревьев дуба в насаждениях разных возрастов, полнот, типов леса, бонитетов и т.д., поврежденных в разной степени и в различные периоды вегетационного цикла.

Рассмотрим конкретные примеры по определению размера усыхания деревьев в насаждениях хвойных пород. По литературным данным (Воронцов,

1978; Голубев, 1992), гибель деревьев пропорциональна степени кумулятивного объедания, причем даже одногодичные перерывы не нарушают степени этой связи. Ель обыкновенная усыхает часто даже при 50%-ном повреждении кроны.

Известно, что хвоя сосны сохраняется на дереве в среднем 3 года, а у ели – 7 лет. Так как разные виды хвоегрызущих насекомых предпочитают разную по возрасту хвою – новую или старую, – необходимо лишь отличить хвою первого года от более старой. Таким образом, следует рассматривать значимость двух типов хвои – текущего года (новой) и всех прошлых лет (старой) хвои. Новая хвоя лишь постепенно приобретает полную фотосинтетическую способность. На стадии распускания почек хвоя еще не способна эффективно связывать CO_2 . С разворачиванием хвои быстро развивается её способность к интенсивному связыванию CO_2 . В дальнейшем фотосинтетическая способность хвои снижается после каждой пережитой зимы (Голубев, 1992). Последствия повреждения ассимиляционного аппарата хвойных деревьев также зависят от степени, кратности (числа сезонов) и времени уничтожения хвои. Если молодую хвою уничтожить в начале или в середине вегетационного периода, то результат её объедания будет иметь разные последствия для роста и выживания дерева. Реакция деревьев на повреждение старой и новой хвои также будет различной. Виды деревьев с многолетней хвоей наиболее устойчивы к весеннему повреждению, при котором неповрежденными остаются почки и молодые побеги, развивающиеся в этом же году. Восстановление хвои после летней и осенней дефолиации начинается у этих видов только в следующий после повреждения год.

Отмирание деревьев зависит также от возраста насаждений, в табл. 5.19 приведены оценки интенсивности усыхания сосны в очагах соснового шелкопряда, монашенки, сосновой пяденицы, обыкновенного соснового пилильщика в зависимости от средней степени повреждения кроны в насаждении, рассчитанные нами по модели А.В. Голубева (1992). Интенсивность усыхания деревьев ели в насаждении в зависимости от степени повреждения ассимиляционного аппарата отражена в табл. 5.20 (Голубев, 1992).

5.4.6. Оценка вредоносности насекомых по материалам статистической отчетности по защите леса

Под вредоносностью понимается степень отрицательного воздействия фитофагов на состояние древостоев, которая определяется по эколого-хозяйственной оценке последствий повреждения деревьев. Для оценки значимости хозяйственно опасных насекомых и болезней леса проанализированы данные статистической отчетности по защите леса и, прежде всего, материалы о распространении очагов вредных видов за период с 1977 по 2000 год (форма № 12-ЛХ, № 22-ЛХ). Очаги – это участки леса (лесных земель), которые характеризуются повышенной численностью или концентрацией патогенных организмов, угрожающих нанесением ущерба целевым функциям леса и требующим проведения лесопатологического надзора и (или) лесозащитных мероприятий (Положение о защите лесов от вредителей и болезней леса. Утверждено Рослесхозом 19.03.98 г.). К очагам хвое- и листогрызущих насекомых, как правило, относились насаждения с дефолиацией 15–100% .

**Показатели санитарного состояния лесов европейской России
и их динамика с 1977 по 2000 год**

Показатели	Площадь (10 ³ га) за период						
	1977–80	1981–85	1986–90	1991–95	1996–2000	1977–2000	средняя многолетняя
Очагов							
Всего	7700,6	6157,5	6338,6	6628,4	5537,5	32362,7	1348,4
Вредителей*	6953,6	5843,0	5983,4	4537,3	4719,2	28036,5	1168,2
Болезней**	747,0	314,4	355,3	2091,2	1964,5	5472,4	228,0
Погибших насаждений							
Всего	274,13	212,61	155,06	186,88	396,54	1225,22	51,05
От вредных насекомых	5,29	4,00	25,27	18,58	11,93	65,07	2,71
От болезней	10,40	5,25	5,99	5,93	17,25	44,82	1,87
От вредных насекомых и болезней, 10 ³ га/%	$\frac{15,69}{5,72}$	$\frac{9,25}{4,35}$	$\frac{31,26}{20,16}$	$\frac{24,50}{13,11}$	$\frac{29,19}{7,36}$	$\frac{109,89}{8,97}$	$\frac{4,58}{8,97}$
* Вредные насекомые и грызуны.							
** Болезни леса – это патологические процессы, возникающие и развивающиеся под влиянием патогенов – возбудителей инфекционных болезней (грибов, бактерий, вирусов, нематод, высших цветковых растений и др.), наносящие ущерб целевым функциям леса и лесной продукции (Положение о защите лесов от вредителей и болезней леса, 1998 г.).							

В Европейской России ежегодно регистрируемая площадь очагов вредителей и болезней составляет в среднем 1348,4 тыс. гектаров (табл. 5.21). За последние 20 лет интенсивно (в шесть раз) увеличилась площадь очагов болезней. В последние 5 лет она ежегодно почти в два раза превышала среднюю многолетнюю площадь очагов (228,0 тыс. гектаров). Ежегодная площадь насаждений, погибших от вредителей и болезней, в среднем составляет 4,58 тыс. гектаров или 8,97% общей площади погибших лесов. При этом за последние 20 лет она увеличилась почти в три раза, а общая площадь погибших лесов – в два раза. Такая динамика санитарного состояния лесов свидетельствует о росте ущерба от вредителей и болезней, а также о существенном ухудшении состояния насаждений в 1996–2000 годах, которое, вероятно, продолжится и в последующее пятилетие. Вывод основан на том, что изменение площадей очагов – колебательный процесс, а имеющиеся данные кроме колебаний показывают устойчивый рост очагов.

Зоной постоянных вспышек массового размножения лесных насекомых и их максимальной вредоносности в Европейской России являются степная, лесостепная и южная части зоны хвойно-широколиственных лесов (Ильинский, 1961; Лямцев, Исаев, Зукерт, 2000). Повышенная численность вредителей обусловлена засушливым климатом и ослабленным состоянием насаждений, их низкой биологической устойчивостью. В таких условиях популяции вредителей находятся в постоянной готовности к массовому размножению. Для реализации вспышки массового размножения большинству видов вредителей достаточно теплой и засушливой погоды в течение одного–двух сезонов.

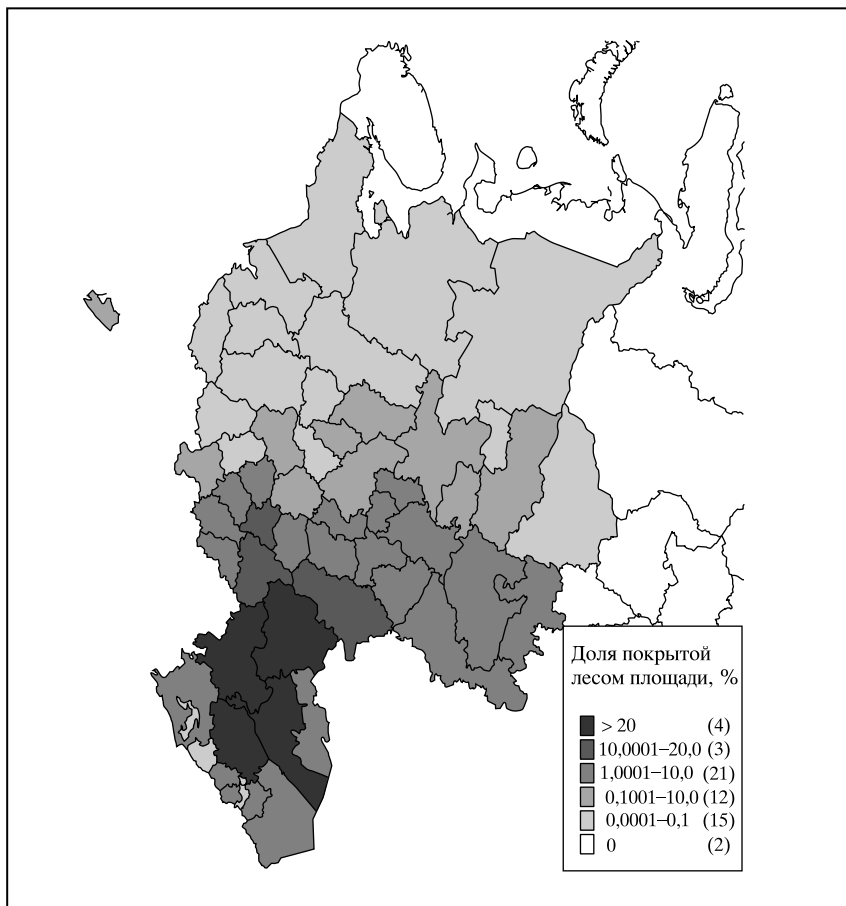


Рис. 5.21. Карта-схема распространности очагов вредных насекомых в административных территориях Европейской России. Результаты классификации территорий в зависимости от относительной величины очагов, выраженной в процентах покрытой лесом площади. В легенде в скобках приведено число регионов в каждом из выделенных классов

Для характеристики вредоносности насекомых использовали следующие показатели: вероятность возникновения очагов и отношение площади очагов к покрытой лесом площади. Вероятность возникновения очагов (относительная продолжительность существования очагов) в пределах административных территорий определяется как отношение числа лет с очагами к общему числу лет наблюдений и варьирует в зависимости от экологических условий от 0 до 100%. Эти значения характеризуют угрозу возникновения очагов в каждом регионе. В пределах России есть территории с минимальной (один раз в 50–100 лет) и максимальной (ежегодной) встречаемостью очагов наиболее распространенных вредителей (рис. 5.21).

На основе статистической отчетности по площадям очагов за период с 1977 по 2000 год для всех областей, краев и республик России рассчитаны вероятности возникновения очагов 10 видов наиболее опасных хвое- и листогрызущих насекомых. Используя оценки вероятности возникновения очагов

Динамика очагов экологических групп вредных насекомых в Европейской России по пятилетиям с 1977 по 2000 год

Экологические группы насекомых	Площадь очагов за период, 10 ³ га						
	1977–80	1981–85	1986–90	1991–95	1996–2000	1977–2000	средняя многолетняя
Хвоегрызущие	486,9	705,4	650,4	572,3	701,6	3116,7	129,9
Листогрызущие	5134,3	4463,3	4788,6	3436,0	2457,9	20280,1	845,0
Стволовые	456,6	18,3	64,1	121,8	119,8	780,6	32,5
Хрущи	736,9	517,4	272,3	309,7	231,3	2067,6	86,2
Прочие вредители	138,8	138,6	208,0	97,6	71,4	654,4	27,3

по регионам, созданы карты-схемы распространения и встречаемости очагов. Для непарного шелкопряда в Европейской России выделены территории незначительного, периодического и постоянного вреда, относительная продолжительность существования очагов в которых составляет, соответственно, 1–30%, 31–70%, 71–100% (Лямцев, Исаев, Зукерт, 2000). Вспышки массового размножения и очаги на больших площадях, как правило, наблюдаются в этих зонах, соответственно, один раз в 40–45 лет и реже, раз в 20–25 лет и со средней периодичностью в 11 лет. В промежутках между интенсивными вспышками в зонах незначительного и периодического вреда отмечаются локальные очаги.

Другим информативным показателем для классификации территории Европейской России по степени вредоносности насекомых является относительная площадь их очагов. Она определялась по материалам статистической отчетности по защите леса как отношение суммы площадей очагов хвоегрызущих, листогрызущих, стволовых, хрущей и прочих вредителей к покрытой лесом площади. Данные по покрытой лесом площади взяты из справочника (Лесной фонд России..., 1999). Площадь очагов по каждой перечисленной группе насекомых представлена средней оценкой за период, когда очаги действовали в пределах административных территорий.

Распространение очагов незначительно (они составляют 0,0003–0,1% покрытой лесом площади) в республиках Коми, Карелия, Карачаево-Черкесской; Мурманской, Вологодской, Архангельской, Владимирской, Смоленской, Ленинградской, Новгородской, Ярославской, Тверской, Псковской, Калужской, Свердловской областях.

Очаги занимают 0,1–0,9% покрытой лесом площади в республиках Адыгея, Удмуртия, Ингушетия; Кировской, Костромской, Московской, Брянской, Ивановской, Нижегородской, Калининградской, Пермской, Рязанской областях.

Доля очагов составляет от 1 до 9,9% покрытой лесом площади в республиках Мордовия, Башкортостан, Дагестан, Марий Эл, Татарстан, Чувашия, Чеченской, Северной Осетии, Кабардино-Балкарии; Орловской, Тульской, Курской, Челябинской, Астраханской, Тамбовской, Самарской, Пензенской, Ульяновской, Оренбургской, Белгородской областях; Краснодарском крае.

**Встречаемость и распространение очагов хвое- и листогрызущих насекомых
в Европейской России по данным за 1977–2000 годы**

Вид насекомого	Ежегодная площадь очагов, 10 ³ га			Ежегодное число регионов с очагами, шт.		
	Min	Max	средняя много- летняя	Min	Max	макси- мально возможное
Непарный шелкопряд	10,42	2063,72	408,4	14	27	38
Зеленая дубовая листовертка	79,34	1103,28	327,5	9	31	40
Златогузка	0,8	412,2	50,6	3	15	23
Сибирский шелкопряд	0	0,89	0,2	0	2	4
Сосновый шелкопряд	1,30	30,18	8,7	2	6	12
Шелкопряд-монашенка	0,61	66,29	20,1	2	9	16
Сосновая пяденица	0,73	40,22	13,8	3	11	21
Сосновая совка	0,23	30,97	3,7	1	4	16
Рыжий сосновый пилильщик	0,96	113,50	40,2	3	19	31
Обыкновенный сосновый пилильщик	0,04	42,26	22,3	1	10	23

Доля очагов от 10 до 25% покрытой лесом площади – в Саратовской, Воронежской, Липецкой областях.

Наибольшее распространение очагов (26–35% покрытой лесом площади) отмечено в Калмыкии, Ставропольском крае, Волгоградской, Ростовской областях. Распределение административных территорий по относительной величине очагов насекомых-вредителей иллюстрирует рис. 5.21.

Для более детальной оценки лесопатологической ситуации необходима дифференциация площади очагов по экологическим группам (табл. 5.22) и видам вредных организмов. В Европейской России ежегодная площадь очагов в среднем составляет: листогрызущих насекомых – 59%, хвоегрызущих – 14%, хрущей – 6%, стволовых – 2%, прочих вредителей – 2%, болезней – 17%. В последнее десятилетие выросли площади очагов стволовых вредителей и, особенно, хвоегрызущих насекомых.

В табл. 5.23 для наиболее опасных видов насекомых приведены средние многолетние, минимальные и максимальные ежегодные площади очагов, число регионов с очагами. Данные характеризуют встречаемость очагов в пространстве, т.е. ежегодную среднюю долю регионов с очагами вредителя. Такая информация дает представление о распространении и значимости конкретных вредителей леса. Показатель «максимально возможное число регионов с очагами» характеризует зону вспышек массового размножения, которая объединяет территории, где очаги наблюдались хотя бы раз за весь период. Используя данные табл. 5.23, можно расположить вредителей по мере снижения площади очагов в Европейской России в следующем порядке: непарный шелкопряд (*Lymantria dispar* L.), зеленая дубовая листовертка (*Tortrix viridana* L.), златогузка (*Euproctis chysorrhoea* L.), рыжий сосновый пилильщик (*Neodiprion sertifer* Geoffr.), обыкновенный сосновый пилильщик

(*Diprion pini* L.), шелкопряд-монашенка (*Lymantria monacha* L.), сосновая пяденица (*Bupalus piniarius* L.), сосновый шелкопряд (*Dendrolimus pini* L.), сосновая совка (*Panolis flammea* Schiff.), сибирский шелкопряд (*Dendrolimus sibiricus* Tschtv.).

5.4.7. Влияние антропогенных факторов на вредоносность насекомых

Устойчивость лесных экосистем к насекомым-вредителям значительно ослабляется в связи с деятельностью человека. Бессистемные рубки, лесные пожары, воздействие промышленных выбросов, повышение рекреационной нагрузки и другие факторы снижают устойчивость биоценозов и способствуют массовому размножению насекомых. Искусственные лесные биоценозы, создаваемые на месте вырубленных естественных лесов, обладают значительно меньшей устойчивостью (Воронцов, 1978). Это особенно характерно для лесных культур, созданных на больших площадях, в малопригодных для их роста почвенных и климатических условиях, включая места, вышедшие из сельскохозяйственного пользования. Обычно, это монокультуры.

Чистые насаждения – иногда единственный способ лесовосстановления в экстремальных экологических условиях. В таких местообитаниях они обладают определенной устойчивостью вследствие срастания корневых систем и известной густоты стояния. Однако очень часто создание больших массивов монокультур было обусловлено несовершенством лесокультурных технологий и ориентацией на ресурсную, а не экологическую составляющую, что непригодно в этих условиях.

В чистых насаждениях, состоящих из деревьев одного вида, в силу однородности подпологовой среды доминируют отдельные виды дендрофильных насекомых. Еловые культуры гибнут после повреждения шелкопрядом-монашенкой и идущими следом короедами. Молодые сосновые культуры после смыкания крон повреждаются подкорным сосновым клопом, хронические очаги которого образуются в изреженных, хорошо освещенных и прогреваемых участках леса на бедных песчаных почвах в условиях недостаточного увлажнения. Затем в сосновых культурах образуются очаги массовых видов хвоегрызущих насекомых: сосновых пилильщиков, сосновой совки, сосновой пяденицы, соснового шелкопряда, шелкопряда-монашенки. По мере увеличения площадей относительно одновозрастных чистых сосновых культур создается все больше условий для развития крупных вспышек массового размножения хвоегрызущих насекомых и расширения их очагов. Ряд исследователей (Воронцов, 1978; Гримальский, Энтин, Марченко и др., 1981) считают, что в чистых сосновых культурах численность насекомых значительно выше, чем в смешанных. Это объясняется тем, что в смешанных насаждениях более разнообразен состав энтомофагов и численность их выше.

Из лиственных пород наиболее сильно повреждается дуб черешчатый. В насаждениях с преобладанием дуба образуются очаги непарного шелкопряда, зеленой дубовой листовертки, златогузки, лунки серебристой, дубовой хохлатки, пядениц-шелкопрядов. Экспериментальные данные свиде-

тельствуют, что в чистых порослевых дубравах численность вредителей выше, чем в смешанных насаждениях, а массовые размножения приобретают перманентный характер или образуются хронические очаги (Знаменский, Лямцев, 1983, 1990). Создание искусственных биоценозов может сопровождаться увеличением численности видов насекомых, в природных лесах не дающих всплеск размножения (большой еловый лубоед, некоторые виды пилильщиков).

Таким образом, хозяйственная деятельность снижает биологическую устойчивость насаждений и усиливает вредоносность насекомых. При этом насекомые становятся фактором, существенно влияющим на состояние и структуру лесных биоценозов. Неудачно подобранные типы лесных культур приводят к массовому размножению вредителей и болезней леса и образованию очагов. Особенно часто это происходит в степной зоне, где рост деревьев затруднен в силу почвенно-климатических условий, которые в то же время благоприятны для многих видов насекомых.

Накопленный опыт при создании защитных лесных насаждений в степях показал, что в смешанных насаждениях дуба наилучшим сочетанием его с другими видами деревьев и кустарников является чередование чистыми рядами по древесно-теневому типу. На черноземных почвах наиболее устойчивыми оказались посадки, в которых три ряда дуба чередовались с кленом остролистным, а на каштановых почвах – с кленом татарским. Хорошо развитый подлесок снижает заселенность деревьев насекомыми и придает насаждению в целом большую устойчивость. Для каждого конкретного местообитания необходимо определить оптимальную густоту насаждений. Редкие и перегущенные культуры растут плохо и становятся жертвой вредных насекомых и болезней. При подборе древесных видов необходимо стремиться к созданию смешанных и сложных по структуре насаждений и вводить в них виды, наименее повреждаемые самыми распространенными в данном географическом районе насекомыми, менее повреждаемые фенологические формы.

Вопрос о преимуществах чистых и смешанных насаждений для лесного хозяйства не может решаться только с энтомологической точки зрения (Воронцов, 1978). Нужно в первую очередь иметь в виду соответствие древесных видов условиям произрастания.

* * *

Растительоядные насекомые составляют одно из звеньев передачи вещества и энергии в наземных биоценозах. В норме, потребляя излишки фитомассы здоровых деревьев (5–10% ежегодной продукции растений), насекомые ускоряют трансформацию энергии, чем способствуют поддержанию стабильности биоценозов. Структура и особенности функционирования биоценозов умеренного пояса благоприятны для реализации резкого подъема численности сравнительно небольшого числа видов фитотрофных насекомых, которые периодически становятся ведущим фактором сукцессии сообщества.

Растительоядные насекомые могут выходить из-под контроля биогеоценоза и в периоды их массового размножения решающим образом воздействовать на его состояние. Такие насекомые являются фактором гибели лесов на значительных площадях и относятся к категории вредителей леса.

Насекомые наносят хозяйственный ущерб многими путями от снижения прироста деревьев, ухудшения качества и сортности древесины, снижения урожая семян и до полной гибели деревьев. Они ухудшают эстетические достоинства лесонасаждений, усиливают пожароопасность.

Классификация насекомых на вредные и полезные виды основана, в основном, на экономических соображениях. С экологических позиций вспышки массового размножения насекомых следует рассматривать как естественное явление, которое программируется всей биотической компонентой и возникает на определенной стадии развития биоценозов. Насаждения становятся объектом нападения насекомых в результате ослабления деревьев, что влечет за собой утрату их защитных механизмов. Важным фактором ослабления является антропогенное воздействие. Это воздействие невозможно существенно снизить, поэтому необходимо поддерживать устойчивое существование таких экосистем. Необходимо проводить хозяйственные мероприятия, вписывающихся в ход естественных сукцессионных процессов, с целью управления численностью насекомых вредителей леса. Это позволит снизить наносимый насекомыми ущерб до определенного экологически и экономически приемлемого уровня.

5.5. Лесные почвы: биотические и антропогенные факторы формирования

Неотъемлемым свойством живого является способность и неизбежность преобразования, изменения среды своего обитания. Средообразующая функция живых организмов, наиболее ярко выражающаяся в образовании почвы, была выявлена значительно раньше возникновения экологии (биогеоценологии) и почвоведения как самостоятельных наук (Смагин, 1996). Однако долгое время наиболее существенные проявления этой функции живого рассматривались как инородный фактор по отношению к почве, как нарушения, искажающие «нормальную» картину.

В последние десятилетия представления о роли природных нарушений в жизни экосистем (биогеоценозов) существенно изменились (Kuuluvainen, 1994; Смирнова, 1998; White et al., 1999, 2001; Vera, 2000 и др.). Популяционная жизнь растений и животных рассматривается как важнейший фактор формирования состава и структуры экосистем, а средообразующая деятельность популяций в системе пространства и времени – как основной механизм обеспечения устойчивости биогеоценологического покрова при его спонтанном развитии.

В данном разделе рассмотрены биотические и антропогенные факторы формирования почвенного покрова лесных территорий, критерии сукцессионного и климаксного состояния лесных почв, разобран механизм восстановительной сукцессии почвенного покрова в ходе спонтанного развития лесного сообщества.

5.5.1. Биотические факторы формирования почвенного покрова лесных территорий

В отношении лесных почв наиболее существенными функциями биоты являются:

- продуцирование биомассы, в лесных сообществах осуществляющееся, в основном, растительностью (фитостратой);
- разложение и гумификация органического вещества, наиболее активно происходящие в верхнем, пограничном с дневной поверхностью слое почвы (мезострате);
- педотурбации, потенциально охватывающие все горизонты почвенного профиля – педостраты (Карпачевский, 1995). Ниже основное внимание уделено роли деятельности биоты в мезо- и педострате для формирования структуры лесных почв.

Роль животных в разложении и гумификации органического вещества и в формировании структуры почвенных агрегатов

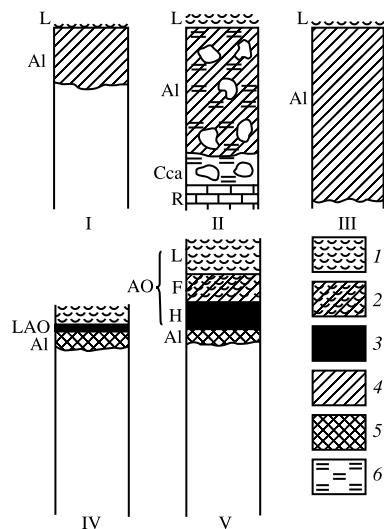
Значение животных для почвообразования многообразно, при этом наибольшую роль играет их деятельность, связанная, во-первых, с процессами разложения, минерализации и гумификации органического вещества и, во-вторых, с механическим воздействием на почвенный покров (Абатуров, 1976). При этом для многих животных эти виды деятельности неразрывно связаны друг с другом.

В 1837 г. в докладе «Об образовании растительного слоя», сделанном на заседании Лондонского геологического общества, Ч. Дарвин впервые высказал мысль о создании гумуса дождевыми червями. Позже, в 1881 г., он изложил результаты своих многолетних наблюдений и опытов. Он нашел, что дождевые черви ускоряют разложение растительных остатков, и предположил, что они, пропуская через кишечник, перерабатывают их не только механически, но и химически и создают гумусовые вещества. Установив копрогенный характер луговых и лесных почв Англии, Ч. Дарвин пришел к выводу, что весь поверхностный слой почвы за много лет не раз прошел через кишечник дождевых червей.

Переработка растительного органического вещества производится преимущественно растительноядными животными, питающимися как живыми частями растений (зеленояды), так и мертвыми (сапрофаги). В лесных сообществах сапрофаги по своей массе значительно преобладают над зеленоядными животными, составляя 80–99% всей зоомассы (Чернов, 1975). Общая почвенная зоомасса в сообществах лесной зоны достигает 1500–2000 кг на 1 гектар, при этом основную долю ее обычно составляют дождевые черви (Абатуров, 1976).

Проблеме участия животных в процессах разложения, минерализации и гумификации органического вещества посвящена обширная литература (Гиляров, 1967, 1968; Курчева, 1971; Злотин, Ходашова, 1974; Стриганова, 1983 и др.). Трофическая деятельность животных приводит к механическому разрушению и измельчению органического вещества, к биохимическим превращениям его в организме животного, к обогащению органических остатков микроорганизмами. На основе анализа обширного фактического ма-

Рис. 5.22. Морфология типов гумуса аэрированных лесных почв: 1 – слаборазложившаяся подстилка, 2 – полуразложившаяся подстилка, 3 – темный органический горизонт без видимой структуры, 4 – смешанный горизонт со стабильными органо-минеральными агрегатами, 5 – смешанный горизонт без стабильных органо-минеральных агрегатов, 6 – подвижные карбонаты кальция. Тип гумуса: I – кислый мюллер; II – карбонатный мюллер; III – андиковый (темноцветный) мюллер; IV – модер; V – мор (по Дюшофуру, 1998)



териала Г.Ф. Курчевой (1971) была показана четкая корреляция между запасом гумуса в почвах различных типов и общей численностью населяющих их крупных почвенных беспозвоночных.

Связь характера гумусонакопления и особенностей деятельности почвенной фауны наиболее ярко отражена в учении о лесных подстилках, или лесном гумусе. Впервые эту связь описал датский лесовод П. Мюллер в своей классификации лесных подстилок, опубликованной в 1887 г. На основании изучения буковых, дубовых и еловых лесов Дании он предложил выделять два типа перегной (гумуса) лесных почв: грубый перегной, или мор (moog, Rohhumus), и мягкий перегной, или мулль (mull).

Мор, или грубый гумус, содержит большое число неразложившихся растительных остатков и мало экскрементов беспозвоночных. Он образуется преимущественно на почвах, бедных почвенной фауной и элементами питания, при наличии трудноразлагаемого органического материала, бедного основаниями. Преобладает грибной тип разложения. В составе почвенной фауны доминируют мелкие артроподы (клещи, ногохвостки).

Мулль, или мягкий гумус, имеет зернистую структуру, в которой почти не обнаруживаются неразложившиеся растительные остатки. Он формируется под действием интенсивной переработки (размельчения и биохимического разложения) растительного опада, главным образом, детритофагами – дождевыми червями, диплоподами, энхитреидами с последующей его гумификацией «in situ», равномерным и тонким смешиванием органических остатков с минеральными частицами (образованием глинисто-гумусовых комплексов). Такой тип гумификации характерен для почв с благоприятной влажностью, высоким содержанием питательных веществ, с микрофлорой, в которой сильно преобладают бактерии и актиномицеты, и грибы не определяют процесса разложения.

В дальнейшем, как промежуточный между грубым и мягким перегноем был выделен тип «модер». Он образуется в условиях, неблагоприятных для большинства видов дождевых червей, где большое значение имеет деятельность клещей, энхитреид и некоторых других групп беспозвоночных, кото-

Особенности форм гумуса (по Ромашкевич, Герасимовой, 1982)

Форма гумуса	Растительные остатки в гумусовом профиле		Почвенные беспозвоночные		Агрегированность	Связь с минеральной частью почвы
	грубые	сильно разложившиеся	преобладающие группы	основные функции		
Скелетный гумус	Максимальное количество, волокнистые, слабо измельченные	Нет	Орибатиды	Превращение свежих остатков в выбросы (в мягкие ткани)	Нет	Нет
Грубый гумус	Преобладают, незначительно измельченные, слабо разложившиеся	Коллоидные вещества только в выбросах	Орибатиды, многоножки, мокрицы	Измельчение, частичная переработка, склеивание	Единичные непрочные агрегаты	Нет
Модер	Среднее содержание, частично волокнистые, средне-разложившиеся	Бурые коллоидные сгустки и хлопья	Орибатиды, энхитреиды, мелкие люмбрициды	Тонкодисперсная переработка	Умеренная (копрогенное склеивание)	Очень слабая механическая
Муллеподобный модер	Незначительное количество, бурые измельченные	Только в выбросах	Энхитреиды, дождевые черви	Активная переработка, перемешивание	Значительная, в том числе копрогенная	Механическая при хорошей перемешанности
Муль	Единичные мелкие	Нет	Дождевые черви (крупные)	Активная переработка, агрегирование	Сплошная за счет копролитов дождевых червей	Глинисто-гумусовые комплексы

рые разрушают растительные остатки, перемешивают с почвой, обогащают почву органическим веществом своих экскрементов. Главное отличие от мульи состоит в менее полном перемешивании органических веществ с минеральной почвой, отсутствии прочных глинисто-гумусовых комплексов (см. Ремезов, Погребняк, 1965; Дюшофур, 1998).

Содержание предложенных П. Мюллером понятий значительно варьировало; были предложены различные варианты классификации лесных подстилок (рис. 5.22, табл. 5.24). Одна из наиболее детальных классификационных систем форм гумуса предложена В. Кубиеной, который на основе микроморфологических исследований выделил и подробно описал 16 форм (см. Герасимова и др., 1992). В таблице 5.23 дана краткая характеристика особенностей интегральных кубиеновских форм гумуса с учетом микростроения и состава фауны сапрофагов (по Ромашкевич, Герасимовой, 1982).

Следует подчеркнуть, что, по мнению П. Мюллера, под пологом одинакового по составу видов древостоев формируется как грубый, так и мягкий гумус. Так, типичные формы мульи и мор были описаны им в буковых лесах. При этом мульи образуется в лесах с господством в напочвенном покрове неморальных видов – *Galium odoratum*, *Mercurialis perennis*, *Stellaria nemo-*

rum, *Milium effusum* и др. Напочвенный покров бучин с грубым перегноем имеет бореальный характер; здесь преобладают зеленые мхи *Polytrichum*, *Dicranum*, *Mnium*, кустарнички *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Trientalis europaea*. Таким образом, характер образования гумуса зависит в наибольшей мере от состава видов травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов. П. Мюллер полагал, что изменения в почвенной фауне в зависимости от состава живого напочвенного покрова и свойств эдафона приводят к изменениям перегноя, а со временем и состава древостоя.

Зависимость типа гумусообразования от состава живого напочвенного покрова и возможность образования различных типов гумуса под одинаковыми древесными породами в дальнейшем были продемонстрированы многими исследователями (см. обзоры в работах: Курчева, 1971; Kimmins, 1997 и др.).

В большинстве лесов доля опада напочвенного покрова составляет от нескольких процентов до 10% общей массы годовой продукции растений. Напочвенный покров может содержать значительные количества биофильных элементов: до 40% натрия, 35% фосфора и кальция, 55% магния, 90% калия их общего запаса в растительности (Yarie, 1980 по Kimmins, 1997). Опад напочвенного покрова, и прежде всего трав, является «добавкой», определяющей скорость и характер разложения большего по массе древесного опада, возможно в том числе и через влияние на состав почвенной флоры и фауны.

Помимо видового состава растительности, важное значение для направления гумусообразования играют также параметры экотопа и климатопы. Так, М.Д. Гиляровым (1967) была установлена корреляция между гидротермическими режимами зональных типов почв, численностью и составом беспозвоночных, их вертикальными миграциями в почвенной толще, с одной стороны, и мощностью и оструктуренностью гумусовых горизонтов, с другой. Отсутствие гумусово-аккумулятивного горизонта в тундрово-глеевых, подзолисто-глеевых, подзолистых почвах северной и средней тайги М.Д. Гиляров связывает не только с малочисленностью беспозвоночных, но и с низкой температурой и высокой влагонасыщенностью почв, вследствие чего беспозвоночные концентрируются в моховой дернине, подстилке. В южной тайге, в хвойно-широколиственных лесах появление в дерново-подзолистых почвах гумусово-аккумулятивного горизонта М.Д. Гиляров объясняет как увеличением численности и разнообразия беспозвоночных, так и лучшим прогреванием почв, обеспечивающим возможность проникновения нор в почвенную толщу на значительную глубину с одновременным привнесом в глубокие горизонты органических веществ. Еще в большей степени увеличивается глубина проникновения нор беспозвоночных, в первую очередь дождевых червей, в почвах широколиственных лесов и лесостепи. Таким образом, можно говорить об опосредованной через климат связи зоогенных педотурбаций и структуры почв. Однако при рассмотрении коррелятивных связей между гидротермическими режимами, гумусированностью почвы, составом почвенного населения и другими параметрами невозможно однозначно определить причинно-следственные отношения между ними. Известно, что хорошо гумусированные почвы имеют более благоприятный для фауны гидротермический режим; вместе с тем, деятельность фауны важна для гумусонакопления и формирования структуры почвы.

Классификация почвенных агрегатов по величине и составу
(Coleman, 1985 цит. по: Стриганова, 2000)

Величина агрегатов, мкм	Состав агрегатов
0,2	Глинистые частицы с сорбированными на поверхности аморфными алюмосиликатами, оксидами и органическими полимерами
2,0	Остатки гиф и микроорганизмов, инкрустированные глинистыми частицами
20,0	Остатки сосудистых растений и гиф, инкрустированные минеральными частицами разного размера
200	Остатки корней и гиф, скрепленные слипшейся глинистой массой
2000	Почвенные структурные комочки (копролиты)

Оценка роли животных в формировании почвенной структуры проводилась многими исследователями как путем установления корреляций между составом и обилием животного населения и структурированностью почвы, так и наблюдениями и экспериментальными исследованиями вклада отдельных групп и видов животных в почвообразовательный процесс. Особенности структуры зоогенных агрегатов неоднократно обсуждались в литературе (Чекановская, 1960; Стриганова, 2000 и др.). Главными их чертами, определяющими, в целом, свойства копрогенных почв, являются повышенная гумусированность, большое содержание связанных органических остатков, высокие водопрочность и водоудерживающая способность. Для оценки значения зоогенного фактора в формировании агрегатного состава почвы D.Coleman (цит. по: Стриганова, 2000) предложена классификация органо-минеральных частиц по их величине и составу (табл. 5.25). Животные принимают непосредственное участие в формировании агрегатов трех высших классов. В почвах с высоким обилием сапрофагов и детритофагов практически весь органо-минеральный горизонт состоит из копрогенных агрегатов той или иной степени сохранности. При этом уже в мелкоземных молодых скальных почв, формирующихся на выветрелых скальных породах, экскременты животных составляют до 90% (Стебаев, 1958). На первом этапе почвообразования в примитивных почвах преобладают экскременты клещей и ногохвосток, в дальнейшем – микроартропод и олигохет. В развитых почвах копролиты первичных разлагателей сохраняют свою форму недолго, они быстро перерабатываются последующими агентами разложения (Курчева, 1971).

Крупнозернистая структура важна для проникания в почву воды и воздуха, для развития микробов, мелких животных, корней растений. В почвах с высокой активностью червей объем воздушных пор составляет 20–30% общего объема почвы. Вместе с тем, копрогенные агрегаты являются надежным хранилищем питательных веществ, как органических, так и неорганических. Связывание этих веществ в водопрочных агрегатах препятствует их вымыванию в нижние горизонты почвы.

Основной сферой разложения и гумификации органического вещества, формирования структуры почвенных агрегатов является верхняя часть почвы, так называемая мезострата (Карпачевский, Морозов, 1994; Карпачевский, 1995). Именно здесь происходит деструкция органического веще-

ства, превращение его сначала в детрит, а потом в гумус. При этом образующийся гумус сам по себе малоподвижен. Увеличение мощности гумусового горизонта неизбежно связано с педотурбациями, которые в спонтанно развивающихся лесных сообществах являются функцией средообразующей деятельности биоты. Для лесных территорий наиболее существенные педотурбации связаны со средообразующими воздействиями деревьев и педофауны.

В целом, аккумуляция гумуса является результатом разнообразной средообразующей деятельности авто- и гетеротрофов, характерной как для травянистых, так и для древесных экосистем. В значительной мере именно характер гумусообразования, с одной стороны, и педотурбаций, с другой, обуславливает строение аккумулятивно-гумусового профиля и почвенного профиля в целом. Представления о характерных временах и пространствах мозаик, создаваемых в результате деятельности разных групп биоты, позволяют подойти к определению естественных пространственно-временных характеристик почвенных структур различного ранга.

Влияние средообразующей деятельности животных на формирование структуры почв

Деятельность животных может играть как прямую, так и косвенную роль в формировании структуры почвенного покрова. Многие группы животных оказывают опосредованное влияние на структуру и состав почв через воздействие на другие компоненты биогеоценоза, влияние на биологический круговорот (Злотин, Ходашева, 1974). Так, листогрызущие насекомые, саранчовые, растительноядные млекопитающие и другие фитофаги воздействуют на интенсивность процессов гумификации и минерализации, перерабатывая до 60–70% фитомассы и возвращая в круговорот продукты метаболизма и экскременты (Злотин, Ходашева, 1974; Абатуров, 1983). Деятельность бобров по строительству плотин ведет к подтоплению почв и развитию оглеения, распространяющегося на расстояние 25–30 м от бобровых прудов (Щербакова, Завьялов, 1995).

Прямые механические воздействия на почву связаны, прежде всего, с локomotorной деятельностью животных. Как в пастбищных, так и во многих детритных экосистемах велика роль вытаптывания почв, при этом наиболее существенны воздействия, связанные с выпасом диких и домашних копытных (Абатуров, 1976; Vera, 2000). При умеренном выпасе происходит перемешивание подстилки и верхнего горизонта почвы, улучшающее гидрологический режим и аэрацию почвы, ускоряющее разложение органических остатков (Абатуров, 1976). Интенсивный выпас ведет к уплотнению верхних горизонтов почвы, развитию поверхностного оглеения; инициирует процессы поверхностного перемыва и эрозии (см. ниже раздел о лесном выпасе).

Важнейшее значение для преобразования почвенного покрова имеет роющая деятельность животных. Роющая деятельность распространена почти повсеместно, максимально ее разнообразие в степях и пустынях, где рытье нор служит для большинства животных единственным способом укрытия от врагов и неблагоприятных климатических воздействий. Роющая деятельность осуществляется здесь сусликами, сурками, полевками, слепышами, муравьями, мокрицами и многими другими животными. Исследованию особен-

ностей средопреобразующей деятельности этих животных посвящено большое число работ (см. Абатуров, 1976).

В лесных почвах разнообразие роющих животных заметно ниже. Основную роль в формировании структуры лесных почв играют кроты и почвенная мезофауна, прежде всего дождевые черви. Кроме того, заметны преобразования почвы, связанные с деятельностью муравьев, мышевидных грызунов, норных животных, кабанов и др.

Норные животные (барсук, лиса) преобразуют почвенный покров очень локально, но весьма интенсивно. Строя норы, они выбрасывают на поверхность материал глубоких горизонтов – В, С, D. Часто норы служат не одному поколению животных; со временем может происходить усадка материала и формирование «зоокарста» (Карпачевский, 1995).

Кабаны, напротив, перерывают поверхностный горизонт почвы, иногда на значительных площадях. Они перемешивают горизонты А0, А1, иногда А2 до глубины 10–20 см. Морфологические признаки пороев сохраняются 2–3 года, а затем исчезают. Но некоторые химические и физические свойства почв на кабаньих породах отличаются от оригинальной почвы и после трех лет (Карпачевский, 1995). Полевки также деформируют верхние горизонты, создавая сеть ходов на глубине до 20 см. С их деятельностью связано перемешивание материала подстилки и минеральной почвы, обогащение почвы мочевиной и др.

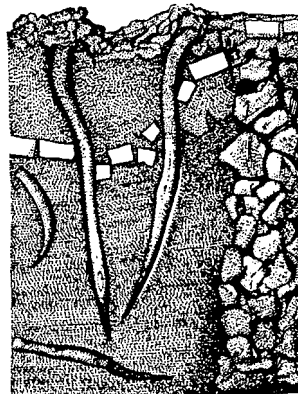
Воздействия кротов и почвенной мезофауны отличаются от воздействий других групп животных широким охватом – как по площади, так и по глубине преобразования почвы. Для кротов практически вся жизнедеятельность связана с рытьем нор: перемещением материала внутри почвы и выбросом его на поверхность. В своем перемещении внутри почвы крот тесно связан с дождевыми червями, которые составляют около 90% его рациона (25–40 г в сутки); основная часть нор располагается на глубине до 60 см. Гнездо (логовище) и сопряженные с ним галереи располагаются обычно на глубине 15–60 см; часто крот устраивает гнездо в подкомлевой части дерева. Гнездо, постоянные галереи и колодцы имеют диаметр более 8 см при протяженности 100–200 м, стены таких ходов хорошо утрамбованы. Охотничьи ходы роются для временного пользования, поэтому не отличаются большой прочностью. Диаметр временных охотничьих нор 5–8 см; в день крот прокладывает около 20 м таких ходов (Вуд, 1993).

С роющей деятельностью кротов связано формирование своеобразных почвенных агрегатов. При рытье крот «расчесывает» почву коготками на комочки величиной 3–7 мм (таково расстояние между пальцами крота); ладошками он отбрасывает «расчесанную» почву назад и формирует элементы структуры, соответствующие размеру ладошки (Пономаренко и др., 1993).

При внедрении в почву крот выбрасывает на поверхность материал, образующий холмики диаметром до 40 см. Таким образом, снизу вверх перемещается материал более глубоких горизонтов (так, в случае дерново-подзолистой почвы горизонтов А2 и А2В, реже В1). Время выравнивания выброса составляет около 20 лет. Кротовые ходы могут использоваться грызунами, муравьями и др. В лесах видимые выбросы кротов могут занимать до 80% площади (Дмитриев и др., 1978).

Когда крот углубляется в почву на всю длину тела, отброшенная им земля заполняет участок хода позади животного. Таким образом, расстояние,

Рис. 5.23. Погружение белых фаянсовых пластинок в почву роющей деятельностью червей (рис. Михаэльсена, по Чекановской, 1960). Пояснения в тексте



на которое перемещается почва, соизмеримо с длиной тела крота – до 15 см. Обычно на безлесном месте (например, на лугу, образованном на месте пашни) ход начинается строиться под углом около 45° к поверхности – на вертикальной стенке почвенного разреза сечения ходов ходов крота выглядят как круги, овалы и линейные фрагменты, не имеющие какой-либо преобладающей ориентации. Субвертикальные участки ходов возникают в том

случае, если для строительства хода использовались полости от срубленных корней. Тогда на вертикальной стенке видны субвертикально ориентированные линейные морфоны, оканчивающиеся разворотной камерой. При использовании полости от корня в качестве хода она быстро заполняется, и по структуре перестает отличаться от морфонов обычных кротовин (Пономаренко, 1999).

Наибольшее значение в формировании структуры почвы играют дождевые черви. Сложно разделить воздействие их трофической и локомоторной деятельности на структуру почвы, поскольку перенос частиц почвы дождевыми червями, в основном, осуществляется при их питании и отчуждении копролитов. Размер копролитов червей составляет 1–5 мм; они могут склеиваться в агрегаты размером 20 мм и более. На поверхность копролиты выбрасываются кучками высотой 3–15 мм, обычно закрывающих наружное отверстие хода червя.

Именно выбрасывание копролитов на поверхность привлекло в свое время внимание к деятельности дождевых червей Ч. Дарвина. Мысль о деятельности червей как причине погружения предметов в почву была подсказана ему дядей Д. Веджвудом. Ч. Дарвином собраны многочисленные примеры подобного «закапывания» отдельных камней, древних построек и т.п. Кроме деятельности червей, Ч. Дарвин принимал во внимание деятельность других животных (в первую очередь кротов и муравьев), водной эрозии и эолового переноса (Чекановская, 1960).

Были поставлены опыты с целью воспроизвести описанные Ч. Дарвином явления и определить скорость погружения предметов (Пономарева, 1953; Александровский, 2003 и др.). На рис. 5.23 показан результат одного из таких опытов. В одну половину стеклянного сосуда была насыпана земля, в другую – крупный гравий, непроходимый для дождевых червей. Сверху почва и гравий были покрыты пластинками из фаянса. В сосуде содержались дождевые черви, которым давалась пища; поддерживалась нужная влажность. По прошествии некоторого времени керамические пластинки в «почвенной» половине оказались погруженными глубоко в почву, а в части сосуда, не доступной для червей, они остались на поверхности (Чекановская, 1960).

На основе экспериментальных и археологических данных А.Л. Александровским (2003) рассчитаны скорости погружения артефактов в результате зоотурбаций в серых лесных почвах и черноземах (табл. 5.26). Интенсив-

Скорость процесса погружения артефактов в результате зоотурбаций
(по Александровскому, 2003)

Почва	Скорость, мм/год	Интервал, лет					
		0–10	10–100	100–1000	1000–2500	2500–5000	5000–10000
Серая лесная	Средняя	2	0,7	0,22	0,12	0,08	0,05
	Приращение	–	0,56	0,16	0,053	0,04	0,02
Чернозем	Средняя	3,5	1,2	0,3	0,2	0,13	0,085
	Приращение	–	0,94	0,26	0,1	0,068	0,036

ность процесса зависит от количества продукции биомассы и положительно связана с мощностью гумусового горизонта.

Перераспределение гранулометрических фракций за счет копрогенных педотурбаций в ходе почвообразования описано С.В. Пономаренко (1988). За 140 лет почвообразования на моренном суглинке под лесом в южно-таежной подзоне верхняя часть гумусового горизонта А1 (до глубины 20 см) была абсолютно обеднена крупными фракциями (гравием, крупным и средним песком) и обогащена фракциями мелкого песка и пыли, причем относительное накопление пыли было значительно больше, чем мелкого песка. Подгумусовый горизонт был обогащен крупными фракциями (гравием, крупным и средним песком) и соответственно обеднен мелкими фракциями относительно нижележащих горизонтов и в еще большей степени относительно горизонта А1.

В результате направленного зоотурбационного процесса со временем весь крупнозем скапливается у нижней границы перемешиваемой толщи. Отметим, что из этого следует возможность индикации положения в прошлом нижней границы гумусового горизонта в почвах, где в последующем этот горизонт по тем или иным причинам подвергся деградации (исключая случаи значительной эрозии).

Масса выбросов дождевых червей варьирует от нескольких тонн до десятков и даже сотен тонн сухой массы на гектар. Так, величину ежегодных выбросов червей в почвах Алтая А.А. Соколов (1956) оценивает в 225 т сухого веса на 1 га. От сотен килограммов до нескольких тонн на гектар может составлять масса выброшенных на поверхность копролитов энхитреид (Зражевский, 1954), кивсяков (Гиляров, 1957), мокриц (Димо, 1945; Боруцкий, 1966) и других беспозвоночных.

Количество почвы, перемещаемой на поверхность позвоночными животными, также может быть весьма существенным, хотя в целом заметно меньше. Так, для кротов оно составляет до 19 т сухого веса на 1 га в год, для сусликов – до 2 т/га (Абатуров, 1976), для слепышей – около 1,7 т/га (Пузаченко, Власов, 1993). При этом выбросы червей могут покрывать до 100% площади сообществ (Соколов, 1956), кротов – до 80% (Дмитриев и др., 1978), сусликов – до 25%, сурков и слепышей – до 12% (Кучерук, 1963).

Поступление многих химических веществ на поверхность в материале выбросов землероев во многих случаях превышает их поступление сюда другими путями (с растительным опадом, атмосферными осадками). Выно-

симые химические вещества могут служить лимитирующими ресурсами для отдельных почвообразующих процессов, минералы – ресурсом выветривания и др. В подзолистых и дерново-подзолистых почвах биогенный вынос материала на поверхность противодействует элювиально-иллювиальному процессу, в черноземах и каштановых почвах – выщелачиванию карбонатов из верхних горизонтов почвы (Абатуров, 1976).

В целом, вынос материала на поверхность почвы на длительных временах не приводит к нарастанию мощности почвенной толщи «вверх». Ему противостоят процессы отсыпки частиц в почвенные полости, проседания почвы, перемещения материала в растворах и суспензиях, ветровой и водной эрозии.

Перемешивание почвенной массы происходит не только за счет переноса животными частиц с глубины на поверхность, но и за счет их перемещения внутри почвы. Дальность переноса почвенных частиц червями равна длине его тела (4–15 см). Поскольку черви движутся в почве в различных направлениях, они превращают в копролиты и, следовательно, перемещают материал различного состава: поднимают наверх прежде негумусированный материал, опускают вниз гумусированный. Ходы червей играют роль в перемещении материала в растворах и суспензиях, а также при отсыпке.

Показательны результаты многочисленных опытов, поставленных с целью изучения перемешивания почвы дождевыми червями (см. Чекановская, 1960). Так, С.И. Пономаревой (1953) в сосуд с плоской стеклянной стенкой был насыпан слой светлого лесса (350 г), на который сверху был насыпан такой же объем темной почвы (400 г), содержащей значительное количество перегноя. В сосуд было запущено шесть дождевых червей (*Lumbricus terrestris*, *Allolobophora caliginosa*), которые были обеспечены питанием и нужной влажностью почвы. Через 17 дней слой лесса оказался пронизан до дна ходами червей, значительная часть которых была заполнена копролитами; через 110 дней вся почва была перемешана, т.е. к этому времени прошла через кишечник червей. Исследование показало полную однородность перемешанной почвы в отношении структуры и химического состава (Пономарева, 1953).

Максимальная глубина оборачивания почвы червями определяется положением камер, в которых они переживают стадию покоя. Глубина расположения камер определяется, в свою очередь, глубиной промерзания или иссушения почвы. В умеренных широтах много ходов червей и их камер встречается на глубине до 1,5–2 м. В засушливых степных районах черви спускаются на глубину до 8 м. На значительной глубине черви могут продолжать заглатывать почву, содержащую органические вещества, и делать ходы, но активность их здесь много меньше.

Общее количество выбросов дождевых червей в процентах к весу всей почвы значительно варьирует. По данным С.И. Пономаревой (1953), для различных участков дерново-подзолистой почвы (Московская область) эта величина составляет от 9,7 до 48,1% (подчеркнем, что речь идет о сохранившихся копрогенную структуру частицах в обрабатываемых почвах полей). Исследования верхнего горизонта дерново-подзолистых почв Московской области, расчищенных из-под леса, показали, что он состоит из копролитов червей более чем на 90% (Бахтин, Польский, 1950). Такие же величины получены для пойменных дерново-лесных почв Подмоскovie (Добровольский,

Количество выбросов дождевых червей на различных участках дерново-подзолистой почвы в Московской области (по Пономаревой, 1953)

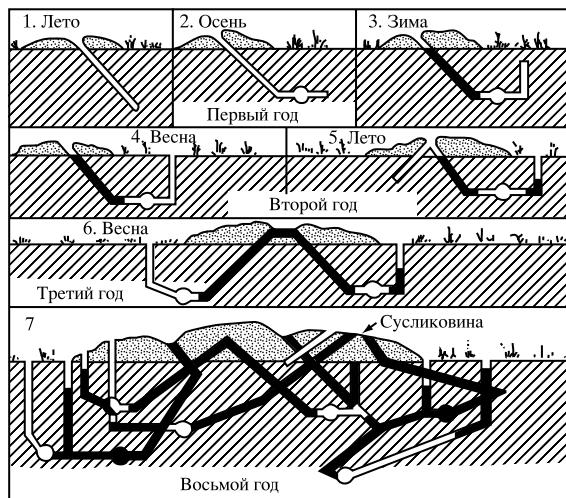
Участок	Выбросы, собранные на поверхности, т/га	Выбросы в почве, в зоне корневых систем		Общее количество выбросов дождевых червей, т/га	Число дождевых червей, тыс.шт./га
		т/га	% к весу всей почвы		
Посевные травы 1-го года пользования	7,8	4,0	9,7	11,8	1520
То же, 2-го года пользования	26,2	25,8	45,1	52,0	1790
Озимая пшеница	11,2	2,3	20,2	13,5	880
Пар, занятый картофелем	3,2	Не определено	Не определено	–	800
Рожь с подсевом трав	2,7	6,2	13,6	8,9	320
Лес дубовый	16,0	Не определено	Не определено	–	2940

Титкова, 1960), целинных почв северо-западного Алтая (Соколов, 1956). Варьирование массы выбросов червей в одном географическом пункте и для почв одного типа можно видеть из данных табл. 5.27.

Для гумификации почв лесостепи и более южных районов значительную роль играет также перемещение материала внутри почвенного слоя сусликами, сурками, слепышами и др. Так, сурки при постройке глубоких нор используют для забивки части подземных ходов материал из верхних горизонтов, более богатых гумусом (рис. 5.24). Кроме того, они приносят в глубокие горизонты значительное количество органического вещества в виде собственных экскрементов, которые выделяют в специальных тупиках-«уборных». По мере заполнения отнорков экскрементами зверьки их замуровывают. Объем содержимого «уборных» составляет 12–18% объема всех ходов (Кучерук, 1963). В целом, именно роющая деятельность животных определяет мощность гумусового горизонта этих почв. Последнее наглядно подтверждается данными как морфологии, так и химии почв. Например, распределение гумуса в глубоких горизонтах черноземов луговой степи в большей степени сходно с кривой интенсивности роющей деятельности землероев, чем с кривой распределения массы корней (Кучерук, 1963).

Важным является вопрос о скорости перемешивания почвенной массы животными. По расчетам О.В. Чекановской (1960), слой почвы мощностью 30 см должен проходить через кишечники червей, в зависимости от почвенно-климатических условий, численности и состава червей и других факторов, в срок от 6 до 75 лет. А.А. Соколов (1956) считает, что метровая толща горных почв северо-западного Алтая должна перерабатываться червями за 60–190 лет. Скорость перемешивания верхних горизонтов луговых почв кротами может составлять первые десятки лет (Пономаренко, 1999). Время

Рис. 5.24. Схема развития сусликовины (по Полякову, 1961)



полного оборачивания верхних горизонтов степных почв сусликами и слепышами составляет, вероятно, несколько сотен лет (Злотин, Ходашова, 1974). Столь высокая скорость перемешивания почвы животными показывает, сколь мощным фактором почвообразования является их жизнедеятельность.

Подводя итог, отметим основные результаты воздействия средообразующей деятельности животных на почвы (понятно, что многие из них сложно отделить друг от друга):

- создание агрегатной структуры почв (крупнозернистых копрогенных агрегатов);
- изменение физических свойств почвы – улучшение аэрации, водопроницаемости; эти изменения, в свою очередь, ведут к увеличению биологической емкости почвы;
- оборачивание почвенного материала, локально увеличивающее контрастность почвы, а на протяженных временах ведущее к ее перемешиванию и гомогенизации;
- биогенная сортировка почвенных частиц (обеднение верхних горизонтов крупными и обогащение мелкими фракциями);
- перенос с глубины на поверхность, в зону активного почвообразования, разнообразных химических веществ и минералов, часто значительно влияющих на процесс почвообразования;
- перенос в нижние горизонты гумусированного материала, что определяет общую мощность гумусового профиля.

Роль корневых систем деревьев и ризотектоники в формировании структуры почв

Ризотектоника – система ходов в почве, пустых или заполненных отмирающими корнями и другим субстратом биологического происхождения, являющаяся результатом деятельности корней (Ремезов, Погребняк, 1965). Характер формирования ризотектоники зависит, в первую очередь, от строения корневых систем древесных растений, населяющих территорию. Корневые системы большинства древесных пород обладают высокой пластичностью, характер их строения может меняться в зависимости от условий местообитания. Для формирования корневой системы важное значение имеет мощность корнеобитаемого слоя почвы, которая может ограничиваться избыточным увлажнением, близким залеганием плотных пород, литогенной или педогенной двучленностью профиля и др. (Armson, 1977; Скворцова и др., 1983; Kimmins, 1997 и др.).

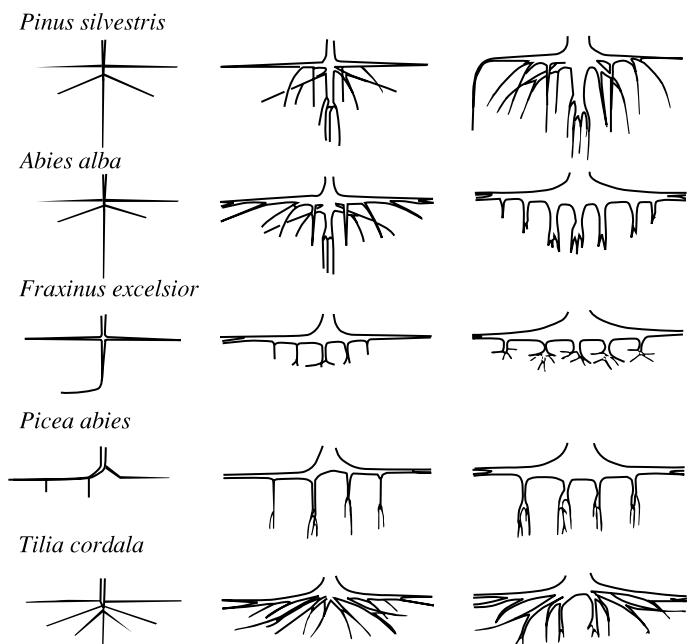


Рис. 5.25. Схема строения корневых систем некоторых видов деревьев на разных этапах их онтогенеза (по Raimbault, 1991).

При естественном развитии лесных экосистем ризотектоника в значительной степени сохраняется и постоянно развивается. Обычно происходит наследование большей части системы корневых ходов следующими поколениями деревьев, особо значимое в нижних горизонтах для нормального развития деревьев на песчаных почвах. Успешное развитие корневой системы связано как с ризотектоникой, так и с наличием в почвенной толще полых нор червей, ходов кротов, заполненных рыхлым материалом, других разрыхлений и пустот биогенного происхождения.

В большинстве лесных почв наследование ризотектоники многократно прерывалось. К нарушению ризотектоники приводили и приводят такие воздействия, как раскорчевка пней после рубок, распашка, интенсивный выпас; косвенно способствуют разрушению ризотектоники пожары. Корневые системы деревьев, заселяющих территорию после нарушений, имеют преимущественно поверхностное распространение, и часто срастаются друг с другом. Это ведет к целому ряду негативных последствий: массовым вспышкам вредителей и болезней, стремительно распространяющихся через соприкасающиеся в сравнительно однородной почве корни. В итоге распад древостоя обычно носит катастрофический характер.

Как при экзогенном, так и при эндогенном нарушении биогенного наследования корневые ходы заполняются материалом почвы; характер этого заполнения зависит от видовой специфики корневых систем (рис. 5.25). В качестве примера кратко рассмотрим особенности строения корневых систем наиболее широко распространенных в Восточной Европе видов деревьев – сосны обыкновенной, ели обыкновенной, дуба черешчатого и березы бородавчатой.

Сосна обыкновенная обладает одной из наиболее пластичных корневых систем. В хорошо дренированных свежих местообитаниях сосна образует глубокую корневую систему, характерной чертой которой является мощный стержневой корень, проникающий в почву на глубину 2–3 и более метров. В крайне сухих и крайне влажных условиях корневая система сосны приобретает поверхностное строение. Однако при любом типе строения корневой системы сосны основная масса ее корней располагается в поверхностном (до 60 см) слое почвы, причем чем ближе к поверхности почвы, тем интенсивнее выражается корненонаселенность (Калинин, 1983).

Ель обыкновенная наиболее часто имеет поверхностную, плоскую корневую систему, однако способна формировать и глубокие корни. Формирование у ели стержневого корня, проникающего на глубину 1,5–2 м и более, и якорных корней, достигающих глубины 0,8–1 м описано как для дренированных почв северной тайги (Мелехов, 1980), так и для черноземов Орловской области (данные Розановой, цит. по: Ремезов, Погребняк, 1965).

Дуб черешчатый обычно формирует корневую систему, в которой присутствует как мощный стержневой корень, так и крупные якорные корни (рис. 5.26). Стержневой корень дуба проникает в почву на глубину 4–5 м, а иногда и глубже. Основное участие в корневой системе приходится на корни субгоризонтальной ориентации, наиболее интенсивно осваивающие верхние горизонты почвы в пределах 0–60 см (Ремезов, 1961; Калинин, 1983). Поверхностная корневая система с сильно разветвленными боковыми корнями у дуба формируется либо при повреждении стержневого корня, либо в крайне сухих местообитаниях (на мощных песках).

Характер отмирания корней деревьев и заполнения корневых ходов зависит также от характера нарушений, предшествующих смерти дерева. Некоторые варианты формирования ризотектоники рассмотрены ниже (по Пономаренко, 1999, с дополнениями). Для процессов естественного отмирания корней характерен отток пластических веществ из корней в побеговую систему. При этом корень уменьшается в объеме постепенно и более или менее равномерно по объему. Заполнение корневого хода материалом почвы имеет менее четкие границы, чем первоначальные очертания корня, как следствие деформирования стенок при раскачивании дерева ветром. В связанных почвах заполнение хода идет преимущественно за счет постепенного отсыпания и переноса почвенной фауной частиц сверху, что в итоге приводит к формированию спиралевидной на горизонтальном срезе мезострукту-

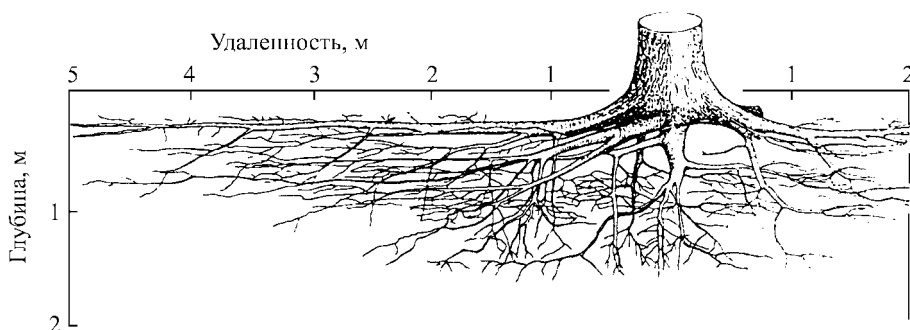


Рис. 5.26. Строение корневой системы дуба черешчатого в возрасте 50 лет (по Raimbault, 1991)

ры. Материал, из которого слагаются новообразованные морфоны по корневым ходам, обычно соответствует материалу верхнего горизонта почвы. В сыпучих почвах ход заполняется также материалом из примыкающих участков вмещающего субстрата; заполненные ходы видны как разрыхления неправильной формы с нечеткими контурами, выполненные относительно однотипным по составу материалом.

В результате рубки или бурелома в почве остается корень, непосредственно соединенный с поверхностью. Внутренние ткани корня представляют собой более ценный питательный субстрат, чем кора, для целого ряда организмов, которые начинают перерабатывать свежие органические остатки в те или иные формы органических копролитов. Длительность этой переработки определяется характером разлагаемой древесины. Конечные продукты переработки имеют значительно меньший объем, чем объем сырых тканей, и к моменту освобождения пространства внутри корневой оболочки сама она на большом протяжении сохраняется. Поэтому освобождающееся пространство достаточно четко ограничено, отделено от вмещающего субстрата и может быть заполнено исключительно материалом сверху. Четкость ограничения корневого морфона напрямую зависит от соотношения между скоростями переработки внутренних тканей и оболочки. Так, например, у березы корневая оболочка очень плотная и медленно разлагающаяся, древесина же мягкая, с высокой исходной влажностью, перерабатывается очень быстро. В результате уже через несколько лет после рубки в почве образуется надежно изолированный корневым чехлом канал, заполненный органическими копролитами не более чем на 40%. Подобным образом происходит формирование корневых морфонов у липы, осины, лещины.

У дуба корневые ткани из-за наличия дубильных веществ разлагаются очень медленно (на протяжении десятилетий), кроме того, они исходно содержат меньший процент влаги. Поэтому кора разлагается быстрее или с той же скоростью, что и древесина, в заполняющем материале значительная доля приходится на органические копролиты или другие продукты переработки влажного органогенного материала. Дуб – единственное из восточноевропейских деревьев, всегда (вне зависимости от условий на поверхности почвы к моменту рубки) оставляющее в почве после рубки на месте срубленных корней черные, часто с характерным смоляным оттенком, морфоны.

Скорость разложения древесины других твердолиственных деревьев выше, чем у дуба; в них меньше содержание консервирующих веществ. Этим определяется промежуточный между дубом и березой характер формирования морфонов на месте их корней, в значительной степени зависящий от условий среды. В более влажных почвах, в почвах с развитым гумусовым горизонтом формируются темноокрашенные морфоны с высоким содержанием гумуса. В условиях, препятствующих активной гумификации, заполнение морфонов органическими копролитами сходно с таковым у березы; общая окраска морфона зависит от материала верхнего горизонта.

У сосны древесина разлагается обычно быстрее коры. Доля органических копролитов в заполнении корневых ходов невелика – по-видимому, из-за преимущественно грибного характера разложения древесины. После разложения корней сосны в почве остаются полости, заполненные минеральным материалом с поверхности (округлые и овальные диффузные пятна со светлым заполнением на более интенсивно окрашенном фоне).

Таким образом, следы от корней после рубки выглядят на вертикальной стенке как линейные, округлые или овальные четко ограниченные морфоны, цвет которых, как правило, отличается от цвета вмещающей массы. Это либо морфоны с более темным, гумусированным заполнением (при высокой доле органического материала и/или наличии рыхлого гумусового горизонта, материал которого заполняет корневые ходы), либо морфоны с преимущественно минеральным заполнением, обычно с большой долей осветленных крупных фракций. Последний вариант характерен прежде всего для автоморфных почв, в профиле которых присутствует поверхностный осветленный горизонт. В гидроморфных местообитаниях органические остатки в значительной мере консервируются, а в минеральном заполнении преобладают тонкие фракции, а не остаточные продукты перемыва: на окраску здесь наибольшее влияние оказывают гидроокислы железа и марганца, так что результирующая окраска оказывается бурой, охристой, горчичной или т.п.

Отделить морфологическое выражение бурелома от рубки можно лишь детально анализируя характер заполнения корневых ходов – бурелом, в отличие от рубки, не приводит к интенсификации поверхностных процессов.

При корчевке пней возникает картина в определенном смысле промежуточная между естественным отмиранием и рубкой. На месте выдернутых опорных корней возникают разрыхления, заполненные вмещавшим корни материалом, однако заполнение происходит быстро, и полость на всем протяжении выполнена практически однотипным, не имеющим внутренней упорядоченности (например, спиралевидной структуры), материалом; протяженность однотипных (и по окраске, и по структуре) фрагментов здесь значительно больше. Вместе с тем, при корчевке всегда есть часть корней, которая обрывается и остается в почве. Эти корни преобразуются аналогично срубленным, с той разницей, что здесь отсутствует связь корня (и образующейся корневой полости) с поверхностью, поэтому полость остается заполненной только частично и исключительно продуктами переработки органических остатков (Пономаренко, 1999). Таким же образом формируются морфоны на месте корней, оставшихся в почве при вывале дерева.

Хорошо известно значение ризотектоники для аэрации и водопроницаемости почвы; корневые ходы служат проводниками для живых корней, «транспортными путями» почвенной мезо- и макрофауны (Ремезов, Погребняк, 1965 и др.). При спонтанном развитии сообществ корневые ходы являются каналами, по которым гумусированный материал может отсыпаться на значительную глубину, формируя гумусовые языки или небольшие котлы.

За многие тысячелетия существования лесной растительности на территории Восточной Европы верхние горизонты почвы должны бы быть густо пронизанными корневыми ходами. Однако, в действительности этого не наблюдается – как отмечено выше, ризотектоника разрушается действием различных факторов (вывалом деревьев, распашкой и др.), корневые ходы заполняются минеральным материалом, иногда слабо отличимым от вмещающей массы.

Гумусированные морфоны часто оказываются изолированными от верхних горизонтов; они могут сохраняться и при разрушении поверхностного гумусового горизонта, материал которого в свое время послужил для их заполнения. Корневые ходы служат важными каналами и для перемещения

осветленного материала, при этом основным способом перемещения материала является механическая отсыпка; миграция веществ в растворах и суспензиях играет роль, в основном, при вторичном заполнении сравнительно мелких пор. Заполнение корневых ходов материалом вышележащих горизонтов приводит к формированию границы этих горизонтов в виде своеобразных «языков».

Таким образом, хотя обычно преобразования почвы, связанные с формированием и разрушением ризотектоники, не рассматривают в ряду педотурбаций, необходимо по достоинству оценить значение этого феномена для формирования структуры почвы.

Роль ветровальных педотурбаций в формировании структуры почв

Одним из наиболее распространенных результатов естественного отмирания деревьев в лесной зоне являются ветровалы: выпадение дерева, сопровождающееся отторжением участка корнеобитаемого слоя корнями. Для обозначения ветровальных нарушений используют термины вывал, выворот и др. Для обозначения почвенной части ветровала часто используют термин ветровальный почвенный комплекс (ВПК). Механизмам образования ВПК, изменениям почвенного и растительного покрова при ветровале, роли ВПК в динамике биогеоценозов посвящена обширная литература (Карпачевский и др., 1978; Дмитриев и др., 1978, 1979; Басевич, 1981; Карпачевский, 1981; Скворцова и др., 1983; Nytteborn et al., 1991; Kuuluvainen, 1994; Васенев, Таргульян, 1995; Пономаренко, 1999 и др.).

Ниже мы остановимся, прежде всего, на значении вывалов для формирования структуры почв при спонтанном развитии лесных сообществ.

Обычно вывалы происходят в ветреную погоду, когда ствол дерева выполняет роль рычага, который стремится повернуть участок почвы, удерживающийся опорными корнями. В том случае, если усилие велико, длина рычага невелика, а корневая система мощная и разветвленная, происходит облом ствола дерева (бурелом). Эта ситуация характерна для юга лесостепной зоны и колковых лесов степной зоны; для деревьев с субвертикальной корневой системой, растущих на щелнистых почвах; для одиночных деревьев, выросших на открытом месте. В остальных случаях – если дерево имеет относительно длинный (порядка 20 м) ствол и относительно небольшую мощность корнеобитаемого слоя (как правило, до 1,5 м, реже до 2 м) – более характерны вывалы. Это соотношение определяет и возраст, в котором деревья начинают оборачивать почву вывалами: например, в автоморфных условиях реактивные виды деревьев достигают такой высоты примерно в 20–25 лет (Пономаренко, 1999).

Мощность вывала в значительной мере зависит от состояния корневой системы дерева на момент ветровала. Можно косвенно оценить потенциальные размеры вывалов различных видов по тому, на какой глубине расположены их скелетные корни (прежде всего, субгоризонтальные), а также на какой глубине расположена основная масса корней (часто одно примерно соответствует другому).

В качестве основных элементов ВПК обычно рассматривают ветровальные бугор и западину. К настоящему времени предложено множество

вариантов классификации ВПК и соответствующих схем строения ВПК разного типа (см. Дмитриев и др., 1978; Скворцова и др., 1983; Пономаренко, 1999 и др.). Большинство авторов выделяет три основных типа вывалов:

1) непровернутый (типичный по Дмитриеву и др., 1978) вывал образуется тогда, когда прикладываемого усилия достаточно только для отрыва части опорных корней с земляным комом; земляной ком зависает над западиной;

2) провернутый (образовавшийся при движении ствола назад) вывал образуется при отрыве опорных корней и повороте земляного кома назад, в сторону противоположную направлению падения ствола; земляной ком расположен в пределах западины;

3) выскочивший (образовавшийся при движении ствола вперед) вывал образуется обычно при падении деревьев на достаточно крутых склонах, когда ствол перемещается вниз по склону и выносит земляной ком за пределы западины.

Провернутые вывалы характерны для деревьев с субвертикально ориентированной корневой системой, без хорошо выраженных горизонтальных опорных корней. Они обычны для березы, вяза, кленов. Такие же вывалы возникают, если по каким-то причинам повреждены опорные корни, при заболачивании умеренно увлажненных участков, в результате поражения заболеваниями корневых систем (например, осины, дуба, сосны) и др.

Непровернутые вывалы наиболее характерны для деревьев с поверхностной корневой системой (елей) или хорошо развитыми опорными корнями (сосны, дуба, ясеня). Вместе с тем, образование непровернутых вывалов в целом обычно для следующих деревьев:

- ветровала еще здоровых деревьев любых видов с хорошо развитыми кроной и корневой системой;
- вегетативно возобновившихся деревьев (например, от пня после рубки) с преимущественно поверхностной корневой системой – например, вегетативных особей осины, липы, ясеня;
- особей деревьев, развивавшихся в условиях малой мощности корнеобитаемой толщи (по причине переувлажнения и др.).

Различия типов вывалов, наиболее существенные для развития почвенного покрова, связаны с различиями в характере отсыпки материала вывального бугра. Наиболее детально элементы строения бугра ВПК и характерные для них особенности отсыпки материала описаны Е.В. Пономаренко (1999), это описание с некоторыми изменениями приведено ниже. На рис. 5.27 представлена схема строения провернутого и непровернутого вывалов, скорость и направление отсыпки различных элементов бугров которых неодинакова.

Передняя плоскость вывала (1) – переориентированная дневная поверхность, которой обычно соответствует слабосвязный материал (подстилка, кладки копролитов и др.), который обычно ссыпается вниз за 1–3 года.

Выпуклая часть кома (2). В большинстве случаев глубина отрыва почвы вывалом неравномерна – местам более глубокого отрыва соответствует выпуклая часть кома, которая отсыпается одновременно или крупными порциями в течение 1–2 лет. Выпуклые участки кома соответствуют «котлам», или «колодцам» западины.

Гребень вывала (3) – верхняя, нестабильная часть вывального кома, материал которой отсыпается частично вперед, как и материал передней пло-

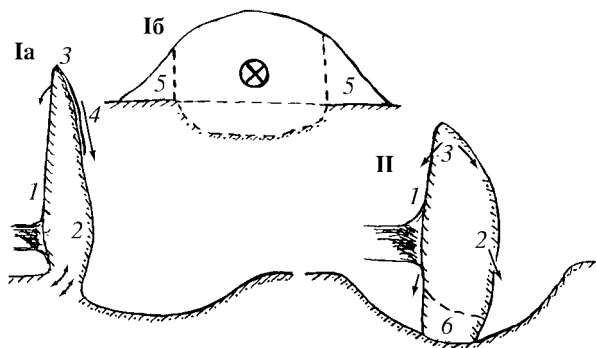


Рис. 5.27. Типы ветровальных почвенных комплексов: Ia, Ib – непровернутый (в разных проекциях), II – провернутый. Элементы строения вывального бугра ВПК: 1 – дневная поверхность (передняя плоскость бугра), 2 – выпуклая (задняя) часть кома, 3 – гребень, 4 – бахрома корней и подстилки, 5 – “крылья”, 6 – якорная часть (по Пономаренко, 1999). Пояснения в тексте

скости вывала, а частично назад. Состав материала гребня определяет характер примесей в нижних частях соответствующих профилей отсыпки. У асимметричных и уплощенных вывалов верхняя часть гребня состоит из материала приповерхностных горизонтов. У симметричных вывалов первые же порции отсыпки с гребня включают материал более глубоких, чем в первом случае, слоев.

Корневая бахрома (4). При вывале часть приповерхностных корней вытягивается; в почве остаются округлые полые отверстия. Такие корни с фрагментами подстилки, иногда моховой дернины, кустарничками и др., прикрывают выпуклую часть кома, или свисают над ямой, если выпуклая часть отсутствует. Комки подстилки и гумусового горизонта часто отрываются с бахромы еще в процессе падения дерева или в момент удара о землю.

Крылья вывала (5) – крупные субгоризонтальные корни, расположенные перпендикулярно к направлению падения вывала – тоже отрывают залегающую на них почву. Обычно вывал разворачивается именно на этих корнях, тогда они расположены вплотную к передней плоскости вывала. Корнями перемещается приповерхностный материал – подстилка и верхний минеральный горизонт почвы. Этот материал частично отсыпается в момент удара дерева о землю, оставшаяся часть обычно сыпается в первый год.

Якорная часть (6). У провернутых вывалов не вся оторванная и переориентированная масса материала отсыпается – некоторая его часть в основании вывального кома после стабилизации рельефа остается на том же месте, куда она была перемещена в результате вывала. Такой смещенный, переориентированный в неотсыпанном виде участок вывального кома Е.В. Пономаренко (1999) назван якорной частью. Обычно она сложена материалом, залегавшим на глубине 20 см и более. У разных типов вывалов соотношение между зонами отсыпки различно.

У непровернутых вывалов передняя плоскость вывала расположена вне западины. Ком оказывается зависшим, приподнятым над западиной. За счет этого 1) весь оторванный материал переотсыпается; 2) отсыпающийся материал перемывается и отбеливается на коме и поверхности отсыпки; 3) ото-

рванный материал отсыпается в прикомлевой части, образуя вытянутый бруствер отсыпки, в остальную часть ямы попадают только продукты его перемыва; 4) подстилка и комки минерального субстрата с передней плоскости отсыпаются поверх ненарушенной поверхности почвы, увеличивая здесь мощность органогенного горизонта. Порции отсыпки объединяются общей поверхностью, образуемой в результате дождевого перемыва, заморзания–оттаивания, перестилания опадом во время листопада и т.п. При этом формируется характерная полосчатая текстура, в которой полосы с однотипной окраской и сложением соответствуют порциям отсыпки. За счет стадийности отложения образуются переходные горизонты типа А0А1, А1А2, А1В, А2В и т.п. Основу агрегатной структуры профилей отсыпки составляют комки, поэтому материал здесь делится либо на достаточно крупные (более 3–5 см) неправильно-округлые или призмовидные отдельности, либо на уплощенные (пластинчатые, листоватые) отдельности. Само по себе наличие горизонтальной делимости (и, в частности, погребенных поверхностей) на корнеобитаемой глубине часто является признаком оборачивания почвы вывалами. Альтернативой здесь могут быть горизонтальная делимость геологического происхождения (ассоциированная с полосчатыми геологическими текстурами); хорошо отличимые аллювиальные или делювиальные наносы; плоскости деления, возникающие за счет промерзания. Последние не инкрустированы поверхностными образованиями.

У провернутых вывалов передняя плоскость кома расположена внутри западины. Между передней плоскостью вывала и краем западины имеется промежуток (передний клин), в который отсыпается практически весь материал приповерхностного слоя. По составу этого материала можно реконструировать черты ценолитической обстановки на момент отсыпки. Так, если вывалу предшествовал пожар, в переднем клине может практически отсутствовать подстилка, но присутствуют угли или зола. Задняя часть кома провернутых вывалов исходно выпуклая, поэтому здесь не происходит сильного отбеливания поверхностей отсыпки и перестилания порций отсыпки листовкой. Нижняя и центральная части кома не переотсыпаются, окраска материала якорной части соответствует цвету исходных слоев. Образование полосчатых структур характерно только для перефирических зон отсыпки. После окончания отсыпки провернутый вывал выглядит как округлое повышение в рельефе с понижением в зоне переднего клина или, кроме этого, в периферической зоне отсыпки.

Таким образом, за счет отсыпки материала с вывального кома образуются специфические механические смеси – профили отсыпки, характерные признаки которых следующие:

- 1) протяженность однородного по набору профилеобразующих горизонтов участка почвенного покрова составляет от 10–15 до 150–200 см;
- 2) характерно чередование профилей с разной глубиной переходных горизонтов; с разной выраженностью горизонтов с контрастной окраской и т.п.;
- 3) боковые границы между разноокрашенными фрагментами субвертикальны или имеют линзовидную форму; нижняя граница обычно достаточно четкая и имеет признаки сезонных изменений;
- 4) присутствует делимость на уплощенные отдельности с гранями, инкрустированными поверхностными образованиями (погребенными поверхностями) (Пономаренко, 1999).

Основные признаки провернутых вывалов в почве: наличие переднего клина, чашевидное залегание слоев, субвертикальные границы между контрастно окрашенными морфонами. У непровернутых вывалов во всех зонах отсыпки профили состоят из слоев, имеющих субгоризонтальное простирание.

Время существования различных элементов ВПК варьирует. Выделяют три этапа эволюции ВПК (Басевич, 1981): 1) механической стабилизации почвенного материала – до 30–50 лет; 2) вторичных трансформаций – до 100–200 лет; 3) максимального сближения с фоном – до 300–500 лет. Срок существования валежа и органогенной насыпи может достигать 200 лет; время различения структуры западины и органо-минеральной насыпи их природой не ограничен, они могут быть стерты только последующими нарушениями (Васенев, Таргульян, 1995). При этом обычны ситуации, когда заполнивший западину материал на отдельных участках сохраняется длительное время, тогда как в других местах следы вывала стираются последующими воздействиями (менее глубокими вывалами, корневыми ходами, распашкой и др.).

В ходе первичного почвообразования, а также в ходе восстановительных сукцессий, вывалы деревьев ведут к увеличению глубины гумусового горизонта в результате перемешивания почвы и непосредственной отсыпки гумусированного материала в «карманы» вывала; разрыхления субстрата, делающего его доступным для корней, а затем для педофауны. В итоге в спонтанно развивающемся сообществе биогенные педотурбации исключают возможность формирования любого протяженного относительно однородного горизонта, меньшего по мощности, чем глубина перемешивания почвы биотой – в лесной зоне в среднем 40–90 см, в максимуме до 2 м (Бобровский, 2003б).

Оценки времени, за которое почва на всей площади лесного биогеоценоза оборачивается вывалами, у различных авторов варьируют от первых сотен до нескольких тысяч лет. Расчеты большинства исследователей показывают, что этот срок составляет 1000–2000 лет (Дмитриев и др., 1978; Карпачевский и др., 1980; Скворцова и др., 1983; Васенев, Таргульян, 1995). Однако, следует обратить внимание, что эти расчеты, в основном, базируются на данных о распаде спелых одновозрастных древостоев, когда оборачивание почвы вывалами происходит сравнительно синхронно, и в нем принимают участие только взрослые или старые деревья. В этом случае расчеты показывают, что в результате распада одного поколения деревьев почва оборачивается на 10–15% площади сообщества. Вместе с тем необходимо учитывать, что в свободно развивающихся лесных сообществах вывалы образуют а) виды деревьев с различной продолжительностью жизни и б) деревья на разных этапах онтогенетического развития. В результате за срок жизни наиболее долгоживущих видов практически вся площадь почвы может быть затронута вывалами различной мощности. Глубокое оборачивание почвы на всей площади сообщества занимает, конечно, больше времени. При этом важным фактором педотурбации, по интенсивности способным превышать действие вывалов, является описанная выше деятельность почвенной фауны.

Совокупная скорость биогенного перемешивания почвы довольно высока, и как результат развития лесного биогеоценоза мы должны встречать почвы с хорошо развитым, сравнительно однородным гумусовым горизон-

том. Однако, условиями аккумуляции гумуса и успешного биогенного перемешивания являются наличие соответствующих групп биоты и отсутствие препятствий для осуществления их жизнедеятельности.

5.5.2. Роль антропогенных факторов в формировании почв лесного пояса

Хозяйственная деятельность человека является фактором, во многом противодействующим средообразующей деятельности природных популяций. Большинство антропогенных воздействий прямо или косвенно направлены на прерывание или изменение потоков поколений популяций животных и растений. Тем самым блокируются или редуцируются многие средообразующие функции биоты. Часто деятельность человека выступает как мощнейший фактор формирования почвенного покрова, стирающий многие результаты предшествующей жизни биоты и изменяющий характер почвообразования.

Долгое время основным способом взаимодействия цивилизации и природы были системы традиционного природопользования (Офман и др., 1998; Традиционный опыт..., 1998; Бобровский, 2001). Знание особенностей влияния традиционного природопользования на структуру и динамику биогеоценозов необходимо для изучения эволюции почвенного и растительного покрова, для разработки исторических реконструкций, понимания причин существующего разнообразия биоты и почв.

Земледелие

Большинством исследователей признается давность распространения земледелия в лесной зоне Европейской России и неизбежность связанных с ним преобразований почвенного покрова, как и живого покрова в целом. При этом оценки результатов этих преобразований существенно разнятся: в одном случае сельхозиспользование земель связывается с развитием дернового процесса, окультуриванием почв (Лебедева, Тонконогов, 1988; Карпачевский и др., 1995 и др.), в других – с интенсификацией подзолистого процесса, деградацией почв (Пестряков, 1977; Турсина и др., 1982; Караваева и др., 1985; Турсина, 1988 и др.). Известно, что при разных условиях земледелие может вести как к деградации, так и к окультуриванию почв, и поэтому вопрос о влиянии традиционного земледелия на почвенный покров следует ставить как выявление исторически и географически преобладающего процесса.

Общими чертами трансформации почвенного покрова при распашке в лесной зоне являются (по Пономаренко, 1990; Офман и др., 1998, Караваевой, 1996, 2000 и др.):

1) дезагрегация материала в результате механической обработки почвы на определенную глубину без оборачивания (при обработке бороной или сохой) или с оборачиванием (при обработке сохой с полицей, плугом);

2) синхронность отчуждения материала на большой площади – в противоположность асинхронности при естественном оборачивании;

3) обнаженность поверхности почвы в течение значительной части сезона, ведущая к интенсивной минерализации гумуса и развитию процессов поверхностной деградации;

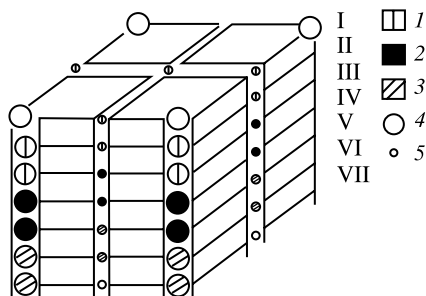


Рис. 5.28. Схема осаждения частиц из суспензии в вертикальных каналах миграции: 1 – осветленная пыль, 2 – ил, 3 – коллоиды, 4 – каналы миграции I порядка, 5 – каналы миграции II порядка. I–VII – последовательные по глубине слои (по Пономаренко, 1990). Пояснения в тексте

4) нарушение равновесия между выносом с поверхности тонких продуктов перемыва (илистые фракции) и их возвращением на поверхность в королитах червей, выбросах землероев, вывалах деревьев при естественном оборачивании.

Дезагрегации способствуют также иссушение и промораживание обнаженной почвы. Попадание атмосферных осадков на дезагрегированный субстрат приводит к перемыву материала пахотного слоя, его переносу в латеральном и фронтальном направлении, гравитационной сепарации и поверхностному отбеливанию материала (Пономаренко, 1990, 1999). Вторичные изменения – снижение степени зоогенной проработки почв, степени скоагулированности гумуса, его связи с минеральной основой, ухудшение микроагрегированности и др. (Кулинская, Скворцова, 1991). Неизменно сопутствуют земледелию нивелировка биогенного микрорельефа, развитие ветровой и водной эрозии.

По мере использования почвы под пашню происходит дифференциация почвенного профиля, обусловленная перечисленными выше факторами – дезагрегацией, поверхностным отбеливанием материала и др. Сортировка частиц при фильтрации суспензий приводит к морфологической дифференциации профиля при сохранении «каркаса» микроструктуры почвенного покрова. Распределение различных фракций по профилю подробно описано Н.А. Караваевой с соавторами (1985), Е.В. Пономаренко (1990, 1999) и др. Ниже мы приводим обобщенное описание распределения фракций по профилю (рис. 5.28).

Слой I. Верхняя часть пахотного слоя. Часть осветленной пыли осаждается в наиболее тонких каналах миграции, часть – мигрирует по более крупным каналам. Ил и соединения железа здесь практически не осаждаются. Обычно диагностируется как горизонт A1A2 или A1, реже как горизонт A2.

Слой II. Нижняя часть пахотного слоя и подпахотный слой (плужная подошва). Осветленная пыль продолжает осаждаться в тонких и начинает осаждаться в более крупных каналах миграции. Этот слой визуалью воспринимается как наиболее светлый в профиле – горизонт A2.

Слой III. Часть осветленной пыли продолжает осаждаться в наиболее крупных каналах миграции, в тонких начинает осаждаться ил. Слой выделяется как горизонт A2Bt (A2B).

Слой IV. Часть ила продолжает осаждаться в тонких, основная часть осаждается в крупных каналах миграции. Появляются глянцевые илистые пленки на поверхности педов (горизонт Bt или B1).

Слой V. Часть ила продолжает осаждаться в крупных каналах миграции, в тонких начинают осаждаться соединения железа (горизонт Bt_f или B2).

Слой VI. В каналах миграции осаждаются основная часть соединений железа (желтый оттенок поверхностей педов, охристые кольца вокруг каналов миграции на горизонтальных срезах. Горизонт Vf или B3).

Из-за особенностей упаковки структурных элементов на разных гранях одного педра может осаждаться материал различной крупности. Реально на каждой глубине можно наблюдать широкий диапазон каналов миграции и проследить последовательность осаждения фракций разного размера в каналах разного порядка.

В результате перечисленных процессов в почве формируется горизонтально протяженный осветленный горизонт с выровненной нижней границей, отличающийся от нижележащих слоев по окраске, структуре, механическому составу, содержанию гумуса и др. Наиболее осветленными обычно оказываются нижняя часть пахотного и подпахотный горизонты. Часть осветленной пыли поступает глубже, инкрустируя стенки трещин, червороин, заполняя корневые полости. Большая часть ила осаждаются ниже по профилю, чем пыль, образуя глянцевые пленки на поверхности педов. Сортировка частиц при фильтрации суспензий приводит к морфологической дифференциации профиля при сохранении «каркаса» микроструктуры почвенного покрова (Пономаренко, 1990).

Дифференциация проявляется довольно быстро – уже в первые годы распашки (Самсонова и др., 1997). При распашке именно в первые годы все почвы теряют до 30–40% общего содержания гумуса, затем темпы минерализации снижаются и содержание стабилизируется на более низком уровне (Золотарева и др., 1988). По данным В.Ф. Басевич с соавторами (1988) при распашке за 10 лет на мезоморфологическом уровне фиксируются процессы иллювиования глинистого вещества, разрушение обогащенных глинистым материалом агрегатов из горизонтов A2B и B1 – происходит элювиально-иллювиальная дифференциация материала верхней толщи.

Отметим, что поскольку в целинных (ненарушенных) почвах наиболее порозным является гумусовый горизонт, в ходе распашки он аккумулирует наибольшее количество белесой пыли – до момента преобразования профиля глубокими педотурбациями мощность доагрикультурного гумусового горизонта может быть индцирована по этому признаку. Многими исследователями отмечается относительно резкое уменьшение содержания белесой присыпки (обычно на глубине до 40–60 см), а затем глинистых кутан (на глубине до 90 см) (Герасимова и др., 1992; Караваева, 1996). С увеличением длительности распашки происходит усиление дифференциации профиля, увеличение мощности элювиального и иллювиального горизонтов. В результате формируется деградированная, выпаханная почва. К выводу об увеличении (гумусово-) глинистого и тонкопылеватого кутанного заполнения в иллювиальной толще по мере усиления окультуренности можно прийти и на основе мезоморфологического анализа (Караваева, Жариков, 1998).

Резкое усиление микробиологической и ферментативной активности, интенсификация процессов минерализации и трансформации органического вещества при земледелии требуют постоянного поступления энергетического материала. В противном случае происходит деградация, истощение почвы. Зональные особенности этого процесса проявляются лишь в скорости и уровне снижения ее плодородия (Муха, 1988).

У земледельца есть два основных пути поддержания почвенного плодородия территории – поставлять в почву энергетический материал в виде удобрений, либо предоставлять почве возможность восстановления в ходе естественной демуляции биогеоценоза. Традиционные для Центральной России системы землепользования – подсечно-огневая, трехпольная и переложная – основаны либо на реализации одного из этих принципов, либо на их комбинации.

Технология *подсечно-огневого земледелия* базируется 1) на восстановлении почвы в ходе демуляции лесного биогеоценоза при больших сроках отдыха; 2) на привносе элементов минерального питания с золой, получаемой за счет сжигания древесной растительности; 3) на мобилизации питательных веществ почвы в результате обжига. Вероятно, приоритет этих факторов смещался от первого к третьему по мере деградации почв, растительности и комплекса редуцентов.

В классическом варианте подсеки расчищенный из-под леса участок использовался под пашню 1–3 года на песчаных почвах и до 5–8 лет на суглинистых, после чего его оставляли вновь зарастать лесом или некоторое время использовали под сенокос или пастбище. Общая длительность хозяйственного цикла составляла 40–80 лет. При отсутствии внешних воздействий (рубок, выпаса скота) за это время отдыха нарабатывался новый гумусовый горизонт (без учета педотурбаций его мощность могла составлять 4–10 см), который замешивался с нижележащими горизонтами землероями и неглубокими вывалами. В результате восстанавливался единый гумусовый горизонт А1 с некоторым участием более светлых морфонов, чем А1 исходный.

Достоинствами подсечной системы для земледельца являются:

- очень высокие урожаи в первые годы, составляющие сам-10 – сам-30, а иногда до сам-70 (Третьяков, 1932; Милов, 1998); при такой урожайности размеры полей могут быть во много раз меньше, чем при других системах земледелия;

- возможность осуществления многих технологических операций (в первую очередь наиболее трудоемких – кольцевания или засекания, рубки) вне вегетационного периода;

- отсутствие значительных усилий на обработку земли – заглабление семян бороной-суковаткой или стоячей бороной;

- малое количество сорняков в первые годы в результате обжига почвы и относительной удаленности рощисты от источников семян рудеральных трав, это позволяло возделывать культуры, крайне чувствительные к засорению полей – просо, пшеницу.

Особенности воздействия подсечной системы на почвенный покров тесно связаны с использованием огня: площадь выжигаемых участков часто в десятки – тысячи раз превышала собственно посевные площади. Повторяемость пожаров в относительно короткие сроки вела к изменению видового состава биоты, связанного с этим изменением типа гумусонакопления. Возможно, во многих случаях описываемые как иллювиальные, горизонты песчаных почв можно рассматривать в качестве деградированных производных органоминеральных горизонтов. На большую степень ожелезнения верхних горизонтов как результат гипергенеза железосодержащих минералов и биогенных факторов обращает внимание А.В. Хабаров (1977). Хотя площадь обрабатываемых участков при подсеке сравнительно невелика, а

длительность цикла кажется большой, за сотни (тысячи) лет подсекой были глубоко преобразованы огромные территории (подробнее см. раздел 2.3).

Принципы, на которых основывается *паровая система земледелия*, в том числе ее основной вариант – трехполье, принципиально отличны от подсеки. Основой урожайности при трехполье являлись 1) мобилизация имеющегося в почве запаса питательных элементов за счет разрушения почвенных агрегатов почвообрабатывающими орудиями и 2) поддержание плодородия за счет внесения удобрений, главным образом навоза, во время краткого «отдыха» под паром. Для обработки почвы использовались пахотные орудия, прежде всего, соха. Чтобы уменьшить размеры комков и увеличить глубину вспашки применялась повторная обработка (двоение и троение); использовались более мощные орудия (косуля и др.).

Основное достоинство паровой системы – возможность интенсивного использования в сельхозпроизводстве всех потенциально пригодных земель. Ограничения на площадь собственно пашни накладывались необходимостью отводить значительную часть земель под сенокосы и, в меньшей степени, выгоны (до 60-х годов XX века основным местом выпаса скота оставались леса). Считается, что идеальное соотношение площадей пашен и лугов, обеспечивающее нормальное функционирование трехпольной системы, составляет 1:1,24 (Милов, 1998). В действительности такое соотношение в Центральной России никогда, по крайней мере в историческое время, не достигалось. Например, в конце XVIII века площади сенокосов были ниже расчетной нормы в Московской губернии в 4,9 раз; Псковской – в 8,2; Смоленской – в 10,4; Ярославской – в 6,3; Костромской – в 6,1; Калужской – в 10,0; Тульской – в 11,4 раз (там же, с. 216).

Заметим, что, говоря об окультуривании почвы при внесении навоза, имеют ввиду уже значительно выпаханые почвы. Нет данных о внесении навоза в лесные (только что расчищенные) почвы – лесные рощи рассматривались как более выгодная альтернатива навозной пашне (см. Морозов, 1950; Милов, 1998 и др.).

По данным источников XVII–XIX веков навоз на пашни вносился нерегулярно, в среднем один раз в 7–12 лет. При этом речь идет о полях, ближних к поселениям, дальние не унавоживались вовсе. Как отмечено выше, при отсутствии удобрения почвы деградируют, выпаживаются. «Земля, ежегодно выпаживаясь, теряет свою силу» (Болотов, 1784, с. 108 цит. по: Милов, 1998). «Как бы земля хороша не была, однако через десять, двадцать, а инде через 30 лет и более выпаживаясь, лишается растительной своей силы» (Рычков, 1784, с. 39 цит. по: Милов, 1998).

Уровень выпажанности считался критическим, если количество собранного зерна менее чем в два раза превышало количество посеянного. В этом случае пашня забрасывалась; участок зарастал лесом или использовался под выгон. «Очень часто встречаются в России большие пространства песчаных или супесчаных почв, до того истощенных сельскохозяйственной культурой, что на них возделывается лишь рожь, реже один лишь овес, по снятии же их пашня остается 2–3 года под залежью. Последняя используется как пастбище» (Гомилевский, 1897, с. 54).

Компромиссным средством поддержания почвенного плодородия при невозможности нормального унавоживания являлась *переложная система земледелия*. Она базировалась, с одной стороны, подобно трехполью, на

мобилизации питательных элементов почвы за счет разрушения агрегатов сельхозорудиями, а с другой, подобно подсеке, на частичном восстановлении почвы в ходе демуляции лесного биогеоценоза, но при небольших сроках «отдыха» (до 20 лет). Кроме того, лесной перелог был средством борьбы с сорняками и задернением почвы при выпасе (для освоения задерненной почвы требуются большие затраты сил и мощные почвообрабатывающие орудия).

По воздействию на почву переложная система в значительной мере схожа с паровой при недостаточном удобрении. За краткий срок перелога почва не успевала существенно восстановиться: в молодом состоянии деревья потребляют значительно больше питательных веществ, чем возвращают с опадом; основная часть биомассы при рубке отчуждается; срок отдыха мал для оборота почвы естественными педотурбациями и частичного возврата ила в пахотный слой и др. Часто при лесном перелогe чередовались, по сути, этапы неудобряемой пашни и дровяного леса (обычные дровяные леса располагались на участках, не пригодных для распашки – склонах оврагов и т.п.). Переложная система является единственной из рассмотренных выше, технология которой для Европейской России относительно мало варьировала (возможно, по причине ее простоты).

Важное значение для понимания последствий расчистки почв из-под леса и их последующей распашки имеют исследования *временного сельскохозяйственного пользования на вырубках*. Практика временного 3–4-летнего сельхозпользования на вырубках была широко распространена в казенных лесах Украины и Европейской России в XIX – первой трети XX века. Достоинства временного сельхозпользования для крестьян, указанные И.Х. Яницким (цит. по: Морозов, 1950, С. 227–228): «1) увеличивает землепользование крестьян; 2) дает возможность сеять злаки, требующие целинной земли (например, просо); 3) крестьяне получают отличные урожаи хлебов без навозного удобрения, причем весь навоз может быть положен на собственные поля; 4) увеличивается количество солоmistых продуктов в крестьянских хозяйствах, что облегчает содержание скота и производство навоза в крестьянских хозяйствах».

По масштабам воздействий и последствиям для развития почвенного покрова, временное сельхозпользование, конечно, несопоставимо с другими видами земледелия. Однако, исследование влияния на почвы сельхозпользования на лесосеках – по сути, единственный вариант экспериментов, детально показывающих динамику свойств лесной почвы в первые годы после распашки. Обзор работ, посвященных влиянию временного сельскохозяйственного использования лесосек, приведен в трудах А.Б. Жукова (1949), Н.П. Ремезова и П.С. Погребняка (1965). В целом, для временного сельхозпользования характерны все черты распашки, отмеченные выше. Все авторы особо обращают внимание на уплотнение почвы, снижение ее воздухоемкости и водопроницаемости. Н.П. Ремезов и П.С. Погребняк (1965, с. 269, 271) указывают, что после распашки в почве «недостает какого-то фактора, который присутствует в почвах естественных лесов, не знавших сельскохозяйственного пользования... Очевидно, это специфическая почвенная фауна, которая при распашке уменьшается в числе и в видовом составе. Истребленная частично или полностью во время пахоты и не восстановившаяся или восстанавливающаяся медленно и в малом числе, она не в состоянии проти-

востоять процессу оседания и уплотнения пахотного горизонта, структурные отдельности которого разрушены пахотой. Именно уроном, который нанесен почвенной фауне сельскохозяйственным использованием, объясняется поразительная долговечность посадочных борозд, сохранявшихся в старых лесных культурах по сельскохозяйственному использованию в течение десятилетий». Медленность заселения целинной почвенной фауной участков культур, которым предшествовало сельхозпользование, отмечает А.И. Зражевский (1954).

Временное сельхозпользование производит значительное изменение в химическом составе почвы, в составе и численности микрофлоры и в интенсивности микробиологических процессов. При значительном и неблагоприятном изменении физических свойств верхнего горизонта почвы в первые годы пахоты в нем увеличивается подвижность ряда питательных элементов. Количество гумуса в первые годы падает незначительно, кислотность снижается, появляется наиболее продуктивный азотобактер – азотобактер – и увеличивается количество другого азотобактера – клостридия. Повышается количество валового азота и интенсивность нитрификации, увеличивается подвижность фосфора и калия. Благоприятные условия длятся не более трех лет, далее происходит уменьшение количества подвижных элементов до величины меньшей, чем в исходных лесных условиях. Особенно резко это сказывается на песчаных почвах. В целом, по технологии и последствиям, временное сельхозпользование на вырубках оказывается ближе всего к подсечному земледелию.

Обзор особенностей влияния земледелия на лесные почвы мы хотим завершить теми же словами, что и швейцарский лесовод Бюргер заключил свою обширную работу «*Physikalische Eigenshatten der Wald – und Freilandboden*» («Физические свойства лесных и полевых почв») (Burger, 1924 цит. по: Ремезов, Погребняк, 1965, с. 275): «Следует быть довольным, если почва, будучи закультивированной после временного сельскохозяйственного пользования, сможет восстановить свое плодородие до степени природного луга в течение одного оборота рубки. Для поднятия плодородия до степени хорошей лесной ей необходимо, по меньшей мере, две генерации».

Рубки

В лесных областях рубки неизменно сопутствовали человеку с давних времен. При приисковых рубках или выборочных рубках малой интенсивности почва непрерывно находится под пологом древесной растительности. В результате этого в сообществе сохраняется лесная среда; основное воздействие заключается в отчуждении биомассы и препятствовании оборачиванию почвы вывалами.

Наиболее существенны преобразования почвы и экосистемы в целом при сплошных рубках. Считается, что в лесах Европейской России они получили широкое распространение в 1930-х годах. Однако, сплошные рубки являются неотъемлемой частью технологии подсечного земледелия; сплошные рубки и выборочные рубки высокой интенсивности, по воздействию на экосистемы схожие со сплошными, в разной степени практиковались во всех категориях лесов: дровяных, строевых, корабельных (Пономарев, 1901). По словам Г.Ф. Морозова (цит. по: Мигунова, 2001, с. 374), «к числу

общепринятых лесоводственных истин относится и то положение, что почва ухудшается с вырубкой леса. Она теряет гумус, уплотняется, становится суше и вообще, как говорят лесники, дичает».

В северных районах одним из важнейших последствий сплошных рубок является заболачивание вследствие изменения гидрологического режима. Оно обусловлено значительным увеличением количества осадков, поступающих на поверхность почвы и уменьшением влаги, испаряемой в результате транспирации растений. Увеличение содержания влаги уменьшает аэрацию почвы. Чем беднее средне и сильно увлажненные почвы, тем вероятнее их заболачивание. Таким образом, имеет место «цепная реакция» – верхние горизонты почв обедняются в результате рубок, пожаров и других воздействий, что увеличивает вероятность их временного или длительного заболачивания. Немаловажна для развития заболачивания роль растительности, развивающейся на рубках на первых стадиях сукцессии. В условиях значительной гумидности после рубки древостоя формируется сплошной моховой покров. Обладая значительной влагоемкостью, мхи снижают газообмен между атмосферой приземного слоя и почвой, ухудшают ее аэрацию, что создает условия для увеличения влажности верхнего слоя почвы, способствует повышению уровня верховодки, прогрессирующему оглеению (Ремезов, Погребняк, 1965; Работнов, 1983).

При сплошных рубках создаются условия для минерализации подстилки и других растительных остатков. Происходит обогащение верхнего горизонта почвы доступными формами элементов минерального питания растений, особенно азота, нередко снижается кислотность почвы. На многих рубках в первые годы после рубки леса наблюдается интенсивная нитрификация, которая связана с образованием в результате разложения растительных остатков значительных количеств аммония, не используемого полностью живыми растениями. Часть нитратов может вымываться с поверхностным и внутрпочвенным стоком (Работнов, 1983).

В целом, степень воздействия рубок на экосистему зависит от исходного состояния растительности и почвы, способов рубок (выборочные, сплошные и др.), размера лесосеки, используемой технологии лесосечных работ (в том числе способов трелевки), мероприятий по очистке лесосек (складирование порубочных остатков, их сжигание и др.). Важную роль играет характер дальнейшего использования лесосеки (создание лесных культур, выпас, временное сельхозпользование и др.). Принципиальное значение имеет и оборот рубки, по сути являющийся временем, отводимым почве на восстановление.

Издавна в умеренной зоне практиковался крайне малый оборот рубки деревьев, составлявший: 40–80 лет при подсеке, 10–20 лет при перелоге и 10–30 лет в дровяных лесах. (В центральных и южных губерниях России дровяные леса занимали основную часть лесопокрытой площади, доля строевых и корабельных лесов редко превышала 10%.) Малый оборот рубки деревьев ведет к истощению почвы, поскольку при рубке исключается из круговорота основная часть биомассы, кроме того в молодом состоянии деревья тратят больше питательных веществ, чем отчуждают с опадом. Период наибольшего прироста органического вещества и потребления наибольшего количества элементов питания наблюдается в дубняках в возрасте около 25 лет, осинниках – около 30 лет, сосняках – 30–50

лет. Например, дубовым древостоем в 24 года удерживается в 2–4 раза больше азота и кальция, чем тем же древостоем в других возрастах (Ремезов, 1961). Таким образом, вырубая лес с интервалом 10–40 лет, за единицу времени получают больше древесины, пусть и низкокачественной. Платой за такую интенсивность является, прежде всего, уменьшение плодородия почв. Однако, в условиях быстро растущего дефицита дров дровяные леса были единственным средством избежать полного уничтожения лесов вообще (см. Арнольд, 1891).

Диагностическими признаками рубок в почве являются ориентация ходов землероев (кратов или грызунов), следы корней от срубленных деревьев (см. Пономаренко, 1999). На протяженных траншеях можно различить следы сплошной и выборочной рубки. В последнем случае корни и корневые ходы, относящиеся к разновременным рубкам, имеют разную сохранность за счет перемешивания землероями после разложения древесины, разную четкость контура и оттенок заполнения, разные доли минеральной части в заполнении (Пономаренко, 1999).

Кроме собственно рубок большое значение для отчуждения биомассы до недавнего времени имели сбор хвороста и вырубка сухостоя, практиковавшиеся во всех, в том числе государственных, лесах.

Сбор лесной подстилки

Другой фактор, который с давних времен, в совокупности с рубками, практически нацело исключал возможность поступления древесной органики в почву и катастрофически уменьшал гумусообразование в лесах – сбор листовного опада (лесной подстилки). Обнажение почвы в сезон дождей (время сбора подстилки – обычно осень) стимулировало также развитие поверхностных процессов деградации.

Резкое отрицательное влияние сбора лесной подстилки на почву показано еще работами Е. Эмбермайера и Е. Раманна в конце XIX века (Embermaier, 1876, Ramann, 1911 по: Ремезов, Погребняк, 1965). Было констатировано снижение количества гумуса, азота, кальция, магния, фосфора, значительное уплотнение верхнего горизонта, особенно на глинистых почвах, потеря почвой ее структуры и ее архитектоники. В ходе сравнительных исследований роста насаждений на нетронутых и сгребаемых участках было установлено, что в случае песчаных почв под сосняками даже однократное отчуждение подстилки чревато обеднением почвы и падением прироста, сказывающемся даже спустя несколько десятилетий. В насаждениях сухих и свежих боров в подстилке сосредоточено до 50% всего запаса кальция, магния, фосфора и калия, обращающихся в годичном круговороте почвы насаждения. Было показано (W. Wittich, 1952, 1956, по: Эвальд, 1980), что сбор подстилки сильно ухудшает биологическое состояние верхних горизонтов почв, азотное питание фитоценоза, снижает запасы органического вещества.

Следует обратить внимание на то, что при сборе подстилки угнетается значительное число видов почвенной фауны. Особенно ярко это проявляется в хвойных и смешанных лесах, где подстилка служит основным местом обитания большинства видов мезофауны. Длительный сбор подстилки, в сочетании с иными воздействиями (пожарами, выпасом скота) может приводить к исчезновению этих видов из состава экосистемы, изменению детрит-

ных цепей и, как следствие, типа гумусонакопления. На бедных субстратах после длительного сбора подстилки восстановление фауны может происходить чрезвычайно медленно.

Известно давнее и широкое использование листовного опада в Европе (Арнольд, 1895; Вальтер, 1972). По сведениям В. Гомилевского (1897), в России в крестьянском хозяйстве издавна для подстилки в хлевах используют вереск, мох, болотную землю или торф, болотные травы, растущие по лесным омшарам, превосходную лесную подстилку, а также ветви хвойных (преимущественно ели и пихты). Известно о повсеместной распространенности этой практики в XVIII–XIX веках. С. Скворцов (1865) называет сбор лесной подстилки важнейшим «посторонним использованием леса». На второе место он ставит «употребление лесной почвы для пастбы скота и сенокоса».

Лесной выпас

Выпас скота в лесах Европы был чрезвычайно распространенным явлением, вероятно, с бронзового века. Первые документальные свидетельства о пастбе в лесу в Центральной Европе относятся к VII веку (Арнольд, 1895; Vera, 2000). В лесных областях в связи с дефицитом расчищенных из-под леса земель и необходимостью их использования для пашен и сенокосов лес являлся основным местом содержания скота в течение всего вегетационного периода. Выпас не был строго приурочен к ближайшим окрестностям населенных пунктов – сказывался приоритет посевных площадей. Скот отгоняли на расстояние до нескольких километров от поселения. В центральных и северных районах Европейской России традиционно практиковалось, так называемое, молочное скотоводство, основным назначением которого было обеспечить удобрением (навозом) пахотные земли. («По общепринятому у нас взгляду, скотоводство не играет в хозяйстве самостоятельной роли и является, главным образом, производителем навоза» – Гомилевский, 1897, с. 4). Для выпаса использовались как крестьянские, частные, так и казенные леса: в конце XIX – начале XX века пастба скота в казенных лесах являлась самым доходным, после сенокосения, видом лесных пользований (Отчет..., 1905).

У культур с кочевым или полукочевым образом жизни широко практиковалось выжигание лесов под пастбища – как в южных, лесостепных и степных, так и в северных, ныне тундровых и притундровых районах. На Европейском Севере лесной выпас был широко распространен, по крайней мере, до 30-х годов XX века (Шенников, Бологовская, 1927). Пасли скот в обычных лесах («в угодьях, сохраняющих лесной ярус»), на лесных болотах, на гарях и вырубках и др. В центральных районах Европейской России выпас в лесу был значительно сокращен в 1960-е годы, и практически прекращен к 1990-му году.

Детальные исследования воздействия выпаса скота на лесные почвы были проведены П.К. Фальковским и П.С. Погребняком (см. Жуков, 1949; Ремезов, Погребняк, 1965). Под влиянием пастбы происходит уплотнение верхних почвенных горизонтов, по крайней мере, до глубины 20 см. Наиболее яркое последствие пастбы для физических свойств почвы – резкое уменьшение общей скважности верхних горизонтов почвы при увеличении

капиллярной скважности. Уплотнение ликвидирует в первую очередь более крупные поры, которые в конечном итоге смыкаются (затворяются) и превращаются в мелкокапиллярные. Исследования горных лесных почв, проведенные А.С. Владыченским с соавторами (1994), показали увеличение плотности сложения почв до 1,5 раза при уменьшении содержания гумуса в верхних горизонтах в 1,5 – 3,0 раза.

Одновременно с уплотнением верхнего горизонта изменяется режим влажности почвы: верхние уплотненные горизонты в течение года испытывают контрастный режим увлажнения. После дождей они переувлажняются, в летнее время пересыхают в большей степени, чем неуплотненные (особенно целинные) лесные почвы. Из-за медленной фильтрации влаги верхним уплотненным горизонтом, увеличения потерь влаги на «физическое испарение», нижние горизонты почв, особенно глинистых, испытывают иссушение, иногда до пределов неусвояемой влаги. Уплотнение и вызываемое им пересыхание почвы изменяют азотный баланс почвы, понижают эффективность азотфиксации, аммонификации и нитрификации почвы.

В условиях интенсивного выпаса возникает не свойственный лесу в нормальных условиях поверхностный сток. По мере уплотнения почвы он возрастает не только на склонах, но и на ровных участках. По данным С.С. Соболева (1956, цит. по: Ремезов, Погребняк, 1965), при утрате подстилки и уплотнении верхних горизонтов почвы жидкий сток, т.е. снос частиц почвы, в лесу составляет до 60–70% осадков, при этом проявляется поверхностная, а местами и глубинная эрозия склонов. На сбоях формируются водотоки – размыты, врезающиеся в лес чаще всего со стороны расположенных выше подвергнутых скотосбою лесных опушек или приопушечных лужаек. В течение относительно короткого времени они способны превращаться в овраги, проходящие через лес. Можно предположить, что именно с неумеренным лесным выпасом на протяжении многих сотен лет связано формирование сильнорасчлененного эрозионного рельефа в зонах широколиственных лесов и лесостепи, в первую очередь на лессовидных суглинках и песчаных породах.

При выпасе в лесу объедается и затаптывается подрост и подлесок при длительном сохранении взрослых деревьев: выпасаемые леса имеют «парковый», саванноподобный облик. При прекращении возобновления деревьев формируются пустыри – в зависимости от интенсивности выпаса и исходного состояния почв это могут быть как сравнительно богатые луга, так и вересково-лишайниковые пустоши (Гомилевский, 1897; Spek, 1998). В результате сбоя травяного покрова и затаптывания подстилки поверхность почвы обнажается, начинается процесс поверхностного перемыыва частиц – происходит осветление верхнего горизонта почвы.

На почвах легкого механического состава интенсивный выпас может вести к прогрессирующему развитию дефляции и опустыниванию. Для самых разных областей Европы начало антропогенной дефляции от разрушения песчаных почв из-за выпаса домашнего скота и распашки супесчаных и даже суглинистых с песчаным скелетом почв исследователи датируют эпохой бронзы; особенно интенсивное развитие это явление получило в железном веке (Van Gijn, Waterbolk, 1984; Гаель, 1990).

Пожары

Огонь – постоянный спутник человека на протяжении многих тысячелетий. Кочевники-скотоводы на юге и оленеводы на севере постоянно проводили палы для обновления и расширения пастбищ. Сжигание окольцованных и срубленных деревьев было непременным элементом подсечного земледелия. Наиболее характерны лесные пожары для территорий с, так называемым, напочвенным типом накопления органических остатков (грубый гумус). Такой характер гумусонакопления создает возможность быстрого распространения пожара по поверхности и обуславливает высокую пожароопасность.

Наиболее высокие температуры при низовых пожарах имеют место на поверхности почвы, где они в зависимости от характера сгораемого материала достигают 300–500 °С, а при горении сухих древесных остатков поднимаются до 600–900 °С и более.

В результате пожара обедняется население почвенных беспозвоночных, при этом в таежной зоне наиболее велики потери среди обитателей подстилки: дождевых червей, моллюсков, косянок (Кулешова и др., 1996). Показательны результаты исследования воздействий на население почвы однократного сжигания пожнивных остатков зерновых культур, проведенные В.Ф. Вальковым с коллегами (1996) в Ростовской области. В верхнем почвенном слое (0–5 см) почвообразующие животные исчезали; в нижележащих слоях (в опыте – до 20 см) уменьшалась их численность. В целом численность клещей, ногохвосток, жесткокрылых в опыте уменьшилась в три раза. Отмечено резкое устойчивое уменьшение численности разных групп микроорганизмов и активности дыхания почвы, особенно в слое 0–5 см. Наиболее чувствительны к выжиганию оказались азотобактер, бактерии и актиномицеты (снижение численности в 325–694 раза), более устойчивы микроскопические грибы (снижение численности в 200–315 раз). Таким образом, происходит исчезновение основных деструкторов растительного опада, что приводит в конечном результате к снижению биологической активности почв.

Сгорание травяно-мохового покрова, подстилки, почвенного перегноя ведет к единовременному освобождению из сгорающих органических веществ заключенных в них зольных элементов, улетучиванию в атмосферу содержащихся в этом органическом веществе углерода, азота и (в какой-то части) серы, фосфора, калия. Существенное значение имеет единовременное освобождение заключенных в сгораемых растительных материалах зольных элементах, которые освобождаются преимущественно в форме растворимых карбонатов и сульфатов. В условиях сравнительно медленного восстановления растительности на горячих это создает опасность вымывания и вовлечения в большой геологический круговорот значительной части образуемых растворимых солей. Особенно велика эта опасность при верхних пожарах, когда вследствие гибели древостоев резко сокращается вовлечение элементов в биологический круговорот (Ремезов, Погребняк, 1965).

Подстилка и моховый покров представляют собой своего рода биологический фильтр, препятствующий проникновению в лежащие ниже слои почвы более богатого кислородом атмосферного воздуха. Его сгорание должно повышать аэрацию почвы, способствовать развитию окислительных процессов. Повышается микробиологическая активность почвы, на более бога-

тых почвах интенсивно идут аммонификация и нитрификация (Работнов, 1983). В результате достигается эффект, аналогичный описанному выше для неудобряемой пашни: из-за интенсификации обменных процессов при отсутствии дополнительного «энергетического топлива» органическое вещество почвы «выгорает», минерализуется. Скорость потери (минерализации) гумуса за первые 100–200 лет может составлять 50–70% гумуса от запасов в фоновых почвах (Александровский, 1984).

В то же время лишенный защитного действия лесной подстилки поверхностный слой почвы под влиянием ударов дождевых капель утрачивает пористость и заиливается (Ремезов, Погребняк, 1965); обнажение минеральной поверхности приводит к поверхностному перемыву слабосвязного минерального материала (Пономаренко, 1999). В почвах, обладающих структурным комковатым перегнойным слоем, сгорание перегноя приводит к обесструктуриванию, распаду структурных отдельностей. Содержание водоустойчивых агрегатов (крупнее 2 мм) в слое 0–30 см уменьшается после пожаров в два раза (Стефин, 1981). Одновременно при действии высокой температуры мелкие частицы (пыль, глина) спекаются, образуя прочные комочки, трудно поддающиеся разрушению. Исследователи отмечают заметное увеличение плотности почвы под влиянием огня (до 2,5 раза), уменьшение общей, капиллярной и некапиллярной скважности на горячих; последующее снижение водопроницаемости и воздухообмена. Особенно неблагоприятно воздействие пожаров на физические свойства поверхностного слоя почвы в сочетании с рекреацией, выпасом. В подобных условиях и через 25 лет после пожара физические свойства поверхностного слоя почвы и напочвенного покрова не восстанавливаются, а, наоборот, ухудшаются (Каплюк, Поляков, 1980). Резкое уменьшение водо- и воздухопроницаемости увеличивает поверхностный сток; часто ведет к заболачиванию (Трутнев, Былинкина, 1951).

Для территорий с почвами легкого механического состава влияние пожаров на почвы многократно превышает влияние земледелия. Более высокая по сравнению с суглинистыми почвами скорость смыва, большая водо- и воздухопроницаемость обуславливают здесь быстрые потери гумуса.

Основным признаком пожаров в почвенном профиле является присутствие углей. В случае многократных пожаров и длительного отсутствия перемешивания почвы вывалами (например, вследствие рубок) угли могут залежать слоями (переслоенные несгоревшей подстилкой или минеральным материалом). При вывалах угли могут сохраняться в переднем клине провернутых вывалов или в периферийной отсыпке непровернутых вывалов. Характер углей (размер, окатанность) говорит о времени, прошедшем после пожара, а также о событиях, способствовавших видоизменению первоначальной формы углей. Так, при оборачивании почвы в ходе распашки угли измельчаются. В песчаных почвах они некоторое время сохраняют исходную пластинчатую структуру, затем могут превращаться в однородную углистую массу. За счет прокрашивания диспергированным углем отдельные морфоны или целые горизонты песчаных почв могут приобретать серую окраску. В суглинистых почвах окатанные угли накапливаются в подпахотном слое или корневых ходах и маскируются белесой присыпкой, вместе с тем сохраняя твердость, характерный угольный цвет на изломе. Ряд морфологических признаков, формирующихся в почвах под действием пожаров, описан также Ф.Р. Зайдельманом и А.П. Шваровым (2002).

Как отмечено выше, следствием пожаров является поверхностное осветление почвы, разрушение красящих пленок минеральных частиц на глубину до нескольких сантиметров. Окраска частиц может приобретать красноватый оттенок (от розового в перемытых песках до малинового в случае исходно хорошо гумусированного материала) за счет окисления соединений железа при прокаливании.

Важными диагностическими признаками давности пожаров на исследуемой территории являются видовой состав растительности, наличие пожарных подсушин на стволах деревьев, мощность грубогумусовой подстилки. Недавно пройденные пожаром участки диагностируются по наличию пиротфильных трав (*Chamerion angustifolium*, *Rubus idaeus*, *Pteridium aquilinum*, *Calamagrostis epigeios* и др.) и пиротфильных мхов (*Funaria hydrometrica* и др.). В целом, для лесных территорий, многократно подвергавшихся действию пожаров, характерно уменьшение в напочвенном покрове доли трав, господство мхов, лишайников, кустарничков (Корчагин, 1954; Кулешова и др., 1996 и др.). Изменение состава напочвенного покрова определяет, в свою очередь, изменение характера гумусонакопления (образование грубого гумуса).

Таким образом, многократное воздействие огня в восточно-европейских лесах (особенно на песчаных и щебнистых почвах) приводило к разрушению гумусового горизонта, изменению состава растительности и животного населения почв, к смене типа гумусонакопления.

Создание лесных монокультур

История создания лесных культур насчитывает не столь большой срок, как рассмотренные выше антропогенные воздействия; к методам традиционного природопользования эта деятельность может быть отнесена несколько условно. Однако, на протяжении последних столетий в Европе лесопосадки являются важным фактором формирования состава и структуры лесных экосистем (Вальтер, 1982; Речан и др., 1993; Бобровский, 2002). Наиболее подробно исследовано влияние на почву чистых хвойных насаждений, начало создания которых в Центральной и Западной Европе относят к XIV веку (Арнольд, 1895; Вальтер, 1982).

Выращивание чистых хвойных насаждений воздействует на почву, особенно на ее верхние слои, через изменение количества и качества свойств опада, через поступление световой радиации на поверхность почвы, через задержание осадков кронами и др. В результате изменяются водный, воздушный и тепловой режимы почвы; биомасса, видовой состав и активность почвенных организмов; мощность и свойства подстилки; запас, свойства и распределение гумуса в профиле (Эвальд, 1980).

При замене широколиственных лесов культурами ели на почвах с большим содержанием фракции пыли и бедных кальцием, особенно на лессовидных суглинках, часто наблюдается не только существенное ухудшение состояния органического вещества, но и значительное уплотнение даже подпочвы, усиление поверхностного переувлажнения, что сопровождается большей подверженностью древостоев ветровалам, а в районах с небольшим количеством осадков приводит к частым летним засухам, значительно снижающим продуктивность насаждений, вызывает массовое размножение вредных насекомых в них и т.д. (Эвальд, 1980).

Описанные выше воздействия на почву характерны не только для монокультур, но и в целом для моно- и олигодоминантных по составу древесного яруса лесных сообществ. Как известно, к последним можно отнести большую часть современных лесов на территории Европы; значительная их доля, как и многие лесные монокультуры, произрастают на бывших пахотных землях.

К основным негативным последствиям произрастания монодоминантных лесов можно отнести подавление активности почвенной фауны; изменения свойств подстилки и гумусового горизонта; катастрофический характер смены поколений (через массовый ветровал или ветролом), вызывающий развитие поверхностных процессов деградации почв.

Общие черты влияния антропогенных факторов на почвы. Роль поверхностных процессов в деградации почв

Предшествующий обзор роли антропогенных факторов в формировании почв позволяет заключить, что практически все хозяйственные воздействия, являвшиеся элементами традиционного экстенсивного природопользования в лесной зоне, прямо или косвенно оказывали деградирующее влияние на почвы. Антропогенные факторы на протяжении тысяч лет так или иначе препятствовали спонтанному развитию сообществ и восстановлению почвенного покрова лесной зоны.

Отметим основные воздействия на компоненты лесного биогеоценоза, свойственные большинству операций традиционного природопользования:

1) воздействия на фитострату – отчуждение растительной биомассы; изменение состава и структуры растительных сообществ, которое, в свою очередь, сказывается на количестве и качестве растительного опада (по сути, это воздействие и на мезострату), на способности популяций растений осуществлять такие средообразующие функции как педотурбации и создание/поддержание лесной среды (влияние также на мезо- и педостраты);

2) воздействия на мезострату – непосредственное уничтожение подстилки и ее обитателей, нарушение структуры и состава популяций сапрофагов; лишение почвы защитного экрана и др.;

3) воздействия на педострату – дезагрегация и разрушение почвенной массы в результате механических воздействий; усиление роли иссушения и промораживания, ухудшение физических свойств почвы (уменьшении аэрации и водопроницаемости); обеспечение условий для развития глеевого процесса и др.

В заключение мы хотим еще раз коснуться проблемы поверхностной деградации почв (отчасти уже рассмотренной выше). Многие ученые отмечали недостаточность внимания к процессам, происходящим на границе почвы и дневной поверхности, в то время как именно они часто имеют ключевое значение для почвообразования (Зонн, 1993; Пономаренко и др., 1993; Дюшофур, 1998). Именно на поверхности почвенный материал подвергается наиболее жестким воздействиям и сильным изменениям. В наибольшей мере гранулометрический и химический состав почвы меняется за счет бомбардировки минеральных частиц дождевыми каплями (Ремезов, Погребняк, 1965; Пономаренко и др., 1993). Важную роль играет сила удара дождевых капель о землю. Наиболее благоприятствуют поверхностному отбеливанию

моросящие дожди; при ливнях высокая скорость выпадения осадков обеспечивает экранирование поверхности почвы слоем воды (в этом случае преобладает латеральный сток с переносом неразрушенных частиц).

По мере того, как макроагрегаты разрушаются дождями, высвобождаются тонкие минеральные частицы, ранее защищенные гидрофильными органическими молекулами. Они становятся способными к переносу и переотложению (Караваева, 1996; Elzein, Balesdent, 1995, цит. по: Дюшофур, 1998). Частицы дезагрегированного материала при дожде взмучиваются и образуют суспензию, которая заполняет пространство между сохранившимися агрегатами. Грязевая корка выступает как своеобразный экран, который блокирует каналы миграции и не пропускает взмученные частицы вниз. Происходит поверхностный перемыв почвенного материала, сопровождающийся снятием красящих пленок с поверхности частиц в результате их многократных соударений и встряхивания. При перемещении с водой идет гравитационная сепарация частиц: в случае как бокового, так и внутрпочвенного стока крупные частицы (такие как зерна кварца) менее подвижны и осаждаются раньше, чем мелкие (ил, коллоиды) (Пономаренко, 1990; Пономаренко и др., 1993). Схема осаждения частиц при переносе в глубь профиля рассмотрена выше, при обсуждении последствий распашки (см. рис. 5.28.).

По сути, описанный процесс можно определить как лессиваж (см. Elzein, Balesdent, 1995, цит. по: Дюшофур, 1998). При этом интенсивность лессиважа зависит, с одной стороны, от активности указанных поверхностных процессов, «поставляющих» дезагрегированный материал, а с другой, от состояния внутрпочвенных каналов миграции. По мере увеличения кутанного заполнения подпахотной толщи число каналов миграции и их размер значительно уменьшаются. Это приводит к уменьшению водопроницаемости, изменению характера водного режима и, в конечном итоге, к развитию поверхностного оглеения (Зайдельман, 1998). Соответственно, при длительном воздействии поверхностных факторов деградации роль лессиважа в изменении почвы уменьшается, а оглеения – усиливается.

Обратная ситуация наблюдается при возобновлении биогенных педотурбаций, создающих новые каналы миграции для внутрпочвенного стока и переноса материала. Глеобразование затухает, на некоторое время усиливается лессиваж, а затем, при благоприятных условиях для протекания восстановительной сукцессии, главная роль в развитии профиля может перейти к гумусонакоплению (результатирующему гумусообразованию и биогенные педотурбации).

В тех случаях, когда воздействия приводят к значительным преобразованиям в составе растительности и животного населения, происходит изменение характера почвообразования: интенсивности почвообразующих процессов, типа накопления гумуса и др. Поверхностный характер гумификации в лесных почвах, наряду с ведущей ролью состава напочвенного покрова и «подстилочных» видов почвенной фауны, делает эти почвы уязвимыми по отношению к действию описанных выше антропогенных факторов. Изменение направления почвообразования может происходить даже при сравнительно редком действии агентов нарушения (например, лесных пожаров в бореальной зоне).

Наблюдаемые проявления связей между различными вариантами дифференциации почвенного профиля, с одной стороны, и географическими и

геологическими особенностями территории, с другой (см. Лебедева и др., 2002), могут определяться:

1) соответствующими особенностями действия факторов деградации – например, различием воздействия на обнаженную почву ливневых и морозящих дождей; разной степенью устойчивости к воздействию распахки, пожаров и др. песчаных и глинистых почв;

2) зависимостью от климата интенсивности биологических процессов, в том числе скорости гумификации, продолжительности оборота поколений в популяциях (прежде всего ключевых видов) и, соответственно, скорости сукцессий и др.;

3) региональными и местными чертами развития систем традиционного природопользования – например, наиболее давнее земледельческое освоение южной и затем центральной части лесной зоны; различная сложность земледельческого освоения песчаных и глинистых почв;

4) связями географических особенностей территории с социально-экономическими и политическими факторами, в свою очередь определяющими характер и интенсивность преобразования живого покрова.

5.5.3. Сукцессионные процессы в почвенном покрове лесных территорий

Критерии сукцессионного и климаксного состояния лесных почв, которые учитывали бы роль биогенных педотурбаций и антропогенных преобразований в формировании почв, разработаны сравнительно слабо. В качестве одного из основных признаков зрелой (здесь синоним климаксной) почвы обычно рассматривается наибольшая дифференциация ее профиля, присутствие в нем осветленного подзолистого или элювиального горизонта. Характерные времена развития почвы до зрелой стадии для лесной зоны оцениваются в 2000–5000 лет (см. Караваева, 1982; Александровский, 1984 и др.). Такое положение связано с тем, что «в современном почвоведении образование почв представляется как процесс медленной, возможно тысячелетней, накопительной эволюции, в ходе которой возникает почвенный профиль, состоящий из набора горизонтальных слоев. Течение растворов и суспензий через неподвижный пористый субстрат – осаждение, растворение и преобразование веществ из этих растворов и суспензий, приводящее к изменению окраски, химического, гранулометрического составов, структуры и других свойств – считается главной причиной формирования почвенных горизонтов» (Пономаренко и др., 1993, с. 16). Л.О. Карпачевский и А.И. Морозов (1994, с. 122) отмечают, что до сих пор преобладает подход к почве как к некоторой мертвой «пористой губке».

Выше было показано, что почва не является неподвижной матрицей – биогенные педотурбации могут кардинально изменять ее структуру за сравнительно небольшое время (десятки – первые сотни лет). Несмотря на многочисленные исследования роли животных и растений в почвообразовании, их результаты, к сожалению, до сих пор не вошли в число ключевых моментов при рассмотрении генезиса почв. Такое заключение следует, например, из рассмотрения многочисленных учебников почвоведения, где обычно отдельный раздел посвящен разнообразию почвенной фауны и флоры, но де-

тельность ее не берется в расчет при обсуждении проблем генезиса почв различных зон, формирования их состава и структуры.

«Оживление» почвы – принятие средообразующей деятельности биоты как ведущего фактора формирования структуры биогеоценоза – диктует необходимость соотнесения признаков сукцессивности и климаксности почв с результатами этой деятельности. С этой точки зрения основным критерием длительного спонтанного развития почвы и, соответственно, ее стабильного, климаксного состояния является недифференцированное (слабодифференцированное) строение профиля в пределах глубины биогенных педотурбаций. Как отмечалось выше, для лесных экосистем последняя может быть оценена из рассмотрения глубин существующих ветровальных западин и глубины расположения субгоризонтальных опорных корней деревьев. В случае стабильности почвенного покрова мощность недифференцированного, равномерно гумусированного, горизонта примерно соответствует глубине расположения опорных корней деревьев и ветровальных западин. Соответственно, основным критерием сукцессионности почвенного покрова может служить присутствие в профиле значительных морфологических неоднородностей или геологических текстур на глубине меньшей, чем глубина биогенных педотурбаций (Пономаренко, 1999).

В целом, определение направлений сукцессионных изменений почвы может производиться на основе морфологического анализа строения профиля при руководстве принципом «остаточных форм» (Пономаренко, 1999). При этом профиль представляется как мозаика вложенных морфонов, образование которых является результатом экзогенных и эндогенных воздействий на биогеоценоз. Последовательность и интенсивность различных воздействий устанавливается при анализе материала, заполняющего формы (морфоны) разного возраста.

Ситуации, когда мощность равномерно гумусированного горизонта равна глубине современных ветровальных западин, но на еще большей глубине также наблюдаются следы биогенных педотурбаций (вывалов, опорных корней, ходов землероев), означают, что в настоящее время перестройки почвенного покрова не происходит, но есть признаки значимых изменений в прошлом.

Формирование осветленного подзолистого или элювиального горизонта и, соответственно, почв с дифференцированным профилем чаще всего является результатом действия экзогенных по отношению к живому покрову факторов деградации. Почвы подзолистого ряда, характерные для значительной части лесной зоны, представляют собой сукцессионные варианты, различные по степени и характеру деградации, по давности начала демутации (при ее наличии).

В настоящее время большинство ученых рассматривают формирование осветленных (элювиальных, подзолистых) горизонтов почв как результат совокупного действия трех процессов: оподзоливания, лессиважа, оглеения (Добровольский, 1976; Добровольский 1999; Герасимова и др., 1992). Вычленив вклад каждого из этих процессов в формирование почв часто представляется затруднительным. «Оподзоливание – процесс, которому посвящена огромная литература и ... который остается до сих пор невыясненным и спорным, различно характеризуемый разными школами почвоведов ... Легче назвать признаки оподзоливания, и то разные, согласно концепциям раз-

ных школ, чем определить существо процесса из-за противоречивости взглядов» – (Розанов, 1983, с. 272).

Выше было показано, что характер традиционного природопользования и давность хозяйственного освоения лесной зоны Восточной Европы позволяют рассматривать деятельность человека как фактор, в большинстве случаев являющийся основной причиной деградации почв и формирования ареалов почв с дифференцированным профилем. Так, основной причиной широкого распространения деградированных почв в Центральной России является, вероятно, затянувшийся на неопределенный срок переход от подсечно-огневой системы к трехполью, исключавший как нормальное унавоживание, так и естественное восстановление почв (Офман и др., 1998; Бобровский, 2001). Имеются многочисленные описания регрессивной эволюции почв под действием антропогенных факторов, когда формирование элювиального и иллювиального горизонтов происходило за период от нескольких десятков до первых сотен лет (Караваева, 1982; Спек, 1998).

Во многих случаях действие антропогенных факторов подобно спусковому механизму, приводящему к долговременным изменениям биогеоценозов в ходе восстановительных или дигрессивных сукцессий. При этом для направления и скорости сукцессий крайне существенны климатические и экологические условия существования биогеоценозов. Так, климат во многих случаях определяет состав биологических агентов почвообразования, интенсивность протекания биологических процессов и, как следствие, скорость процессов сукцессионных.

Не исключено проявление деградации почв в процессе дигрессивных сукцессий: в наблюдаемое время такие экосистемы могут не испытывать воздействия антропогенных факторов, но их возникновение обычно связано со значительными предшествующими преобразованиями биоты и экотопа.

Следует отметить, что долгое время преобладал взгляд на лесную растительность как главный фактор развития подзолистого процесса в почвах лесной зоны и формирования в них осветленных горизонтов. Улучшающий свойства почвы дерновый процесс был жестко ассоциирован с развитием травянистой растительности, в том числе на сельхозугодьях, несмотря на немалое число исследований, опровергающих этот тезис (Гедымин, Побединцева, 1964; Пестряков, 1977 и др.). Хотя за последние десятилетия представления о дерновом и подзолистом процессах претерпели значительные изменения, при рассмотрении вопросов эволюции и генезиса почв присутствие осветленных горизонтов (морфонов) часто связывается с лесной, а гумусированных – с нелесной (луговой или даже пашенной) стадией развития. Тогда присутствие гумусовых (дерновых) горизонтов в почвах в пределах «подзолистой» бореальной зоны приводит к выводу об антропогенном, агрокультурном происхождении этих почв (Лебедева, Тонконогов, 1988; Карпачевский и др., 1995).

Представление об оподзоливающей роли леса возникло, вероятно, вследствие злоупотребления «принципом актуализма»: из наблюдений в природе над связью лесов разного состава со степенью оподзоленности, а не на основе экспериментальных исследований (Зонн, 1983). При этом объектами наблюдения часто служили антропогенно производные биогеоценозы («Гипотеза о деградации почв под влиянием лесной растительности основана на сопряженности явлений, а не на их глубоком изучении» – Зайцев, 1964, с. 134).

Основные этапы демутации дерново-подзолистой пахотной почвы в ходе спонтанного развития лесного сообщества (по Бобровскому, 2003)

№ этапа демутации	Этапы демутации и их структурные признаки	
	почвенный покров	растительность
1	Пахотная почва с дифференцированным контрастно окрашенным профилем, с хорошо выраженным горизонтным строением	Начало инвазии деревьев (главным образом, раннесукцессионных видов)
2	Формирование протяженного гумусового горизонта, зоогенные педотурбации, в целом сохранение контрастного горизонтного строения	Формирование древостоя с доминированием раннесукцессионных видов деревьев (береза, осина, сосна), инвазия широколиственных видов деревьев и трав
3	Оборачивание почвы на части территории вывалами раннесукцессионных видов деревьев, формирование мозаичной контрастно-окрашенной почвы	Распад древостоя из раннесукцессионных видов деревьев, часто синхронный (носящий катастрофический характер)
4	Продолжение аккумуляции гумуса, зоогенные педотурбации	Формирование сомкнутого теневого леса с доминированием в древостое позднесукцессионных видов (ясень, липа, клен остролистый и полевой, ильм шершавый, ель)
5	Оборачивание почвы вывалами позднесукцессионных видов деревьев; формирование ярко выраженного ветровального микрорельефа; увеличение мозаичности почвенного покрова (чередуются участки со слабодифференцированным и дифференцированным профилем)	Распад первого поколения позднесукцессионных видов деревьев (также может происходить сравнительно синхронно), формирование мозаично-ярусной структуры (гар-мозаики) лесного сообщества; значительное усложнение эколого-ценотической структуры травяного яруса
6	Почва со слабодифференцированным профилем, сравнительно однородным среднечетким гумусовым горизонтом, отдельными контрастными морфонами	Спонтанное развитие лесного сообщества в ходе жизни второго и последующих поколений позднесукцессионных видов; формирование теневого хвойно-широколиственного климакса или диаспорического субклимакса
7	Почва с недифференцированным профилем (бурая, темногомусовая или др.)	Спонтанное развитие лесного сообщества в ходе жизни не менее 3–4 поколений позднесукцессионных видов

Подтверждением того, что лесная растительность не обладает свойствами обеднять – оподзоливать – почвы служат результаты исследований биологического круговорота веществ в лесных биогеоценозах (см. Зонн, 1954, 1957, 1993; Ремезов и др., 1959; Ремезов, Погребняк, 1965). Древесная растительность оказалась самой совершенной в отношении наименьшего потребления, удержания и наибольшего возврата в почвы биоэлементов и азота (Зонн, 1993).

Несостоятельность представлений о роли леса, как фактора деградации почв, показывают и результаты сравнительных исследований пахотных и длительно-лесных почв в различных зонах. Лесные почвы во многих случаях обладают лучшей структурой, по сравнению с почвой поля: здесь преобладают зернистые фракции, водопрочность структуры лесных почв выше, чем старопашотных полевых участков. Было показано, что длительное произрастание искусственных лесных насаждений на черноземах способствует

улучшению важных физических показателей их плодородия (Адерихин, 1959; Мигунова, 1993; Беляев, 1997 и др.).

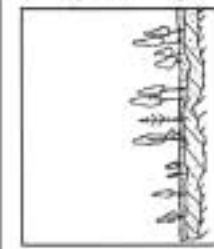
По нашему мнению, наилучшим доказательством роли лесной растительности в почвообразовании служит то, что ее способность восстанавливать почвенное плодородие на протяжении тысяч лет использовалась при подсеčno-огневой, а затем переложной системах земледелия.

Аккумуляцию гумуса и отсутствие оподзоливания в естественных лесных почвах в первые 150–250 лет восстановительной сукцессии подтверждают исследования восстановительных сукцессий датированных почв (Ремезов, Погребняк, 1965; Пономаренко, 1988, 1990; Рубилина, Холопова, 1991, Бобровский, 2003а и др.). В южной тайге на насыпях за первые 50–150 лет накапливается более 50% гумуса от запасов его в фоновых почвах (Александровский, 1984).

Ниже в качестве примера рассмотрим механизм восстановительной сукцессии растительного и почвенного покрова в ходе спонтанного развития лесного сообщества на примере изменения пахотной почвы при формировании залежи в умеренной зоне (Пономаренко, 1990; Смирнова, Бобровский, 2001; Бобровский, 2003а) (табл. 5.28, рис. 5.29). На начальном этапе демутиации происходят изменения от почв с дифференцированным контрастно окрашенным профилем и хорошо выраженным горизонтным строением к мозаичным контрастно-окрашенным почвам. Предположим, что исходно пахотная почва имеет строение A1(A2) (верхняя часть пахотного горизонта) – A2 (нижняя часть пахотного и подпахотный горизонты) – A2B – B (на рис. 5.29 горизонты A1(A2) и A2 обозначены как один горизонт Апах.). За время жизни первого (послепахотного) поколения деревьев образуется выдержанный по простираию гумусовый горизонт. Одновременно он замещается вывалами небольших деревьев и деятельностью землероев с верхней частью пахотного горизонта. Скорость увеличения мощности горизонта A1 в результате неравномерности поступления опада и зоогенного перемешивания неодинакова. Ко времени распада первого поколения деревьев мощность A1 варьирует от 3 до 30 см, в среднем составляя 10–15 см. Профиль приобретает вид A1–A1(A2)–A2–A2B–B–BC. В результате биогенных педотурбаций может происходить увеличение мощности подзолистого горизонта и/или погребение фрагментов гумусового горизонта. Практически не изменяется строение профиля только под комлями деревьев, сохраняя горизонты A1(A2)–A2–A2B–B–BC.

Деревья, выросшие на пашне, вследствие высокой плотности подпахотного горизонта, часто формируют поверхностную корневую систему. Это обуславливает небольшую глубину вывалов – оборачивается преимущественно пахотный горизонт. В ходе оборота вывалами увеличивается пестрота почвенного покрова, нарушается горизонтное строение верхней части профиля: на одних участках при отсыпке в «карманы» вывалов заглубляется материал A1, на других – выворачиваются на поверхность фрагменты горизонта A2 и т.д.

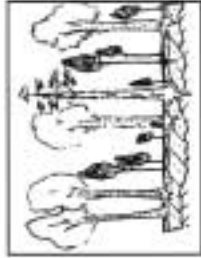
Для первого поколения деревьев характерен синхронный, массовый ветровал, являющийся следствием неустойчивости деревьев, выросших на пашне, к грибным заболеваниям. Такая неустойчивость часто отмечается и для следующего поколения, в случае, если оно монодоминантно (последнее зависит от возможности поступления зачатков различных видов). В даль-



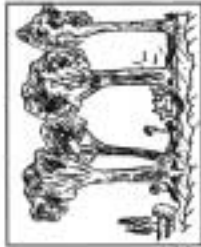
1

Балеа, м

2



3



4



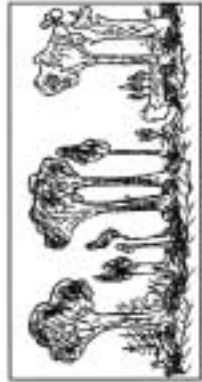
Трышна, см



5

Балеа, м

6



7



Трышна, см



нейшем все более увеличивается асинхронность оборачивания различных участков вывалами; увеличивается глубина оборачивания в связи с освоением корнями деревьев подпахотной толщи. Часто действие антропогенных факторов прерывает протекание восстановительной сукцессии на этом или более раннем этапе. В результате сформировавшиеся в ходе сукцессии крупные каналы миграции в дальнейшем заполняются преимущественно осветленным материалом верхних горизонтов, тем самым увеличивается мощность осветления профиля.

В случае дальнейшего протекания демутации, на протяжении жизни второго послепахотного поколения деревьев, контрастность почвенного покрова становится максимальной, выраженность горизонтов по простиранию не превышает 0,5–2 м (протяженность зоны отсыпки с вывала). При глубоком оборачивании почвы вывалами (на глубину до 50–200 см) происходит увеличение мощности гумусового горизонта за счет отсыпки в «карманы» вывалов и зоотурбаций. В дальнейшем профиль приобретает более однородную окраску. Вследствие аккумуляции гумуса и биогенной гомогенизации в ходе демутации следует переход к почвам с более однородной окраской при сохранении различий в степени гумусированности разных участков и, наконец, к почвам с выровненной насыщенностью корнеобитаемого слоя переработанными органическими остатками. По примерным оценкам, для образования недифференцированного или слабодифференцированного профиля (типа А1–А1В–ВС) требуется время, соответствующее времени жизни приблизительно трех поколений деревьев (срок может уменьшаться при возрастании активности почвенной фауны). При этом еще будут сохраняться признаки прежней деградации в виде горизонта В (ВС).

Особенностями почв на песчаных отложениях, преобразованных в ходе сукцессионного восстановления после нарушений, является обычно большее число ярусов гетерополиморфонов, соответствующих отсыпке вывалов разного возраста: очень большое разнообразие материала отсыпки при отсутствии четких трендов в распределении гумусированного и осветленного материала. Песчаные почвы принципиально отличаются от суглинистых меньшим участием в формировании профиля постпедотурбационных процессов (передвижение материала в растворах и суспензиях) – морфоны, образованные в результате педотурбаций, «не замаскированы» натеканиями ила и пыли. В процессе формирования почвенного профиля существенного перераспределения минеральных зерен не происходит, так как тонкодисперсные частицы отсутствуют или имеются в очень небольшом количестве, а более крупные частицы не могут перемещаться по межзерновым порам (Добровольский, 1976). Соответственно, все масштабные перемещения минеральных зерен непосредственно связаны с педотурбациями.

В песчаных почвах верхняя часть профиля часто имеет хорошо выраженное горизонтное строение, в то время как нижняя сложена поли- и гетероморфонами. Соседствующие морфоны могут иметь значительные различия по форме, окраске, размеру и другим параметрам. Сравнительно большая доля мозаичных профилей с контрастно окрашенными морфонами сре-



Рис. 5.29. Схема восстановительной сукцессии почвы и растительности при зарастании пашни: 1–7 – этапы сукцессии, соответствуют данным табл. 5.28. И – искоревая смесь (материал отсыпки вывала). Пояснения в тексте

ди песчаных почв по сравнению с суглинистыми связана также с большей долей провернутых вывалов. Преобладание на песчаных породах провернутых вывалов объясняется тем, что основными древесными породами на территориях с песчаными отложениями являлись сосна и береза. При ветровале опорные корни у этих видов часто обрываются и комлевая часть дерева вместе с вывернутыми корнями и почвенным комом съезжает в вывальную западину. При этом образуется передний карман вывала, в который отсыпается практически весь материал приповерхностного слоя (подробнее см. раздел о ветровальных педотурбациях). За счет этого увеличивается контрастность профиля; при заполнении переднего кармана гумусированным материалом увеличивается мощность гумусового горизонта.

Таким образом, разнообразие существующих почв и пестрота почвенного покрова в значительной мере определяются разнообразием способов природопользования, сменами систем хозяйства, многократной ротацией угодий различных типов (дровяной лес, строевой лес, выгон, сенокос, пашня и др.) при многократном наложении различных воздействий на один участок. Большую роль в формировании мозаичности почвенного покрова играет периодическое наложение процессов восстановления и деградации – спонтанного развития и активного природопользования.

Учет роли педотурбаций, взгляд на современный почвенный покров как на результат длительной сопряженной деятельности биоты и человека позволяет непротиворечиво объяснить такие явления, как отсутствие строгих корреляций между структурой профиля и его положением в рельефе, материнскими породами, составом современной растительности; отсутствие корреляции мощностей элювиальной и элювиально-иллювиальной частей профиля с биоклиматической обстановкой; формирование почв со сложным профилем – мозаичным профилем, вторыми гумусовыми горизонтами и др.; изменение типа гумусонакопления в ходе эволюции почвы; близкое соседство почв, относящихся к разным таксономическим категориям высокого ранга и др.

Как деградацию, так и восстановление почвенного профиля в большинстве случаев невозможно представить как однонаправленный линейный процесс. Как видно из приведенного выше примера (см. табл. 5.28, рис. 5.29), для глубокой реградации почвы, длительное время вовлеченной в распашку, требуется значительное время – для умеренной зоны не менее 500–700 лет. При этом далеко не всегда наблюдается именно такое соответствие стадий сукцессии растительности и почв, как приведено в примере. В зависимости от множества факторов восстановление растительности и почвы может происходить в разной степени асинхронно. Одним из главных условий реградации почв является спонтанность развития лесного сообщества. В действительности для территории Европейской России ситуации, когда в течение длительного времени лесной биогеоценоз не испытывал экзогенных воздействий, являются исключениями.

Распространение ненарушенных (слабонарушенных) почв с недифференцированным или слабодифференцированным профилем на территории Европейской России приурочено к районам, где действие антропогенных факторов было ограничено и/или имело небольшую интенсивность. Прежде всего, это горные районы, участки долин малых рек и др. На водораздельных равнинных территориях такие почвы встречаются на очень небольших

площадях – например, в пределах бывшей Заокской засечной черты (Пономаренко и др., 1993; Растительность и почвы..., 2002; Бобровский, 2003а). Вместе с тем, флористические и фаунистические потери зачастую приводят к невозможности протекания полной восстановительной сукцессии – в этом случае формируются диаспорические субклимаксы. Широкое распространение почв, отвечающих признакам сукцессионных стадий или диаспорического субклимакса, вполне закономерно. Оно соответствует абсолютному преобладанию на территории Европейской России растительных сообществ того же сукцессионного статуса (Восточноевропейские широколиственные..., 1994; Сукцессионные процессы..., 1999; Оценка..., 2000; Смирнова и др., 2001 и др.).

* * *

В природных сообществах, существующих в неэкстремальных условиях, структуру почвенного покрова, как и живого покрова в целом, определяет средопреобразующая (и средообразующая) деятельность ключевых видов животных и растений. Ведущими факторами естественного почвообразования являются биогенная аккумуляция гумуса и биогенные педотурбации. Последние исключают возможность формирования любого протяженного горизонта, меньшего по мощности, чем глубина перемешивания почвы биотой (вывалами, деятельностью педофауны) – в лесной зоне в среднем 40–90 см, в максимуме до 2 м. Применение данного критерия к современным лесным почвам Европейской России показывает, что подавляющая их часть находится в состоянии сукцессионных преобразований.

Формирование осветленного (подзолистого или элювиального) горизонта и, как следствие, почв с дифференцированным профилем связано, прежде всего, с действием экзогенных по отношению к живому покрову факторов деградации. Ими могут быть как природные катастрофы, так и хозяйственная деятельность человека. Наиболее мощное действие оказывают факторы, ведущие к поверхностному перемыву и осветлению почв. К ним можно отнести большинство антропогенных воздействий в сфере традиционного экстенсивного природопользования: распашку, рубки, лесной выпас, пожары и др. Таким образом, определяющим фактором формирования разнообразия существующего почвенного покрова на территории лесного пояса Европейской России является совокупная средопреобразующая деятельность биоты и человека.

Список литературы к первой книге “Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность”

Абатуров А.В. Древняя история лесов Русской равнины // Леса Русской равнины. Тез. док. М., 1993. С. 5–7.

Абатуров А.В. Из истории лесов Подмоскovie // Динамика хвойных лесов Подмоскovie. М.: Наука, 2000. С. 22–32.

Абатуров А.В., Кочевая О.В., Янгутков А.И. 150 лет Лосиноостровской лесной даче. Из истории национального парка “Лосиный остров”. М.: Аслан, 1997. 228 с.

Абатуров Б.Д. Влияние роющей деятельности крота (*Talpa europaea* L.) на круговорот веществ в лесном биогеоценозе // Докл. АН СССР. 1966. Т. 168, № 4. С. 935–937.

Абатуров Б.Д. Влияние роющей деятельности крота (*Talpa europaea* L.) на почвенный покров и растительность в широколиственно-еловом лесу // *Pedobiologia*. 1968. Bd. 8. С. 239–264.

Абатуров Б.Д. Роль животных землероев в перемещении химических веществ в почве // Проблемы биогеоценологии. М.: Наука, 1973. С. 5–11.

Абатуров Б.Д. Почвообразующая роль животных в биосфере // Биосфера и почвы. М.: Наука, 1976. С. 53–69.

Абатуров Б.Д. Биопродукционный процесс в наземных экосистемах. М.: Наука, 1979. 128 с.

Абатуров Б.Д. Переработка фитомассы растительнойядными млекопитающими как фактор биологического круговорота в экосистемах пастбищного типа // Теоретические основы и опыт экологического мониторинга. М.: Наука, 1983. С. 81–88.

Абатуров Б.Д. Важнейшие особенности взаимодействия животных-фитофагов и растительности в наземных экосистемах // Растительнойядные животные в экосистемах суши. М.: Наука, 1986. С. 7–12.

Абатуров Б.Д., Карпачевский Л.О. О влиянии крота на почву в лесу // Почвоведение. 1965. № 6. С. 24–32.

Абатуров Б.Д., Смирнов К.А. Формирование древостоев на вырубках в лесах с разной плотностью популяций лося // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1992. Т. 97, вып. 3. С. 3–12.

Абатуров Ю.Д., Зворыкина К.В., Ильющенко А.Ф. Типы березовых лесов центральной части южной тайги. М.: Наука, 1982. 155 с.

Аболинъ А.А. Листостебельные мхи Латвийской ССР. Рига: Зинатне, 1968. 329 с.

Абрамов И.И., Волкова Л.А. Обзор бриофлоры среднетаежной Карелии // Новости систематики низш. растений. 1985. Т. 22. С. 197–201.

Абрамов И.И., Волкова Л.А. Определитель листостебельных мхов Карелии // Бриол. журн. 1998. Т. 7. Прил. 1. 390 с.

Абрамов И.И., Вьюнова Г.В. Мхи // Природа Ленинградской области и ее охрана. Л., 1983. С. 77–81.

- Абрамова А.Л., Абрамов И.И.* Мхи южной тайги (окрестности г. Дно Псковской области) // *Новости систематики низш. растений.* 1977а. Т. 14. С. 200–212.
- Абрамова А.Л., Абрамов И.И.* Таксономическая структура бриофлор СССР // *Новости систематики низш. растений.* 1977б. Т. 14. С. 191–200.
- Абрамова З.А.* Палеолит Северного Китая // *Палеолит Центральной и Восточной Азии.* СПб.: Мир и семья, 1994. С. 63–135.
- Абрамова Л.И.* Эколого-фитоценологический анализ напочвенных мохообразных в зеленых массивах г. Москвы // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 1995. Т. 100, № 6. С. 48–53.
- Абрамова Л.И., Курнаев С.Ф.* Мохообразные основных типов широколиственных лесов Тульских запов. // *Бюлл. МОИП. Отд. биол.* 1977. Т. 82, № 1, С. 110–116.
- Авдеев А.Н.* В лесах Новгородчины. Старая Русса, 1998. 176 с.
- Авдошенко А.К.* Биология северных брусничных // *Учен. зап. Ленингр. пед. ин-та.* 1949. Т. 82. С. 181–217.
- Аверьянов А.О., Вартамян С.Л., Гарутт В.Е.* Мелкий мамонт *Mammuthus primigenius vrangilievus Garutt, Averianov et Vartanyan*, 1993, с острова Врангеля (Северо-Восточная Сибирь) // *Исследования плейстоценовых и современных млекопитающих.* Л.: Наука, 1995. Тр. ЗИН РАН. Т. 263. С. 184–199.
- Адерихин П.Г.* Изменение почв и их поглотительной способности под влиянием леса и лесных полос в центрально-черноземной полосе // *Биологические науки.* 1959. № 2. С. 180–185.
- Аксенова Н.А.* Крушина ломкая // *Биологическая флора Московской области.* М.: МГУ, 1978. Вып. 4. С. 138–144.
- Александров В.Н.* К изучению естественного питания зубров в Кавказском заповеднике // *Труды Кавк. запов.* 1958. Вып. 1. С. 37–62.
- Александров В.Н., Голгофская К.Ю.* Кормовые угодья зубров Кавказского заповедника // *Труды Кавк. запов.* 1965. Вып. 8. С. 129–154.
- Александрова Л.П., Цейтлин С.М.* Местонахождение ископаемых остатков мелких млекопитающих в четвертичных отложениях бассейна р. Нерли (Владимирская обл.) // *Стратиграфическое значение антропогенной фауны мелких млекопитающих.* М.: Наука, 1965. С. 158–161.
- Александровский А.Л.* Педогенез на датированных поверхностях: скорости ЭПП // *Всероссийская конференция “История развития почв в голоцене”. Тезисы докладов (4–7 декабря 1984 г., Пущино).* Пущино: НЦБИ АН СССР, 1984. С. 54–56.
- Александровский А.Л.* Зоотурбации и эволюция почв // *Проблемы эволюции почв. Материалы IV Всерос. конф.* Пущино: ОНТИ ПНЦ РАН, 2003. С. 78–83.
- Алексеев В.А.* Световой режим леса. Л.: Наука, 1975. 228 с.
- Алексеева Л.И.* Териофауна раннего антропогена Восточной Европы. М.: Наука, 1977. 215 с.
- Алексеева Л.И.* Териофауна верхнего плейстоцена Восточной Европы (крупные млекопитающие). М.: Наука, 1989. 109 с.
- Алексеева Л.И.* Субфосильные лошади района г. Москвы // *Бюлл. КИЧП.* 2001. № 64. С. 32–34.
- Алексеева Л.И., Калякин В.Н., Кренке Н.А.* Археозоологическая коллекция из раскопок Дьякова городища в Москве // *Археологические памятники Москвы и Подмосковья.* Тр. Музея истории г. Москвы. М., 1996. С. 24–44.
- Алексеева Л.И., Тихомиров С.В.* Конечная фаза развития позднеледниковой териофауны (по материалам центральных районов Русской равнины) // *Материалы по мамонтовой фауне Северной Евразии.* Тр. ЗИН АН СССР. 1989. Т. 198. С. 111–118.
- Андреева Е.Г., Петренко А.Г.* Древние млекопитающие по археозоологическим материалам Среднего Поволжья и Верхнего Прикамья // *Из археологии Волго-Камья.* Казань, 1976. С. 137–189.
- Антипина Е.Е., Маслов С.П.* Некоторые проблемы изучения истории взаимодействия хозяйственной деятельности человека с природными биоценозами // *Эволюционная и историческая антропоэкология.* М.: Наука, 1994. С. 111–120.

- Ареалы деревьев и кустарников СССР. Л.: Наука. Т. 1: 1977, 164 с. Т. 2: 1980, 140 с. Т. 3: 1986, 180 с.
- Арискина Н.П.* Краткий определитель листостебельных мхов ТАСССР. Казань. 1978. 122 с.
- Арискина Н.П.* Эпифитные мхи в лесах Татарии // Тр. о-ва естествоиспытателей при КазГУ. 1963. Т. 123, кн. 2. С. 121–127.
- Арманд Д.Л.* Историческое прошлое современной природы лесостепных и степных районов // Значение идей В.В. Докучаева для борьбы с засухой. М.: АН СССР, 1955. С. 7–38.
- Арнольд Ф.К.* Русский лес. Т. 2. Ч. 1. СПб.: Изд-во А.Д. Маркса, 1891. 705 с.
- Арнольд Ф.К.* История лесоводства в России, Франции и Германии. СПб.: Изд-во А.Д. Маркса, 1895. 405 с.
- Археология. Неолит Северной Евразии. М.: Наука, 1996. 379 с.
- Астахов В.И.* Геологические доказательства центра плейстоценового оледенения на Карском шельфе // Докл. АН СССР. Т. 231. № 5. 1976. С. 1178–1181.
- Атлас биологического разнообразия лесов Европейской России и сопредельных территорий. М.: МСОП, 1996. 144 с.
- Афанасьев Б.Л., Данилов И.Д., Недешева Г.Н. и др.* История геологического развития Прибалтики в плиоцен-четвертичное время. Рига: Зинатне, 1979. 69 с.
- Африканские просторы. М.: Росмэн, 1997. 168 с.
- Ахминова М.П.* Факторы, влияющие на флористический состав и количественное обилие листостебельных мхов // Факторы регуляции экосистем еловых лесов. Л.: Наука, 1983. С. 273–291.
- Бабенко А.Б., Булавинцев В.И.* Ногохвостки (Colembola) полярных пустынь Евразии // Зоол. журн. Т. 76, № 4. 1997. С. 409–417.
- Башиева Е.З.* Растительность мохообразных Башкирии. Южный Урал. II. Эпифитные и эпиксильные сообщества Северо-Восточной Башкирии // Arctoa. 1995. Т. 4. С. 55–64.
- Башиева Е.З.* Растительность мохообразных Башкирии. Южный Урал. III. Эпифитные и эпиксильные сообщества Северо-Восточной Башкирии // Arctoa. 2000. Т. 9. С. 101–104.
- Башиева Е.З., Соломещ А.И., Игнатова Е.А.* Растительность мохообразных Башкирии. Южный Урал. I. Эпифитные и эпиксильные сообщества Северо-Восточной Башкирии // Там же. 1993. Т. 3. С. 139–152.
- Баландина Т.П., Вахрамеева М.Г.* Брусника обыкновенная // Биологическая флора Московской области. М.: МГУ, 1978, вып. 4. С. 167–178.
- Баландина Т.П., Вахрамеева М.Г.* Черника обыкновенная // Там же. 1980, вып. 5. С. 132–142.
- Балодис М.М.* Лесоэкологические аспекты бобрового хозяйства в антропогенном ландшафте // Лесоведение. 1990. № 17. С. 29–37.
- Барабаш Г.И., Трегубов В.В., Стародубцева Е.А.* Состав и особенности распределения растительных сообществ долины р. Усмани в пределах Воронежского заповедника // Растительный покров Центрального Черноземья и его охрана. Воронеж, 1987. С. 23–29.
- Барабаш-Никифоров И.И.* Бобр и выхухоль как компоненты водно-берегового комплекса. Воронеж: изд-во ВГУ. 1950. 107 с.
- Бараши М.С., Купцов В.М., Оськина Н.С.* Атлантический океан: новые данные по хронологии событий позднего плейстоцена и голоцена // Бюл. КИЧП. № 56. М.: Наука, 1987. С. 3–16.
- Бардунов Л.В.* Листостебельные мхи Алтая и Саян. Новосибирск, 1974. 168 с.
- Барыкина Р.П.* Формирование куста малины и ежевики в связи с их вегетативным размножением // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1964. Т. 69, вып. 2. С. 96–110.

- Барышников Г.Ф.* *Ursus mediterraneus* в плейстоцене Кавказа и замечания по истории мелких медведей Евразии // Тр. ЗИН РАН. 1991, т. 238. С. 3–60.
- Барышников Г.Ф., Чистяков Д.А.* Сары-Левет – новая мезолитическая стоянка в Юго-Осетии // Тр. ЗИН АН СССР. 1985. Т. 131. С. 43–49.
- Басевич В.Ф.* Педотурбации при вывале деревьев и их роль в формировании почвенного покрова лесных биогеоценозов. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1981. 24 с.
- Басевич В.Ф., Бганцов В.Н., Макаров И.Б.* Эволюция СПП на начальных стадиях сельскохозяйственного освоения подзолистых почв // Эволюция структур почвенного покрова и методика их исследования. Бюл. Почв. ин-та им. В.В. Докучаева; вып. 47. М., 1988. С. 12–13.
- Бахматова М.П.* Большой жизненный цикл чемерицы Лобеля в ценопопуляциях Северо-Двинской поймы // Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом М.: МГПИ, 1974. С. 196–224.
- Бахтин П.У., Польский М.Н.* О роли дождевых червей в оструктурировании дерново-подзолистых почв // Почвоведение. 1950. № 8. С. 487–491.
- Башкиров Ив.* Кавказский зубр // Кавказский зубр. М.: Гл. упр. по заповедникам и зоосадам. 1940. С. 3–72.
- Беляев А.Б.* Трансформация некоторых органических показателей при длительном облесении черноземов // Проблемы антропогенного почвообразования. Международная конференция 16–21 июня 1997 г. Т. 1. М.: Госсельхозакадемия, 1997. С. 18–20.
- Береговая Н.А.* Палеолитические местонахождения СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1960. 210 с.
- Береговая Н.А.* Палеолитические местонахождения СССР. Л.: Наука, 1984. 171 с.
- Берингия в Кайнозойе. Владивосток: ВГУ, 1976. 712 с.
- Берриман А.* Защита леса от насекомых вредителей / Пер. с англ. М.: Агропромиздат, 1990. 288 с.
- Бибиков С.Н.* Позднейший палеолит Крыма // Материалы по четв. периоду СССР. Вып. 2. М.–Л., 1950. С. 118–126.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.* Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 1. 667 с. Т. 2. 477 с.
- Биологический энциклопедический словарь. М.: Сов. энциклопедия, 1986, 831 с.
- Блюм Н.С.* Палеотемпературные реконструкции по планктонным фораминиферам для плейстоцена различных районов Мирового океана. Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. М., 1982. 24 с.
- Бобринский Н.А., Кузнецов Б.А., Кузякин А.П.* Определитель млекопитающих СССР. М.: Просвещение, 1965. 383 с.
- Бобровский М.В.* Антропогенные факторы формирования почвенного покрова заповедника “Калужские засеки” // Антропогенная трансформация почвенного покрова и методы ее предупреждения. Тезисы и доклады Всерос. конф. Т. 1. М.: Почвенный институт им. В.В. Докучаева РАСХН, 1998. С. 89–91.
- Бобровский М.В.* Сравнительный анализ влияния традиционных систем земледелия (подсека, перелог, трехполье) на почвенный покров Центральной России // Экология и почвы. Избранные лекции X Всерос. школы. Т. IV. Пушкино: ОНТИ ПНЦ РАН, 2001. С. 136–145.
- Бобровский М.В.* Козельские засеки (эколого-исторический очерк). Калуга: Изд-во Н. Бочкаревой, 2002. 92 с.
- Бобровский М.В.* Автоморфные почвы заповедника “Калужские засеки” и их генезис // Труды государственного природного заповедника “Калужские засеки”. Вып. 1. Калуга: Полиграф-Информ, 2003а. С. 10–55.
- Бобровский М.В.* Антропобиотическая концепция в применении к эволюции почв лесной зоны // Проблемы эволюции почв. Материалы IV Всерос. конф. Пушкино: ОНТИ ПНЦ РАН, 2003б. С. 221–227.

Боескоров Г.Г. Благородный олень в плейстоцене Северо-восточной Азии и Аляски // Териофауна России и сопредельных территорий. Материалы междунар. совещания 6 февраля 2003. М., 2003. С. 55–56.

Бойко М.Ф. Некоторые аспекты анализа таксономической структуры бриофлоры степной зоны // Бриология в СССР, ее достижения и перспективы. Материалы конф., Львов, 10–12 сент. 1991. С. 31–34.

Борисковский П.И. Древнейшее прошлое человечества. М.: Наука, 1980. 240 с.

Борисова О.В., Уланова Н.Г., Демидова А.Н., Куксина Н.В. Особенности динамики ценопопуляций березы и осины на веяниковых вырубках ельников южной тайги // Тр. Междунар. конф. по фитоценологии и систематике высш. растений, посвященной 100-летию со дня рождения А.А. Уранова. М.: МПГУ, 2001. С. 26–28.

Бородин П.Н. Влияние ценообразующей деятельности барсука на почвообразование под пологом леса // Эколого-фаунистические исследования в нечерноземной зоне РСФСР. Саранск. 1983. С. 5–15.

Бородин П.Н., Потапов С.К. Влияние лося на возобновление в Мордовском заповеднике // Роль крупных хищников и копытных в биоценозах заповедников М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР. 1986. С. 105–131.

Боруцкий Е.В. Экология норových мокриц подрода *Hemilepistis* // Проблемы почвенной зоологии. М.: Наука, 1966. С. 21–22.

Боуэн Д. Четвертичная геология. М.: Мир, 1981. 272 с.

Браунер А. О “смешанности” ископаемых фаун // Природа. 1934. № 11. С. 92–93.

Брэкер У.С., Ку Г. Карибский керн Р 6304-8 и Р 6304-9. Новый анализ абсолютной геохронологии // Четвертичное оледенение Земли. М.: Мир, 1974. С. 45–51.

Будыко М.И. О причинах вымирания некоторых животных в конце плейстоцена // Изв. АН СССР. Серия геогр. 1967. № 2. С. 28–36.

Булохов А.Д. Елово-широколиственные леса моренно-зандровых равнин юго-западной части Брянско-Жиздринского полесья (в пределах Брянской обл.) // Биол. науки. 1973. № 12. С. 66–70.

Булохов А.Д. Экологическая оценка среды методами фитоиндикации. Брянск: Брянск. гос. пед. ун-т. 1996. 104 с.

Булыгин Н.Е. Плодоношение деревьев и кустарников в районе Ленинграда // География плодоношения лесных древесных пород, кустарников и ягодников. М., 1964. С. 16–20.

Буневич А.Н. Итоги расселения зубров по территории Беловежской пушчи // Заповедники Белоруссии. 1991. Вып. 15. Минск: Ураджай. С. 98–109.

Буневич А.Н., Кочко Ф.П. Динамика численности и структура популяций зубров Беловежской пушчи // Популяционные исследования в заповедниках. М.: Наука, 1988. С. 96–114.

Буров В.А. “А погост Жабна пуст...”. М.: Ин-т археологии РАН, 1994. 140 с.

Бурчак-Абрамович Н.И., Гаджиев Д.В. Находка речного бобра в Азербайджане // Докл. АН Аз.ССР. 1962. Т. 18. № 12. С. 63–67.

Вакин А.Т. Фитопатологическое состояние дубрав Теллермановского леса // Тр. Ин-та леса. 1954. Т. 16. С. 5–109.

Вальков В.Ф., Казадаев А.А., Кремница А.М. и др. Влияние сжигания стерни на биоту чернозема // Почвоведение. 1996. № 12. С. 1517–1522.

Вальтер Г. Общая геоботаника / Пер. с нем. и предисл. А.Г. Еленевского. М.: Мир, 1982. 264 с.

Вальтер Г. Растительность Земного шара. М.: Прогресс, 1968. Т. 1. 551 с.

Вангенгейм Э.А. Перигляциальная зона и формирование фауны млекопитающих СССР в голоцене // История биогеоценозов СССР в голоцене. М.: Наука, 1976. С. 92–101.

Ванин С.И. Курс лесной фитопатологии. Часть 1: Болезни и повреждения, вызываемые грибами. М.–Л.: Лесн. промышленность. 1932. 326 с.

- Ваня Й., Игнатов М.С.* Печеночники Пинежского заповедника (Архангельская область) и общий очерк его бриофлоры // Бюл. ГБС. 1993. Вып. 167. С. 29–35.
- Вартанян С.Л., Арсланов Х.А., Тертычная Т.В.* и др. Радиоуглеродный возраст голоценовых мамонтов острова Врангеля // Вековая динамика биогеоценозов. М.: Наука, 1992. С. 52–53.
- Васенев И.И., Таргульян В.О.* Ветровал и таежное почвообразование. (Режимы, процессы, морфогенез почвенных сукцессий.) М.: Наука, 1995. 247 с.
- Василевич В.И.* Сероольшаники Европейской России // Ботан. журн. 1998. Т. 83, № 8. С. 28–42.
- Васильев В.Н.* Реликты и эндемы Северо-западной Европы // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.-Л.: изд-во АН СССР, 1963. Вып. 4. С. 239–284.
- Васильчук Ю.К., Петрова Е.А., Серова А.К.* Некоторые черты палеогеографии голоцена Ямала // Бюл. КИЧП. 1983. № 52. С. 73–89.
- Василяускас А.* Корневая губка и устойчивость экосистем хвойных лесов. Вильнюс: Мокслас. 1989. 175 с.
- Вахрамеева М.Г., Малеева Н.В.* Майник двулистный // Биологическая флора Московской области. М.: МГУ, 1990, вып. 8. С. 91–101.
- Вейнберг П.И.* Влияние зубров на древесную растительность широколиственных лесов северо-осетинского заповедника и заказника “Цейский” // Роль крупных хищников и копытных в биоценозах заповедников. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР. 1986. С. 131–146.
- Величко А.А.* Природный процесс в плейстоцене. М.: Наука, 1973. 256 с.
- Величко А.А.* Вопросы палеогеографии и хронологии раннего и среднего плейстоцена // Возраст и распространение максимального оледенения Восточной Европы. М.: Наука, 1980. С. 189–208.
- Величко А.А.* Голоцен как элемент общепланетарного природного процесса // Палеоклиматы позднеледникового и голоцена. М.: Наука, 1989. С. 5–12.
- Величко А.А., Грибченко Ю.Н., Куренкова Е.И.* Геоэкологические проблемы палеолита Русской равнины в свете данных геохронологии // Геохронология четвертичного периода. М.: Наука, 1992. 189 с.
- Величко А.А., Исаева Л.А., Фаустова М.А.* Реконструкция древних ледниковых систем // Четв. оледенения на территории СССР. М.: Наука, 1987. С. 96–108.
- Величко А.А., Куренкова Е.И.* Ландшафтные изменения и особенности заселения территории Северной Евразии в плейстоцене // Эволюционная и историческая антропоэкология. М.: Наука, 1994. С. 27–38.
- Верещагин Н.К.* О прежнем распространении некоторых копытных в районе смыкания европейско-казахстанских и центрально-азиатских степей // Зоол. журн. 1956. Т. 35. Вып. 10. С. 1541–1553.
- Верещагин Н.К.* Охота первобытного человека и вымирание плейстоценовых млекопитающих в СССР // Материалы по фауне антропогена СССР. Л.: Наука, 1971. Тр. ЗИН АН. Т. 49. С. 200–232.
- Верещагин Н.К.* Почему вымерли мамонты? Л.: Наука, 1979. 195 с.
- Верещагин Н.К.* Палеогеография и палеоэкология зверей мамонтовой фауны в четвертичном периоде Северной Евразии // Вопросы териологии. Общая и региональная териогеография. М.: Наука, 1988. С. 19–32.
- Верещагин Н.К.* От ондатры до мамонта // Путь зоолога. СПб., 2002. 336 с.
- Верещагин Н.К., Барышников Г.Ф.* Ареалы копытных фауны СССР в антропогене // Млекопитающие Восточной Европы в антропогене. Изд-во ЗИН АН СССР. 1980. С. 3–19.
- Верещагин Н.К., Барышников Г.Ф.* Вымирание млекопитающих в четвертичном периоде Северной Евразии // Млекопитающие Северной Евразии в четвертичном периоде. Л.: Наука, 1985. Тр. ЗИН АН. Т. 131. С. 3–38.

- Верецагин Н.К., Громов И.М.* Формирование териофауны СССР в четвертичном периоде // Успехи современной териологии. М.: Наука, 1977. С. 32–45.
- Верецагин Н.К., Русаков О.С.* Копытные Северо-Запада СССР. (История, образ жизни и хозяйственное использование.) Л.: Наука, 1979. 309 с.
- Верецагина В.А.* Экология цветения и опыления *Oxalis acetosella* L. // Бот. журн. 1965. Т. 50, № 8. С. 1078–1090.
- Веркулич С.Р., Макеев В.М., Арсланов Х.А.* и др. Строение и геохронология четвертичных отложений о. Беннета // Геохронология четвертичного периода. ТД ВС. Москва, 14-16-XI-89. Таллинн, 1989. С. 16–17.
- Верховская Н.Б.* Условия обитания мамонтовой фауны на северо-востоке Сибири (по палеоботаническим данным) // Биогеография Берингийского сектора Субарктики. Владивосток, 1986. С. 194–203.
- Верховская Н.Б.* Мамонтовые экосистемы и причины их исчезновения // Журн. общ. биол. 1988. Т. 49, № 1. С. 70–83.
- Владыченский А.С., Ульянова Т.Ю., Баландин С.А.* и др. Влияние выпаса на почвы пояса арчевых лесов Юго-Западного Тянь-Шаня // Почвоведение. 1994. № 7. С. 45–51.
- Воейков А.И.* Климаты земного шара, в особенности России. СПб., 1884. 640 с.
- Воробьев Д.П.* Типы лесов европейской части СССР. Киев: Изд-во АН УССР. 1953. 450 с.
- Воронин А.А.* Средообразующая деятельность бобров на водоемах Калужской области // Средообразующая деятельность животных. М.: МГУ, 1970. С. 84–94.
- Воронцов А.И.* Патология леса. М.: Лесн. пром-сть, 1978. 270 с.
- Воронцов А.И., Мозолевская Е.Г., Соколова Э.С.* Технология защиты леса. М.: Экология, 1991. 304 с.
- Воронцова Л.И., Заугольнова Л.Б.* Мультивариантность развития особей в течение онтогенеза // Журн. общ. биологии. 1978. Т. 39, № 4. С. 555–562.
- Воронцова Л.И., Заугольнова Л.Б.* О подходах к изучению ценопопуляций растений // Бот. журн. 1979. Т. 64, № 9. С. 1296–1311.
- Восточноевропейские широколиственные леса / Под ред. О.В. Смирновой. М.: Наука, 1994. 364 с.
- Второв П.П., Дроздов Н.Н.* Биогеография. М.: Высш. школа, 2001. 303 с.
- Вуд Д.Г.* Гнезда, норы, логовища. М.: Терра, 1993. 636 с.
- Вьюнова Г.В.* Экологическая характеристика бриофлоры Ленинградской области // Проблемы бриологии в СССР. М., 1989. С. 66–75.
- Галей А.Г.* Фазы дефляции, развитие и возраст почв на песках засушливых областей СССР // Земельные и водные ресурсы: противоэрозионная защита и регулирование русел. Под ред. Р.С. Чалова. М.: Изд-во МГУ, 1990. С. 145–164.
- Гарбук С.В., Гершензон В.Е.* Космические системы дистанционного зондирования Земли. М.: А и Б, 1997. 296 с.
- Гарутт Н.В., Боескоров Г.Г.* Шерстистые носороги: к истории рода // Мамонт и его окружение: 200 лет изучения. М.: Геос, 2001. С. 157–167.
- Гвоздовец М.Д.* Обработка кости и костяные изделия Авдеевской стоянки // МИА, № 39, 1953. 191–226 с.
- Гедымин А.В., Побединцева И.Г.* Опыт исследования влияния длительной распахивки на свойства обыкновенных черноземов // Почвоведение. 1964. № 5. С. 35–46.
- Геннадиев А.Н., Герасимова М.И., Пацукевич З.В.* Скорость почвообразования и допустимые нормы эрозии почв // Вестн. МГУ. Сер. 5. География. 1987. № 3. С. 31–36.
- Геологическое развитие Японских островов. М.: Мир, 1968. 719 с.
- Гептнер В.Г., Насимович А.А., Банников А.Г.* Млекопитающие Советского Союза. Т. 1. Парнокопытные и непарнокопытные. М.: Высш. школа, 1961. 776 с.
- Герасимова М.И., Губин С.В., Шоба С.А.* Микроморфология почв природных зон СССР. Пушино: ОНТИ ПНЦ РАН, 1992. 215 с.

- Гётчинсон Г.* Вымершие чудовища и животные прошлых геологических эпох. М. 1899. 568 с.
- Гиляров М.С.* Роль степных грызунов в происхождении полевой энтомофауны и сорнополевой растительности // Докл. АН СССР. 1951. Т. 79. № 4. С. 69–71.
- Гиляров М.С.* Кивсяки (*Juloidea*) и их роль в почвообразовании // Почвоведение. 1957. № 6. С. 74–80.
- Гиляров М.С.* Развитие почвенной зоологии в СССР // Зоол. журн. 1967. Т. 46. № 12. С. 1499–1508.
- Гиляров М.С.* Зоологический метод диагностики почв. М.: Наука, 1968. 278 с.
- Гладких М.И., Корниец Н.Л., Соффер О.* Жилища из костей мамонта на Русской равнине // В мире науки. 1985. № 1. С. 68–74.
- Гмелин С.Г.* Путешествие по России для исследования трех царств природы естества. Часть первая. Путешествие из Санкт-Петербурга до Черкаска, Главного города Донских казаков в 1768 и 1769 годах. СПб., 1771. 272 с.
- Гоббе Л.А., Скрябин М.П.* Плодоношение древесных пород в лесу по наблюдениям в Воронежском заповеднике // География плодоношения лесных древесных пород, кустарников и ягодников. М., 1964. С. 22–23.
- Говоруха Л.С.* Комплексные исследования ледников Арктики, как индикаторов фоновое состояния и изменчивости природной среды. Л.: Гидрометеоздат, 1983. 12 с.
- Голубев А.В.* Система принятия решений по управлению плотностью популяций хвое- и листогрызущих насекомых в лесных экосистемах. Автореф. дис. ...доктора биол. наук. М., 1992. 34 с.
- Голубец М.А.* Ельники Украинских Карпат. Киев: Наук. думка, 1978. 264 с.
- Гомилевский В.* Сельскохозяйственные пользования в лесах. СПб.: Тип. СПб. градоначальства, 1897. 64 с.
- Гордеева М.М., Игнатова Е.А., Уланова Н.Г.* Бриофлора вырубок охранной зоны Центрально-Лесного заповедника // Новости систематики низш. растений. 1990. Т. 27. С. 140–144.
- Горлова Р.Н.* Крупные остатки растений из желудка Шандринского мамонта // Мамонтовая фауна азиатской части СССР. Л.: Наука, 1982. Тр. ЗИН АН СССР. Т. 111. С. 34–35.
- Городков Б.Н.* Материалы для познания четвертичных ландшафтов Арктики // Ботан. журн. 1954. Т. 39, № 1. С. 16–29.
- Городницкий А.М.* Строение геологической литосферы и формирование подводных гор. М.: Наука, 1985. 166 с.
- Городцов В.А.* Бронзовый век на территории СССР // Сов. Энциклопедия. 1927. Т. 7. С. 610–626.
- Горчаковский П.Л.* Растения европейских широколиственных лесов на восточном пределе их ареала // Тр. ин-та экологии растений и животных. Свердловск: Изд-во Урал. фил. АН СССР, 1968. Вып. 59. 208 с.
- Горышина Т.К.* Ранневесенние эфемероиды лесостепных дубрав. Л.: Изд-во ЛГУ, 1969. 232 с.
- Готье Ю.В.* Замосковский край в XVII веке. Опыт исследования по истории экономического быта Московской Руси. М.: Соцэкгиз, 1937. 410 с.
- Граман Р.* О происхождении и образовании лёсса в средней Европе // Бюл. Информ. бюро ассоциации для изучения четвертичных отложений Европы. Всесоюз. геол.-разв. объедин. ВСНХ СССР. Л., 1932. Т. 13, вып. 4. С. 5–22.
- Гребенщиков О.С.* Геоботанический словарь. М.: Наука, 1965. 227 с.
- Грехова Л.В.* Работа Деснинской экспедиции Государственного Исторического музея // Археологические открытия, 1970. М., 1971. С. 46–47.
- Гржимек Б., Гржимек М.* Серенгети не должен умереть. М.: Мысль, 1986. 249 с.
- Грибченко Ю.М.* Петрографический состав морен днепровского и донского ледниковых языков // Возраст и распространение максимального оледенения Восточной Европы. М.: Наука, 1980. С. 73–88.

- Григорьева Н.М. Таволга вязолистная // Биологическая флора Московской области. М.: МГУ, 1996. Вып. 12. С. 71–88.
- Гримальский В.И., Энтин Л.И., Марченко Я.И. и др. Комплексные профилактические мероприятия в хронических и потенциальных очагах вредителей сосны. Экспресс информация. М.: ЦБНТИ Гослесхоза СССР, 1981. 16 с.
- Гричук В.П. История флоры и растительности Русской равнины в плейстоцене. М.: Наука, 1989. 180 с.
- Гришина Е.В. Размножение малины корневыми отпрысками // Уч. записки Саратовского ун-та. 1952. Т. 35. С. 71–87.
- Гришина Е.В. Морфологические особенности корневой системы малины // Там же. 1956. Т. 51. С. 51–66.
- Громов В.И. Палеонтологическое и археологическое обоснование стратиграфии континентальных отложений четвертичного периода на территории СССР // Тр. ин-та геол. наук АН СССР. М., 1948. Вып. 64. Геол. сер. № 17. 521 с.
- Громов И.М. Верхнечетвертичные грызуны Самарской Луки и условия захоронения и накопления их остатков // Тр. ЗИН АН СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1957. Т. 22. С. 112–150.
- Громова В. Об ископаемых остатках козы и других домашних животных в СССР // Проблема происхождения, эволюции и породообразования домашних животных. М.-Л.: АН СССР, 1940. С. 63–120.
- Гросвальд М.Г. Оледенение континентальных шельфов. М., ВИНТИ, сер. Палеогеография. Т. 1. 1983. 165 с.
- Гросвальд М.Г. Евразийские гидросферные катастрофы и оледенение Арктики. М.: Научный мир, 1999. 117 с.
- Гроссет Г. Лес и степь в их взаимоотношениях в пределах лесостепной полосы Восточной Европы. Воронеж: Облплан ЦЧО, 1930. II, 94 с.
- Гроссет Г.Э. Пути и время миграции лесных крымско-кавказских видов на территорию Русской равнины и последующие изменения их ареалов в связи с эволюцией ландшафтов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1967. Т. 72, вып. 5. С. 47–76.
- Гроссет Г.Э. О происхождении флоры Крыма. Сообщение 1 // Там же. 1979. Т. 84, вып. 1. С. 64–84.
- Грызлова О.В. Вахrameева М.Г. *Trientalis europaea* // Биологическая флора Московской области. М.: МГУ, 1990. Вып. 8. С. 198–209.
- Гугалинская Л.А., Алифанов В.М. Ископаемые почвы позднего плейстоцена. Особенности почвообразовательного процесса по материалам поселения Сунгирь // Позднепалеолитическое поселение Сунгирь: Погребения и окружающая среда. М.: Научный мир, 1998. С. 219–239.
- Гурина Н.Н. Древняя история северо-запада европейской части СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1961. МИА; № 87. 588 с.
- Гурина Н.Н. История культуры древнего населения Кольского полуострова. СПб., 1997. 240 с.
- Гурьянова Е.Ф. К вопросу о происхождении и истории развития фауны Полярного бассейна // Изв. АН СССР. Отд. биол. 1939. № 5. С. 679–704.
- Гусев А.А. Питание лося и изменение растительности в лесостепных дубравах // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1983. Т. 88. Вып. 6. С. 46–50.
- Гусев И.И. Продуктивность ельников Севера. Л.: ЛГУ, 1978. 232 с.
- Давид А.И. Формирование териофауны и изменчивость млекопитающих Молдавии в антропогене. Диссер. ... д-ра биол. наук. Кишинев, 1978. 337 с.
- Давлетшина Г.Т., Уланова Н.Г. Малина обыкновенная // Биологическая флора Московской области. М.: МГУ, 1996. Вып. 12. С. 89–112.
- Данилов И.Д. Динамика уровня арктических морей азиатского сектора в последние 50 тыс. лет // Динамика арктических побережий России. М., 1998. С. 116–130.

- Данилов И.Д. Плейстоцен морских субарктических равнин. М.: МГУ, 1978. 198 с.
- Данилов П.И. Роль речного бобра в биоценозах // Средообразующая деятельность животных. М.: Изд-во МГУ, 1970. С. 80–82.
- Дворников М.Г., Дворникова Н.П., Коробейникова В.П. Особенности растительности в поселениях барсука (*Meles meles L.*) на Южном Урале // Экология. 1994. № 5. С. 108–109.
- Дворникова Н.П., Коробейникова В.П. Влияние жизнедеятельности речного бобра на прибрежные фитоценозы Ильменского заповедника // Грызуны. Материалы VI Всесоюзного совещания. 1983. С. 486–489.
- Девственные леса Дальневосточного Экорегиона: критерии выделения и методика картографирования. Хабаровск: Изд-во Хабар. гос. техн. ун-та, 2000. 60 с.
- Девятова Э.И. Палинологическая характеристика верхнечетвертичных отложений Карелии // Четвертичная геология и геоморфология восточной части Балтийского щита. Тр. Ин-та геол. Карельского филиала АН СССР. Вып. 13. Петрозаводск–Л., 1972. С. 59–96.
- Дёгтева С.В. Сероольшаники республики Коми // Ботан. журн. 2002. Т. 87. № 1. С. 107–121.
- Дёжкин В.В., Дьяков Ю.В., Сафонов В.Г. Бобр. М.: Агропромиздат, 1986. 256 с.
- Демаков Ю.П. Диагностика устойчивости лесных экосистем (методологические и методические аспекты): Научное издание. Йошкар-Ола. 2000. 416 с.
- Дёмкин В.А. Палеопочвоведение и археология. Пушино: ОНТИ ПНЦ РАН, 1997. 213 с.
- Демьянов В.А. Влияние *Larix gmelini (Pinaceae)* на режимы экологических факторов в редколесьях и редианах лесного массива “Ары-Мас” на Таймыре // Ботан. журн. 1983. Т. 68. № 5. С. 618–625.
- Денисов А.К. Последледниковая динамика северной границы ареала дуба черешчатого в СССР и филоценогенез дубрав севера // Лесоведение. 1980. № 1. С. 3–11.
- Деревянко А.П. Палеолит Дальнего Востока и Кореи. Новосибирск: Наука, 1983. 216 с.
- Дерюга Е.С., Напалков Н.В. Сроки созревания и интенсивность плодоношения основных древесных пород и кустарников в г. Казани и Раифском лесном массиве // Тр. Волжско-Камского гос. заповедника. Казань, 1972. Вып. 2. С. 119–124.
- Джон Б. Ледниковые периоды: поиск причин их установления // Зимы нашей планеты. М.: Мир, 1982. С. 38–74.
- Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. М.: Изд-во МГПИ, 1980. Ч. 1. 100 с.
- Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. М.: Изд-во МГПИ, 1983а. Ч. 2. 96 с.
- Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. М.: Изд-во МГПИ, 1983б. Ч. 3. 80 с.
- Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Эфемероиды. М.: Изд-во МГПИ, 1987. 80 с.
- Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники. М.: Прометей, 1989. 102 с.
- Диков Н.Н., Дикова Т.М. Памятники каменного века на Камчатке, Колыме и Чукотке // Археологические открытия, 1972. М., 1973. С. 210–211.
- Димо Н.А. Мокрицы и их роль в почвообразовании пустынь // Почвоведение. 1945. № 2. С. 115–121.
- Динесман Л.Г. Влияние диких млекопитающих на формирование древостоев. М.: Лесн. пром-сть, 1961. 165 с.
- Динесман Л.Г. Биогеоценозы степей в голоцене. М.: Наука, 1977. 150 с.
- Динесман Л.Г. Экология растений и животных и количественная биоиндикация палеоклиматов // Палеоклиматы позднеледниковья и голоцена. М.: Наука, 1989. С. 48–51.

- Динесман Л.Г., Савинецкий А.Б.* Влияние пастбищной дигрессии степей на млекопитающих Русской равнины // Зоол. журн. 2000. Т. 79, № 4. С. 388–396.
- Дмитриев Е.А., Карпачевский Л.О., Скворцова Е.Б.* Роль вывалов в формировании почвенного покрова в лесах // Генезис и экология почв ЦЛГЗ. М.: Наука, 1979. С. 111–119.
- Дмитриев Е.А., Карпачевский Л.О., Строганова М.Н., Шоба С.А.* О происхождении неоднородности почвенного покрова в лесных биогеоценозах // Проблемы почвоведения. М.: Наука, 1978. С. 212–218.
- Дмитриев П.П.* Изменение профиля почвы в результате деятельности млекопитающих-землероев // Почвоведение. 1988. № 11. С. 75–81.
- Добровольский В.В.* География почв с основами почвоведения. М.: Владос, 1999. 384 с.
- Добровольский В.В.* География почв с основами почвоведения. Учебное пособие для студентов геог. фак. пед. ин-тов. 2-е изд. М.: Просвещение, 1976. 288 с.
- Добровольский Г.В., Титкова Н.Ф.* Особенности структуры пойменных почв // Почвоведение. 1960. № 1. С. 15–25.
- Долгошов В.И.* Опыт классификации древесных пород и кустарников по интенсивности их плодоношения // География плодоношения лесных древесных пород, кустарников и ягодников. М.: Лесн. пр-сть. 1964. С. 9–13.
- Долуханов П.М., Пашкевич Г.А.* Палеогеографические рубежи верхнего плейстоцена-голоцена и развитие хозяйственных типов на юго-востоке Европы // Палеоэкология древнего человека. К X конгр. INQUA (Великобритания, 1977). М.: Наука, 1977. С. 134–145.
- Долуханов П.М., Хотинский Н.А.* Палеогеографические рубежи голоцена и мезо-неолитическая история Европы // Первобытный человек, его материальная культура и природная среда в плейстоцене и голоцене. М.: Наука, 1974. С. 211–216.
- Домников Г.В.* Зоогенная дефолиация и вторичная вегетация древостоев в Курских дубравах // Гетеротрофы в экосистемах центральной лесостепи. М.: Наука, 1979а. С. 105–122.
- Домников Г.В.* Распределение очагов массового размножения зеленой дубовой листовертки в дубравах центральной лесостепи // Гетеротрофы в экосистемах центральной лесостепи. М.: Наука, 1979б. С. 86–105.
- Дорофеев П.И.* Новые данные о плейстоценовых флорах Белоруссии и Смоленской области // Материалы по истории флоры и растительности СССР. Вып. 4. М.-Л.: АН СССР, 1964. С. 5–180.
- Дорофеев П.И.* О верхнеплейстоценовой флоре с. Дречалуки в Белоруссии // Докл. АН СССР. 1957. Т. 117. № 2. С. 303–307.
- Драчков В.Н.* Влияние лесопатологических факторов на продуктивность лесов // Повышение продуктивности лесов Европейского Севера. Архангельск, 1974. С. 191–200.
- Дроздов Н.Н.* Семейство Трехкоготные черепахи (*Trionychidae*) // Жизнь животных. Т. 4, ч. 2. М., Просвещение. 1969. С. 184–193.
- Дубравы России. М.: ВНИИЦлесресурс, 2000. 536 с.
- Дулин М.В., Железнова Г.В., Шубина Т.П.* и др. Мхи-эпифиты осиновых лесов бассейна реки Выгчегды // Проблемы охраны и рационального использования природных экосистем и биологических ресурсов: Материалы докл. Всерос. науч.-практ. конф., посвящ. 125-летию И.И. Спрыгина. Пенза, 1998. С. 252–254.
- Дылис Н.В.* Основы биогеоценологии. М.: МГУ, 1978. 172 с.
- Дьяков Ю.В.* Бобры Европейской части Советского Союза. М.: Моск. рабочий, 1975. 480 с.
- Дюшофур Ф.* Новые данные по гумификации в лесных почвах умеренного климата // Почвоведение. 1998. № 7. С. 883–889.

Евстигнеев О.И. Популяционная организация лесных биогеоценозов в долинах малых рек // Проблемы сохранения разнообразия природы степных и лесостепных регионов. М.: Научный мир, 1995. С. 116–118.

Евстигнеев О.И., Беляков К.В. Влияние деятельности бобра на динамику растительности малых рек (на примере заповедника “Брянский лес”) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1997. Т. 102. Вып. 6. С. 34–41.

Евстигнеев О.И., Коротков В.Н., Бакалына Л.В. Популяционная организация грабовых лесов Каневского заповедника // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1992. Т. 97. Вып. 2. С. 81–89.

Евстигнеев О.И., Коротков В.Н., Беляков К.В. и др. Биогеоценотический покров Неруссо-Десянянского полесья: механизмы поддержания биологического разнообразия / Под ред. О.В. Смирновой. Брянск, 1999. 176 с.

Елина Г.А. О развитии болот в глубоких впадинах на севере Карелии // Голоцен. М.: Наука, 1969. С. 165–171.

Елина Г.А. Динамика лесов и болот Карелии в голоцене по палинологическим данным // Болотные экосистемы Карелии и их динамика. Петрозаводск, 1980. С. 5–51.

Елина Г.А. Принципы и методы реконструкции и картирования растительности голоцена. Л.: Наука, 1981. 159 с.

Елина Г.А. Болотные экосистемы низкогорий северной тайги // Болотные экосистемы Европейского Севера. Петрозаводск, 1988. С. 5–59.

Елина Г.А. Палеогеографическое исследование позднеледниковья и голоцена на Европейском Севере России // Динамика болотных экосистем Северной Евразии в голоцене. Материалы симпозиума. Петрозаводск, 2000. С. 5–10.

Елина Г.А. Палеорастительность Карелии за последние 9500 лет // Биогеография Карелии. Труды КНЦ РАН. Серия биология. Вып. 2. Петрозаводск, 2001. С. 27–37.

Елинек Я. Большой иллюстрированный атлас первобытного человека. Прага: Артис, 1985. 560 с.

Ерицян Б.Г., Семенов С.А. Новая нижнепалеолитическая пещера “Ереван” // КСИА. 1971. Вып. 126. С. 32–36.

Ермаков Н.Б. Гемибореальные леса континентальной Северной Азии (классификация, ординация, анализ ценофлор). Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. Новосибирск: Ботан. сад. 2001. 26 с.

Ермолова Н.М. Терофауна долины Ангары в позднем антропогене. Новосибирск: Наука, 1978. 222 с.

Ершова Э.А. К биологии папоротника – орляка в Средней Сибири // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. 1977. Т. 55. № 1. С. 32–37.

Ефименко П.П. Первобытное общество. Киев: АН УССР, 1953. 658 с.

Жегалло В.И., Каландадзе Н.Н., Кузнецова Т.В., Раутиан А.С. Судьба мегафауны Голарктики в позднем антропогене // Мамонт и его окружение: 200 лет изучения. М.: ГЕОС, 2001. С. 287–306.

Жегалло В.И., Каландадзе Н.Н., Шановалов А.В. и др. Об ископаемых носорогах эласмотериях // Новости из Геологического музея им. В.И. Вернадского. 2002. № 9. С. 1–47.

Жесткова И.А. Об экологии и поведении зубров в Хоперском заповеднике // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1988. Т. 93. Вып. 4. С. 30–37.

Жизнеспособность популяций. Природоохранные аспекты. М.: Мир, 1989. 224 с.

Жирнов Л.В. Возвращение к жизни: экология, охрана и использование сайгаков. М.: Лесн. пром-ть, 1982. 224 с.

Жуйкова И.А. Этапы эволюции природной среды Вятского края в позднеледниковье и голоцене (по результатам спорово-пыльцевого анализа). Дис. ... канд. геогр. наук. М., 1999. 177 с.

- Жуков А.Б. Дубравы УССР и способы их восстановления // Дубравы СССР. Т. 1. М.-Л.: Гослесбумиздат, 1949. С. 30–352.
- Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: Ланар, 1995. 224 с.
- Жукова Л.А. Основные направления исследований МарГУ // Ботан. журн. 1999. Т. 84. № 1. С. 156–160.
- Жуковская О.В. Растительность вейниковых вырубок еловых лесов южной тайги европейской части России. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2002. 23 с.
- Забелкин Н.А., Уланова Н.Г. Иван-чай узколистый // Биологическая флора Московской области. М.: МГУ, 1996. Вып. 11. С. 166–191.
- Заблоцкая Л.В. Питание и естественные корма зубров // Тр. Приокско-Террасного гос. заповедника. М., 1957. С. 66–143.
- Заблоцкий М.А. Зубр – национальная собственность СССР // Природа, 1948, № 26. С. 40–45.
- Заблоцкий М.А. Восстановление зубра в СССР и за границей // Охрана природы и запов. дело в СССР. 1960. Бюл. № 4. С. 52–70.
- Заборовский Е.П. Плоды и семена древесных и кустарниковых пород. М., 1962. 303 с.
- Загорская Н.Г., Яшина З.И., Слободин В.Я. и др. Морские неоген-четвертичные отложения нижнего течения реки Енисей // Тр. Института геологии Арктики. М.: Недра, 1965. 92 с.
- Загреев В.В., Сухих В.И., Швиденко А.З. и др. Общесоюзные нормативы для таксации лесов. М.: Колос, 1992. 495 с.
- Зажурило К.К. К классификации орнитохорных плодов и семян // Ботан. журн. 1931. Т. 16. № 2–3. С. 81–92.
- Зайдельман Ф.Р. Процесс глееобразования и его роль в формировании почв. М.: МГУ, 1998. 316 с.
- Зайдельман Ф.Р., Шваров А.П. Пирогенная и гидротермическая деградация торфяных почв, их агроэкология, песчаные культуры земледелия, рекультивация. М.: МГУ, 2002. 168 с.
- Зайцев Б.Д. Лес и почва. М.: Лесн. пром-сть, 1964. 161 с.
- Заклинская Е.Д. Спорово-пыльцевой анализ и палеопалинология // Палинология СССР. М.: Наука, 1980. С. 3–9.
- Заугольнова Л.Б. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга. Научн. докл. ... докт. биол. наук. СПб., 1994. 70 с.
- Заугольнова Л.Б. Иерархический подход к анализу лесной растительности малого речного бассейна (на примере Приокско-Террасного заповедника) // Ботан. журн. 1999. Т. 84. № 8. С. 42–56.
- Заугольнова Л.Б., Жукова Л.А., Попадюк Р.В. и др. Критическое состояние ценопопуляций растений // Проблемы устойчивости биологических систем. М.: Наука, 1992. С. 51–59.
- Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В., Комаров А.С. и др. Мониторинг фитопопуляций // Успехи совр. биол. 1993. Т. 113, вып. 4. С. 410–414.
- Заугольнова Л.Б., Ханина Л.Г., Комаров А.С. и др. Информационно-аналитическая система для оценки сукцессионного состояния лесных сообществ. Пушкино: Пушкинский научн. центр. 1995. 50 с.
- Зельницкий Г.В. Обзорение Калужской губернии в естественном ее состоянии // Уралия: Периодическое издание в Калуге. 1804. Первая четверть. С. 15–56.
- Зимы нашей планеты. М.: Мир, 1982. 333 с.
- Злобин Ю.А. К познанию строения клонов *Vaccinium myrtillus* L. // Ботан. журн. 1961. Т. 43, № 3. С. 414–419.
- Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценологических популяций. Казань: КГУ. 1989. 145 с.

Злобин Ю.А., Храмченко Н.А. Некоторые эколого-фитоценологические особенности обыкновенного вереска (*Calluna vulgaris* Hill.) на восточной границе ареала // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1963, № 3. С. 125–130.

Злотин Р.И. Влияние зоогенной дефолиации верхнего полога леса на продуктивность древостоя в дубравах // Средообразующая деятельность животных. М.: МГУ, 1970а. С. 54–57.

Злотин Р.И. Влияние массовых размножений зеленой дубовой листовертки на продуктивность лесостепных дубрав // Средообразующая деятельность животных. М.: МГУ, 1970б. С. 44–48.

Злотин Р.И., Ходашова К.С. Роль животных в биологическом круговороте лесостепных экосистем. М.: Наука, 1974. 200 с.

Знаменский В.С., Лямцев Н.И. Критерий для выделения насаждений – резерваций непарного шелкопряда // Лесн. хоз-во. 1983. № 1. С. 60–61.

Знаменский В.С., Лямцев Н.И. Особенности динамики численности непарного шелкопряда в комплексных очагах листогрызущих насекомых // Защита леса от вредных насекомых и болезней: Сб. научн. тр. М.: ВНИИЛМ, 1990. С. 11–21.

Зозулин Г.М. Взаимоотношения лесной и травянистой растительности в Центрально-Черноземном гос. заповеднике // Труды Центр.-Чернозем. гос. заповедника. 1955. Вып. 3. С. 102–234.

Зозулин Г.М. Исторические свиты растительности европейской части СССР // Ботан. журн. 1973. Т. 58, № 8. С. 1081–1092.

Золотарева Б.Н., Демкина Т.С., Мироненко Л.М. Изменение гумусного состояния черноземов и дерново-подзолистых почв при длительном сельскохозяйственном использовании // Естественная и антропогенная эволюция почв. Пушкино: НЦБИ РАН, 1988. С. 127 – 134.

Зонн С.В. Влияние леса на почвы. М.: Изд-во АН СССР, 1954. 160 с.

Зонн С.В. Краткие методические указания к изучению почв при лесотипологических исследованиях // Методические указания к изучению типов леса. М.: Изд-во АН СССР, 1957. С. 76–104.

Зонн С.В. Современные проблемы генезиса и географии почв. М.: Наука, 1983. 168 с.

Зонн С.В. Состояние и перспективы изучения лесного биогеоценологического покрова // Почвоведение. 1993. № 9. С. 13–19.

Зражевский А.И. Значение фауны беспозвоночных в повышении плодородия лесных почв // Тр. ин-та леса АН СССР. Вып. 23. 1954. С. 237–265.

Зубаков В.А. Глобальные климатические события плейстоцена. Л.: Гидрометеоздат, 1986. 288 с.

Зубаков В.А. Глобальные климатические события неогена. Л.: Гидрометеоздат, 1990. 223 с.

Зубр: морфология, систематика, экология. Отв. ред. В.Е. Соколов. М.: Наука, 1980. 496 с.

Игнатов М.С. Особенности разнообразия флор мхов на территории бывшего СССР // Arctoa. 1993. Т. 2. С. 13–47.

Игнатов М.С., Игнатова Е.А. Мхи Пинежского заповедника // Бюл. ГБС. 1993. Вып. 167. С. 36–47.

Игнатов М.С., Игнатова Е.А., Кураева Е.Н. и др. Бриофлора Центрально-лесного биосферного заповедника (Европейская Россия, Тверская область) // Arctoa. Т. 7. 1998. С. 45–58.

Игнатова Е.А., Игнатов М.С. Мхи Башкирии: предварительный список видов и фитогеографические заметки // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1992. Т. 98, вып. 2. С. 103–111.

Игнатова Е.А., Игнатов М.С., Безгодов А.Г. Флора мхов заповедника “Басеги” (Пермская область, Средний Урал) // Arctoa. 1995. Т. 4. С. 23–34.

- Изменение климата и ландшафтов за последние 65 миллионов лет. М.: Геос, 1999. 260 с.
- Ильинская С.А., Матвеева А.А., Казанская Т.Н.* Типы леса // Леса Южного Подмосковья. М., Наука, 1985. С. 54–205.
- Ильинская С.А., Матвеева А.А., Речан С.П.* и др. Типы леса // Леса Западного Подмосковья. М., Наука. 1982. С. 20–150.
- Ильинский А.И.* Вторичные вредители сосны и ели и меры борьбы с ними. // Тр. Всесоюз. НИИ лесоводства и механизации лесн. х-ва, вып. 36. М., 1958, С. 178–228.
- Ильинский А.И.* Организация надзора за хвое- и листогрызущими вредителями в лесах и прогнозирование их массовых размножений // Защита леса от вредителей и болезней. М.: Сельхозгиз, 1961. С. 57–96.
- Имбри Д., Имбри К.П.* Тайны ледниковых эпох. М.: Прогресс, 1988. 263 с.
- Иорданский Н.Н.* Отряд Крокодилы (*Crocodylia*) // Жизнь животных. М.: Просвещение, 1969. Т. 4, ч. 2. С. 444–454.
- Исаев А.С., Гирс Г.И.* Взаимодействие дерева и насекомых-ксилофагов. Новосибирск: Наука, 1975. 374 с.
- Исаев А.С., Рожков А.С., Киселев В.В.* Черный пихтовый усач *Monochamus urussovi* (Fisch.). Новосибирск: Наука, 1988. 212 с.
- Исаев А.С., Хлебопрос Р.Г., Недорезов Л.В.* и др. Динамика численности лесных насекомых. Новосибирск: Наука, 1984. 224 с.
- Исаев А.С., Хлебопрос Р.Г., Недорезов Л.В.* и др. Популяционная динамика лесных насекомых. М.: Наука, 2001. 374 с.
- Исаченко А.Г.* Ландшафтоведение и физико-географическое районирование. М.: Высш. школа, 1991. 367 с.
- Истомина И.И., Богомолова Н.Н.* Поливариантность онтогенеза и жизненные формы лесных кустарников // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1991. Т. 96, вып. 4. С. 68–78.
- История гидросферы / Клиге Р.К., Данилов И.Д., Конищев В.Н. М.: Научный мир, 1998. 368 с.
- Казьмин В.Д., Смирнов К.А.* Зимнее питание, кормовые ресурсы и трофическое воздействие зубра на лесные фитоценозы Центрального Кавказа // Бюл. МОИП, Отд. биол. 1992. Т. 97, вып. 2. С. 26–35.
- Калинин М.И.* Формирование корневой системы деревьев. М.: Лесная промышленность, 1983. 152 с.
- Калиновский П.Ф.* Териофауна позднего антропогена и голоцена Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1983. 153 с.
- Каллис А., Сыбер А., Тооминг Х.* Связь фотосинтеза и продолжительности поглощения CO₂ с удельной плотностью листьев // Экология, 1974. № 2. С. 5–12.
- Кальке Х.Д.* Южная граница позднплейстоценового европейско-сибирского фаунистического комплекса в Восточной Азии // Берингия в кайнозое. Владивосток, 1976. С. 263–272.
- Калякин В.Н.* Структура орнитофауны Арктики // VII Всес. зоогеогр. конф. М.: Наука, 1979. С. 27–30.
- Калякин В.Н.* К взаимоотношениям в системе “потребитель–ресурс” // Вид и его продуктивность в ареале, ч. 2. Свердловск, 1984. С. 24–25.
- Калякин В.Н.* Млекопитающие в экосистемах южного Ямала // Млекопитающие в наземных экосистемах. М., Наука. 1985. С. 67–99.
- Калякин В.Н.* Спасти северные леса // Лес и человек. 1991. С. 6–8.
- Калякин В.Н.* Новые данные о биогеографической уникальности Новой Земли // Доклады АН РАН. 1995. Т. 343, № 1. С. 139–141.
- Калякин В.Н.* Приручение волка – поворот в судьбе человека и биосферы // VI съезд териол. общ. М., 1999. С. 107.
- Калякин В.Н.* Палеоэкологическая интерпретация находок птиц позднпалеолитической стоянки Авдеево (Курская область) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2001. Т. 106, вып. 2. С. 22–30.

- Калякин В.Н.* О тайнах былого распространения стеллеровой коровы // Природа. № 6. 2002а. С. 6–12.
- Калякин В.Н.* Фауна и природная обстановка поселения // Исторические памятники II камчатской экспедиции. М.: Научный мир, 2002б. С. 184–193.
- Калякин В.Н.* Альтернатива гипотезе гигантских покровных оледенений // Материалы Моск. центра РГО. Биогеография. Вып. 11. М., 2003. С. 62–73.
- Калякин В.Н., Криволицкий Д.А., Замесова Е.Ю.* О состоянии и изученности биоты Новой Земли // Вестник МГУ. Сер. 5. География. 1998. № 6. С. 18–22.
- Калякин В.Н., Старков В.Ф., Черносивтов П.Ю.* О результатах изучения состава териофауны устья р. Оленек в 17–18 вв. по археологическим материалам // Итоги и перспективы развития териологии Сибири. Мат-лы науч. конф. Иркутск, 24–26 мая 2001. С. 38–40.
- Калякин В.Н., Турубанова С.В.* О современном и прошлом распространении речного бобра в Сибири // Там же. С. 99–103.
- Калякин В.Н., Турубанова С.А.* Распространение мамонта в позднем плейстоцене и голоцене и трансформация природных экосистем // Материалы Московского центра РГО. Биогеография. Вып. 10. М., 2002. С. 34–40.
- Калякин В.Н., Турубанова С.А.* О динамике распада мамонтовой фауны севера Евразии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2003. Т. 108, вып. 4. С. 10–19.
- Каньшиев В.Я.* К экологии речного бобра в условиях лесосушительной мелиорации // Экология наземных позвоночных северо-запада СССР. Петрозаводск, 1986. С. 92–96.
- Каньшиев В.Я.* К экологии речного бобра (*Castor fiber L.*) в условиях лесосушительной мелиорации // Влияние антропогенной трансформации ландшафта на население наземных позвоночных животных. М., 1987. Ч. 1. С. 286–287.
- Каплюк Л.Ф., Поляков А.Ф.* Влияние пожаров на водно-физические свойства бурых лесных почв горного Крыма // Почвоведение. 1980, № 8. С. 99–107.
- Каппер В.Г.* Об организации ежегодных систематических наблюдений над плодоношением древесных пород // Тр. ГНИИЛХ. 1930. Вып. 8. С. 103–147.
- Караваяева Н.А.* Заболачивание и эволюция почв. М.: Наука, 1982. 296 с.
- Караваяева Н.А.* Антропогенные изменения таежных почв на ленточных глинах Северо-Запада России // Почвоведение. 1996. № 11. С. 1285–1294.
- Караваяева Н.А.* Длительная агрогенная эволюция дерново-подзолистой почвы // Там же. 2000. № 2. С. 169–179.
- Караваяева Н.А., Жариков С.Н.* О проблеме окультуривания почв // Почвоведение. 1998. № 11. С. 1327–1338.
- Караваяева Н.А., Жариков С.Н., Кончин А.С.* Пахотные почвы Нечерноземья: процессно-эволюционный подход к изучению // Там же. 1985. № 11. С. 114–125.
- Каразия С.* Фитоцено-экологические группы растений лесов Литовской ССР // Тр. Литов. НИИ лесного хозяйства, 1977. Т. 17. С. 3–10.
- Карманова И.В.* Математические методы изучения роста и продуктивности растений. М., 1976. 223 с.
- Карпачевский Л.О.* Пестрота почвенного покрова в лесном биогеоценозе. М.: Изд-во МГУ, 1977. 312 с.
- Карпачевский Л.О.* Лес и лесные почвы. М.: Лесн. пром-сть, 1981. 264 с.
- Карпачевский Л.О.* Роль биогеоценоза в формировании почв // Роль почвы в лесных биогеоценозах. Чтения памяти академика В.Н. Сукачева, XII. М.: Наука, 1995. С. 38–52.
- Карпачевский Л.О., Дмитриев Е.А., Скворцова Е.А.* и др. Роль вывалов в формировании структуры почвенного покрова // Структура почвенного покрова и использование почвенных ресурсов. М.: Наука, 1978. С. 37–42.
- Карпачевский Л.О., Морозов А.И.* Вертикальное строение биогеоценоза // Почвоведение. 1994. № 2. С. 119–124.

Карпачевский Л.О., Строганова М.Н., Трофимов С.Я., Гончарук Н.Ю. Организация почвенного покрова Центрального лесного государственного биосферного заповедника // Почвенные исследования в заповедниках. Проблемы заповедного дела. Вып. 7. М., 1995. С. 17–38.

Карпачевский Л.О., Холопова Л.Б., Просвирина А.П. О динамике строения почвенного покрова в лесных биогеоценозах // Почвоведение. 1980. № 5. С. 40–49.

Карпов В.Г. Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги // Л.: Наука, 1969. 334 с.

Каталог млекопитающих СССР. Л.: Наука, 1981. 456 с.

Кийз Ч. Проблема лёсса и ее связь с валунными глинами // Бюл. Информ. бюро ассоциации для изучения четвертичных отложений Европы при Всесоюз. геол.-разв. объедин. ВСНХ СССР. Л., 1932. № 2. С. 23–35.

Кинд Н.В. Палеоклиматы и природная среда голоцена // История биогеоценозов СССР в голоцене. М.: Наука, 1976. С. 5–14.

Кириков С.В. Изменения животного мира в природных зонах СССР (XIII–XIX вв.). Степная зона и лесостепь. М.: АН СССР, 1959. 175 с.

Кириков С.В. Изменения животного мира в природных зонах СССР (XIII–XIX вв.). Лесная зона и лесотундра. М.: АН СССР, 1960. 157 с.

Кириков С.В. Человек и природа восточноевропейской лесостепи в X – нач. XIX в. М.: Наука, 1979. 185 с.

Кириков С.В. Человек и природа степного Причерноморья с геродотовского времени до начала XIX века // Антропогенные факторы в истории развития современных экосистем. М.: Наука, 1981. С. 87–98.

Киселева Е.Г. Использование зубрами древесно-кустарниковой растительности при загонном содержании // Тр. Окского гос. заповедника. 1974. Вып. 10. С. 195–213.

Климанов В.А. Климат Восточной Европы в климатический оптимум голоцена (по данным палинологии) // Развитие природы СССР в позднем плейстоцене и голоцене. М.: Наука, 1982. С. 251–259.

Климанов В.А. Цикличность и квазипериодичность климатических колебаний в голоцене // Палеоклиматы позднеледникового и голоцена. М.: Наука, 1989. С. 29–33.

Климанов В.А., Никифорова Л.Д. Изменение климата на северо-востоке Европы за последние 2000 лет // Докл. АН СССР. 1982. Т. 267. № 1. С. 164–167.

Клименко В., Климанов В., Сиринов А., Слепцов А. Изменение климата на западе европейской части России в позднем голоцене // Докл. РАН. Т. 376. № 5. 2001. С. 679–683.

Клоков М.В. Основные этапы развития равнинной флоры Европейской части СССР // Материалы по истории флоры и растительности СССР. Вып. 4. М.-Л.: АН СССР, 1963. С. 376–406.

Коваль В.Ю. Новые данные о Ростиславльском городище эпохи раннего железного века // Археологические памятники Москвы и Подмоскovie. Тр. Музея истории г. Москвы. Вып. 10. М., 2000. С. 26–31.

Кожаринов А.В. Динамика растительного покрова Восточной Европы в позднеледниковье – голоцене. Дисс. ... докт. биол. наук. М., 1994. 453 с.

Кожевников Ю.П. Проблемы интерпретации споро-пыльцевых спектров в реконструкции растительного покрова // Ботан. журн. 1995. Т. 80. № 9. С. 1–19.

Кожевников Н.Д. Биология и экология тьянь-шанской ели (ценопопуляционный анализ). Фрунзе: Илим, 1982. 240 с.

Колесников Б.П. Генетический этап в лесной типологии и его задачи // Лесоведение, 1974, № 2. С. 3–20.

Колпаков В.В. Эоловые четвертичные отложения приленской Якутии // Бюл. КИЧП. 1987. № 56. С. 3–16.

Колчак А. Последняя экспедиция на остров Беннета, снаряженная Академией Наук для поисков барона Толля // Известия импер. РГО. Т. 42. № 1–5. СПб., 1907. С. 487–519.

Колчин Б.А., Куза А.В. Археологические источники и методика исследования // Древняя Русь: Город, замок, село. М.: Наука, 1985. С. 29–38.

Комаров Н.Ф. Этапы и факторы эволюции растительного покрова черноземных степей // Записки Всес. Геогр. Общ-ва. Нов. сер. 1951. Т. 13. 326 с.

Коновалова Н.В., Капралов Е.Г. Введение в ГИС. М.: Научный мир, 1997. 160 с.
Коренное население Северной Америки в современном мире. М.: Наука, 1990. 397 с.

Короткевич Е.С. Полярные пустыни. М.: Гидрометеиздат. 1972. 420 с.

Коротков В.Н. Новая парадигма в лесной экологии // Биологические науки. 1991. № 8. С. 7–20.

Коротков В.Н. Демутационные процессы в островных лесных массивах: на примере ГИЗЛ Горки Ленинские и Каневского заповедника). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1992. 16 с.

Корочкина Л.Н. Беловежский зубр // Труды запов.-охотн. хоз-ва “Беловежская пуца”. 1958. Вып. 1. С. 7–34.

Корочкина Л.Н. Древесная растительность в питании зубров “Беловежской пуцы” // Беловежская пуца. Минск, 1969. Вып. 3. С. 120–126.

Корочкина Л.Н. Влияние зубров на подрост древесной растительности Беловежской пуцы // Там же. Минск, 1971. Вып. 4. С. 167–176.

Корочкина Л.Н. Состав лесной травянистой растительности в питании европейских зубров в заповеднике “Беловежская пуца” // Там же. Минск, 1972. Вып. 6. С. 110–124.

Корочкина Л.Н. Район обитания и стациональное поведение зубров в заповеднике «Беловежская пуца» // Там же. Минск, 1973. Вып. 7. С. 148–165.

Корочкина Л.Н. Вопросы реаклиматизации и емкость кормовых угодий в Беловежской пуце // Там же. Минск, 1974. Вып. 8. С. 118–131.

Корчагин А.А. Влияние пожаров на лесную растительность и восстановление ее после пожара на европейском Севере // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 3 (Геоботаника). Вып. 9. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. С. 75–149.

Корчагин А.А. Строение растительных сообществ // Полевая геоботаника. Л.: Наука, 1976. Т. 5. 320 с.

Косинцев П.А. Формирование современной териофауны Западной Сибири // Итоги и перспективы развития териологии Сибири. Иркутск, 2001. С. 111–116.

Косинцев П.А., Подопрюгора И.Н. Находки дикобраза *Hystrix vinogradovi* и гималайского медведя *Ursus thibetanus* в позднем плейстоцене Среднего Урала // Териофауна России и сопредельных территорий. 7 съезд Териологического общества. М.: Научный мир, 2003. С. 175.

Котляков В.М. В мире снега и льда. М.: Наука, 1994. 286 с.

Кравцова В.И. Космические методы картографирования. М.: МГУ, 1995. 280 с.

Кравцова В.И., Кука И.В. Использование космической информации для изучения процесса антропогенного обезлесения // Аэрокосмический мониторинг таежных лесов. Красноярск, 1990. С. 61–63.

Красная Книга Российской Федерации. Животные. М.: Аст, 2001. 392 с.

Красная книга СССР. Т. 1. М., Лесная пром-сть. 1984. 392 с.

Краснов Ю.А. Раннее земледелие и животноводство в лесной полосе Восточной Европы. М.: Наука, 1971. 168 с.

Кременецкий К.В., МакДональд К.М., Галабала Р.О. и др. Об изменении северной границы ареалов некоторых видов деревьев и кустарников в голоцене // Ботан. журн. 1996. Т. 81, № 4. С. 10–25.

Криволицкий А.Е. Рельеф и недра Земли. М.: Мысль, 1977. 300 с.

- Кривошеев Ю.В.* Традиционное природопользование на северо-западе России // Традиционный опыт природопользования в России. М.: Наука, 1998. С. 110–119.
- Кригер Н.И.* Лёсс. Его свойства и связь с географической средой. М.: Наука, 1965. 296 с.
- Кригер Н.И.* Яснискольское // Бюл. КИЧП. 1950. № 15. С. 76–83.
- Крупенина Л.А.* Признаки антропогенного влияния на растительный покров центральной части Среднерусской возвышенности в голоцене // Палинология голоцена и маринология. М., 1973. С. 91–97.
- Крутов В.И., Волкова И.П.* О лесопатологическом состоянии культур лиственницы сибирской в Карелии // Сб. научн. работ. Петрозаводск, 1967. С. 36–44.
- Крутов В.И.* Грибные болезни хвойных пород в искусственных ценозах таежной зоны Европейского Севера СССР. Петрозаводск, 1989. 208 с.
- Кузин И.Л.* О степени обоснованности теории материковых оледенений // Известия РГО. Сер. геол. 2003. Т. 135. Вып. 5. С. 51–67.
- Крючков В.В.* Север на грани тысячелетий. М.: Мысль, 1987. 268 с.
- Кузнецов-Угамский Н.* По поводу “смешанных” ископаемых фаун // Природа. № 8. 1934. С. 73–74.
- Кузьмин Я.В., Орлова Л.А., Зольников И.Д., Игольников И.А.* Динамика популяции мамонта (*Mammuthus primigenius Blum.*) в Северной Азии в позднем плейстоцене и голоцене (по радиоуглеродным данным) // Мамонт и его окружение: 200 лет изучения. М.: ГЕОС, 2001. С. 124–138.
- Кузьмина И.Е.* Уральская позднелайстоценовая лошадь // Тр. ЗИН АН СССР. № 131. 1985. С. 64–88.
- Кузьмина И.Е.* Сравнительная морфо-экологическая характеристика лошадей Северной Евразии в антропогене // Материалы по мамонтовой фауне Северной Евразии. Труды ЗИН АН СССР. 1989. Т. 198. С. 83–101.
- Кузьмичев Е.П.* Структура, состав и биоценотическая роль грибов-дендротрофов в лесных сообществах и урбосистемах. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1994. 53 с.
- Кукал З.* Скорость геологических процессов. М.: Мир, 1987. 246 с.
- Кулагин Н.М.* К истории распространения зубров в России // Изв. Российской акад. наук. 1918. С. 1649–1658.
- Кулешова Л.В., Коротков В.Н., Потапова Н.А.* и др. Комплексный анализ послепожарных сукцессий в лесах Костомукшского заповедника (Карелия) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1996. Т. 101, вып. 4. С. 3–15.
- Кулинская Е.В., Скворцова Е.Б.* Изменение микростроения дерново-подзолистых почв при сельскохозяйственном освоении // Деградация и восстановление лесных почв. М.: Наука, 1991. С. 243–250.
- Кульпин Э.С., Пантин В.И.* Решающий опыт // Генезис кризисов природы и общества в России. Вып. 1. М.: Московский лицей, 1993. 102 с.
- Кулясова А.М.* Цветение и урожайность древесно-кустарниковых пород в окрестностях г. Майкопа // География плодоношения лесных древесных пород, кустарников и ягодников. М.: Лесн. пром-сть, 1964. С. 29–30.
- Курнаев С.Ф.* Основные типы леса средней части Русской Равнины. М.: Наука, 1968. 355 с.
- Курчева Г.Ф.* Роль почвенных животных в разложении и гумификации растительных остатков. М.: Наука, 1971. 156 с.
- Куусела К.* Динамика бореальных хвойных лесов. Хельсинки, 1991. 210 с.
- Кучерук В.В.* Воздействие травоядных млекопитающих на продуктивность травостоя и их значение в образовании органической части почв // Тр. МОИП. Т. 10. М.: АН СССР, 1963. С. 153–193.
- Лавров Л.С.* Бобры Палеарктики. Воронеж, 1981. 272 с.
- Ландшафтная карта СССР / Под ред. Исаченко А.Г. М.: ГУГК, 1988.
- Лазаренко А.С.* Визначник листяних мохів. Київ: Наукова думка. 1936. 328 с.

Ларичев В.Е. Мамонт в искусстве поселения Малая Сья и опыт реконструкции представлений верхнепалеолитического человека Сибири // Звери в камне. Новосибирск: Наука, 1980. С. 159–198.

Ласточкин А.Н. Геоэкология ландшафта. СПб.: СПбГУ, 1995. 265 с.

Лебедев А.В., Иванова Э.А. Патология деревьев сосны в древостоях учебного назначения // Известия ВУЗов. Лесной журнал. 1993. № 1. С. 12–17.

Лебедев А.В., Иванова Э.А. Патология хвойных пород в типичных средневозрастных древостоях // Там же. 1991. № 5. С. 11–15.

Лебедева И.И., Тонконогов В.Д. Некоторые аспекты антропогенной эволюции лесных и степных почв при земледельческом использовании // Естественная и антропогенная эволюция почв. Пущино: НЦБИ РАН, 1988. С. 123–127.

Лебедева И.И., Тонконогов В.Д., Герасимова М.И. Географические аспекты почвенной памяти в мезоморфных почвах некоторых регионов Евразии // Почвоведение. 2002. № 1. С. 33–46.

Левина Р.Е. Способы распространения плодов и семян. М.: Наука, 1957. 360 с.

Левковская Г.М. Палинологические данные к палеогеографии и хронологии культур каменного века на территории европейской части СССР, Сибири и сопредельных территорий // Первобытный человек, его материальная культура и природная среда в плейстоцене и голоцене. М., 1974. С. 204–210.

Лепехин И.И. Дневные записки путешествия академика и медицины доктора Ивана Лепехина по разным провинциям Российского государства. СПб., 1814. Часть 3. 376 с.

Лесная энциклопедия. М.: Советская энциклопедия, 1986. Т. 1. 563 с; Т. 2. 631 с.

Лесное законодательство Российской Федерации. М.: ПАИМС, 1998. 576 с.

Лесной фонд России (по данным государственного учета лесного фонда по состоянию на 1 января 1998 г.). Справочник. М.: ВНИИЦлесресурс, 1999. 650 с.

Лесной фонд СССР. Сб. М.: ВНИИЦлесресурс. Т. 2. 1989. 542 с.

Линдберг Г.У. Четвертичный период в свете биогеографических данных. М.: Изд. АН СССР, 1955. 335 с.

Линдеман Г.В. Взаимоотношения насекомых-ксилофагов и лиственных деревьев в засушливых условиях. М.: Наука, 1993. 207 с.

Лир Х., Польстер Г., Фидлер Г.-И. Физиология древесных растений. М., 1974. 242 с.

Ломоносов М.В. О слоях земных. М.–Л., 1949. 211 с.

Лот А. В поисках фресок Тассилии. М.: Мысль, 1976. 396 с.

Любин В.П. Палеолит Кавказа // Палеолит Кавказа и Северной Азии. Л.: Наука, 1989. С. 9–142.

Лямцев Н.И. Влияние листогрызущих насекомых на прирост дуба в порослевых дубравах // Лесоведение. 1995. № 6. С. 23–33.

Лямцев Н.И. Биоразнообразии лесных насаждений и интегрированная защита дубрав от листогрызущих насекомых (в условиях Подмоскowsья и Поволжья) // Производство экологически безопасной продукции растениеводства. Региональные рекомендации, вып. 4. Пущино, 1998. С. 115–120.

Лямцев Н.И., Исаев А.С., Зукерт Н.В. Влияние климата и погоды на динамику численности непарного шелкопряда в европейской России // Лесоведение. 2000. № 1. С. 62–67.

Макаров О.А., Алексеев Ю.Е., Горленко А.С., Яковлев А.С. Топографические ряды фитоценозов и почв в зоне широколиственных лесов (на примере Северо-Одоевского и Яснополянского лесничеств Тульской области) // Почвоведение. 1999. № 6. С. 758–763.

Макарова О.Л. К изучению клещей *Arctoseius (Parasitiformes, Ascidae)* Крайнего Севера. Ареалы и экологические предпочтения видов // Зоол. журн. 2000. Т. 79, № 9. С. 1045–1052.

Макеев В.М., Арсланов Х.А., Гарутт В.Е. Возраст мамонтов Северной Земли и некоторые вопросы палеогеографии позднего плейстоцена // Докл. АН СССР. 1979. Т. 245. № 2. С. 421–424.

Максимов А.И., Хокканен Т., Максимова Т.А., Потемкин А.Д. Биоразнообразие мохообразных старых среднетаежных еловых лесов биосферного заповедника “Северная Карелия” (Финляндия) и заказника “Толваярви” (Карелия, Россия) // Микология и криптогамная ботаника в России: традиции и современность. Тр. междунар. конф. СПб. 2000. С. 517–519.

Малкина И.С., Цельникер Ю.Л., Якишина А.М. Фотосинтез и дыхание подроста. М., 1970. 184 с.

Мальшиева Н.В., Князева С.В. Карта современного состояния лесов бассейна озера Байкал // Устойчивое развитие бореальных лесов. М.: Научный мир, 1997. С. 71–73.

Малясова Е.С., Серебрянный Л.Р. Естественная история Новой Земли // Тр. морск. аркт. экспедиции. 1993. Вып. III. Новая Земля. Т. 2. С. 10–22.

Манько Ю.И. Классификация лесов в зависимости от их происхождения и влияния экзогенных факторов // Динамические процессы в лесах Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984. С. 3–19.

Маринич А.М. Ландшафтная карта Украины // Атлас природных ресурсов Украинской ССР. М., 1978. С. 184–185.

Марков К.К., Лазуков Г.И., Николаев В.А. Четвертичный период. Т. 2. М.: МГУ, 1965. 436 с.

Марков М.В. Популяционная биология розеточных и полурозеточных малолетних растений. Казань, 1990. 188 с.

Мартин П., Мерингер П. Пыльцевой анализ плейстоценовых отложений и биогеография юго-запада США // Четвертичный период в США. Т. 2. М.: Мир, 1969. С. 57–84.

Маслов А.Д. Усыхание еловых насаждений от короёда-типографа и интеграция защитных мероприятий // Комплексные меры защиты ельников европейской части России по подавлению вспышки массового размножения короёда-типографа. Пушкино, 2001. С. 5–19.

Матишов Г.Г. О характере плейстоценового оледенения Баренцевого шельфа // Докл. АН СССР, 1997. Т. 232, № 1. С. 184–187.

Медведев Г.И. Новые данные о палеолите Верхнего Приангарья // Археол. открытия, 1971. М., 1972. С. 253.

Медведи. Бурый медведь. Белый медведь. Гималайский медведь. Размещение запасов, экология, использование и охрана. М.: Наука, 1993. 519 с.

Мелехов И.С. Лесоведение. М.: Лесная промышленность, 1980. 406 с.

Мельничук В.М. Лиственные мхи Западной Волыны. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев. 1953. 14 с.

Мерперт Н.Я. Древнейшие скотоводы Волжско-Уральского междуречья. М.: Наука, 1974. 152 с.

Мигунова Е.С. Леса и лесные земли (количественная оценка взаимосвязей). М.: Экология, 1993. 364 с.

Мигунова Е.С. Лесоводство и естественные науки (ботаника, география, почвоведение). Харьков: Изд-во “Майдан”, 2001. 612 с.

Милов Л.В. Великорусский пахарь и особенности российского исторического процесса. М.: РОССПЭН, 1998. 573 с.

Минин Д.Д. Сбор и хранение семян древесных и кустарниковых пород. М.: Лесн. пром-сть. 1949. 72 с.

Мирзоян С.А., Мамаев Б.М. Насекомые и биосфера. М.: Агропромиздат, 1989. 208 с.

Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука, 1985. 137 с.

- Миркин Б.М., Наумова Л.Г.* Наука о растительности. 1998. Уфа: Гилем. 413 с.
- Миркин Б.М., Усманов И.Ю., Наумова Л.Г.* Типы стратегий растений: место в системах видовых классификаций и тенденции развития // Журн. общ. биол. 1999. Т. 60, № 6. С. 581–595.
- Мирошников В.С., Труль О.А., Ермаков В.Е.* и др. Справочник таксатора. Минск: Урожай, 1980. 360 с.
- Мирошниченко Ю.М.* Динамика и продуктивность пустынной растительности. Л.: Наука, 1986. 157 с.
- Млекопитающие в наземных экосистемах. М.: Наука, 1985. 289 с.
- Млекопитающие: Копытные. / Под ред. В.Е. Соколова, А.К. Темботова. М.: Наука, 1993. 528 с.
- Мокронос А.Т.* Онтогенетический аспект фотосинтеза. М.: Наука, 1981. 196 с.
- Морозов Г.Ф.* Биология наших лесных пород. СПб. 1914. 111 с.
- Морозов Г.Ф.* Очерки по лесокультурному делу. М.: Гослестехиздат, 1950. 213 с.
- Морозов Г.Ф.* Учение о лесе / Избранные труды. Т. 1. М.: Лесная промышленность, 1970. 509 с.
- Морозова О.В., Кожаринов А.В.* Влияние исторических факторов на распределение видового богатства флоры Восточной Европы // Известия РАН. Серия геогр. 2001. № 5. С. 39–50.
- Мотузко А.Н.* Грызуны антропогена Белоруссии и сопредельных территорий // Проблемы плейстоцена. Минск: Наука и техника, 1985. С. 173–188.
- Муха В.Д.* Основные характеристики культурной эволюции почв // Естественная и антропогенная эволюция почв. Пушино: НЦБИ РАН, 1988. С. 100–107.
- Мухин В.А.* Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург: Наука, 1993. 232 с.
- Мэгарран Э.* Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 184 с.
- Назаркин М.В.* Пресноводные рыбы из позднечетвертичных отложений побережья Восточно-Сибирского моря // Вопросы ихтиологии. 1992. Т. 32, вып. 5. С. 48–56.
- Насимович А.А.* Африканский слон. М.: Наука, 1975. 55 с.
- Наставление по принятию решения о целесообразности лесозащитных мероприятий в очагах хвое- и листогрызущих насекомых в европейской части РСФСР. М.: Министерство лесного хозяйства РСФСР, 1988. 11 с.
- Наумов Н.П.* Экология животных. М.: Высш. школа, 1963. 518 с.
- Науялис И.И.* Некоторые черты экологии проростков и ювенильных растений *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris filix mas* в хвойно-широколиственных лесах Московской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84, вып. 4. С. 55–63.
- Науялис И.И., Филин В.Р.* Кочедыжник женский // Биологическая флора Московской области. 1983. М.: МГУ. Вып. 7. С. 26–40.
- Нейштадт М.И.* История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М.: Сов. наука, 1957. 404 с.
- Нестеров В.Г.* Главные рубки ухода в лесах СССР. М. – Л.: Лесн. пром-сть, 1950. 136 с.
- Нестерович Н.Д., Чекалинская И.И., Сироткин Ю.Д.* Плоды и семена лиственных древесных растений. Минск, 1967. 328 с.
- Нехлюдова М.В., Филин В.Р.* Страусник обыкновенный // Биологическая флора Московской области. М.: МГУ. 1993. Вып. 9, ч. 1. С. 4–31.
- Нешатаев В.Ю.* Проект Всероссийского кодекса фитоценологической номенклатуры // Растительность России. 2001. № 1. С. 62–70.
- Нешатаев Ю.Н., Доронина Ю.А.* Экологические характеристики видов флоры заповедника “Лес на Ворскле”. Методические указания. СПб.: СПбГУ. 1995. 31 с.
- Никифорова Л.Д.* Изменения природной среды в голоцене на северо-востоке европейской части СССР. Дис. ... канд. геогр. наук. М., 1979. 252 с.

Никифорова Л.Д. Динамика ландшафтных зон голоцена северо-востока европейской части СССР // Развитие природы СССР в позднем плейстоцене и голоцене. М.: Наука, 1982. С. 154–162.

Никончук В.Н. Динамика плодоношения местных лиственных древесных растений // Лиственные леса Брянской области. М.: Лесн. пром-сть, 1977. С. 52–55.

Ниценко А.А. Об изучении экологической структуры растительного покрова // Ботан. журн. 1969. Т. 54, № 7. С. 1002–1014.

Ниценко А.А. Растительная ассоциация и растительное сообщество как первичные объекты геоботанического исследования. Л.: Наука, 1971. 153 с.

Новосельцев В.Д., Бугаев В.А. Дубравы. М.: Агропромиздат, 1985. 214 с.

Носова Л.М. Флоро-географический анализ северной степи европейской части СССР. М.: Наука, 1973. 186 с.

Носова Л.М. О роли экологических и фитоценологических факторов в распространении *Anemone nemorosa* L. // Эколого-ценотические и географические особенности растительности. М.: Наука, 1983. С. 173–184.

Носова Л.М., Зимин М.В., Тихонова Е.В. и др. Изучение географии и экологии лесных сообществ кисличной серии с использованием ГИС-технологий // Аэрокосмические методы и геоинформационные технологии в лесоведении и лесном хозяйстве. Докл. III Всерос. конф. М., 2002. С. 291–293.

Носова Л.М., Французов А.В., Чумаченко С.И. Моделирование структуры фитомассы древостоев лесных экосистем // Проблемы мониторинга и моделирования динамики лесных экосистем. М.: Экос-информ, 1995. С. 244–251.

Обзор санитарного состояния лесов России за 1992 год / Составители А.Н. Бобринский, Т.Е. Гендель, В.В. Карасев и др. / М.: Росагросервис, 1993. 64 с.

Обзор санитарного состояния лесов России за 1993 год / Составители А.Н. Бобринский, Т.Е. Гендель, В.В. Карасев и др. / М.: Росагросервис, 1994. 130 с.

Образцов Б.В. Материалы опытов и наблюдений по распространению дикими животными семян деревьев и кустарников в открытые биотопы лесостепи // Сообщения лабор. лесоведения. Вып. 3. М.: Сов. наука, 1961. С. 69–88.

Оводов Н.Д. Медведи Алтае-Саянской горной страны // Териофауна России и сопредельных территорий (VII съезд териологического общества). М., 2003. С. 175.

Огнев С.И. Звери СССР и прилежащих стран. Т. 5. М.–Л.: АН СССР, 1947. 809 с.

Одум Ю. Экология. М.: Мир, 1975. 740 с.

Окладников А.П. Следы палеолита в долине реки Лены // МИА. 1953. № 39. С. 227–265.

Окладников А.П., Береговая Н.А. Древние поселения Баранова Мыса. Новосибирск: Наука, 1971. 78 с.

Онищенко В.Г., Гужова Г.А., Семенова Г.В., Работнова М.В. Популяционные стратегии альпийских растений Северо-Западного Кавказа // Экология популяций. М.: Наука, 1991. С. 165–180.

Онищенко В.Г., Егоров А.В., Глухова Е.М., Ханина Л.Г. Экологическая приуроченность высокогорных растений Тебердинского заповедника: анализ базы данных геоботанических описаний // Высокогорные экосистемы Тебердинского заповедника: состав, структура и экспериментальный анализ механизмов организации. Под ред. В.Н. Павлова. М.: МГУ. 1999. С. 166–206.

Онтогенетический атлас лекарственных растений. Учебное пособие. Йошкар-Ола: МарГУ. Т. I. 1997. 240 с.

Онтогенетический атлас лекарственных растений. Учебное пособие. Йошкар-Ола: МарГУ. Т. II. 2000. 268 с.

Осипов В.В., Гаврилова Н.К. Аграрное освоение и динамика лесостепи Нечерноземной зоны РСФСР. М.: Наука, 1983. 104 с.

Основы палеонтологии. Млекопитающие. М.: Недра, 1962. 421 с.

- Отчет по Тамбовскому Управлению Земледелия и Государственных имуществ за 1904 г. Тамбов, Тип. Губ. Упр., 1905. 130 с.
- Офман Г.Ю., Пономаренко Е.В., Пономаренко С.В.* Естественно-географические зоны и сельскохозяйственное районирование России // Традиционный опыт природопользования в России. М.: Наука, 1998. С. 18–57.
- Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России / под ред. Л.Б. Заугольной. М.: Научный мир, 2000. 185 с.
- Оя Т.* Модели развития древостоя. Препринт. Таллинн: АН ЭССР, 1985. 60 с.
- Павлинов И.Я., Борисенко А.В., Крускоп С.В.* и др. Non-Rodentia. Млекопитающие Евразии. М.: Изд-во МГУ, 1995а. 336 с.
- Павлинов И.Я., Яхонтов Е.Л., Агаджанян А.К.* I. Rodentia. Млекопитающие Евразии. М.: Изд-во МГУ, 1995б. 239 с.
- Павлова М.* Описание ископаемых млекопитающих, собранных Русской полярной экспедицией в 1900–1903 гг. // Записки Императорской АН, 8 серия. Т. 21. 1906. Отд. С: геология и палеонтология, вып. 1. 41 с.
- Палеогеографическая основа современных ландшафтов. М.: Наука, 1994. 205 с.
- Палеогеография Северной Евразии в позднем плейстоцене–голоцене и географический прогноз. М.: Наука, 1978. 76 с.
- Паллас П.С.* Путешествие по разным местам Российского государства. Ч. 1. СПб. 1773. 117 с.
- Панова Н.К.* История лесной и болотной растительности Центральной горной провинции Южного Урала в голоцене (по данным спорово-пыльцевого анализа торфа). Дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1986. 183 с.
- Пахомов А.Е., Булохов В.Л., Бобылев Ю.П.* Характер, величина и масштабы роющей деятельности крота в долинных лесах степной Украины // Охрана и рациональное использование защитных лесов степной зоны. Днепропетровск, 1987. С. 106–114.
- Пахтусов П.К., Моисеев С.А.* Дневниковые записки П.К. Пахтусова и С. А. Моисеева. М.: Географ. литература, 1956. 274 с.
- Пачоский И.К.* Основные черты развития флоры юго-западной России // Записки Новороссийского общ-ва естествоиспытателей. Вып. 34. Херсон, 1910. 430 с.
- Пашкевич Г.А.* Динамика растительного покрова Северо-западного Причерноморья в голоцене, его изменения под влиянием человека // Антропогенные факторы в истории развития современных экосистем. М.: Наука, 1981. С. 74–86.
- Перельман А.И.* Геохимия ландшафта. М.: Высшая школа. 1947. 381 с.
- Пестряков В.К.* Окультуривание почв Северо-Запада. Л.: Колос, 1977. 343 с.
- Петров И.Б.* Обь-Иртышская пойма (типизация и качественная оценка земель). Новосибирск: Наука, 1979. 135 с.
- Пианка Э.* Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 400 с.
- Пидопличко И.Г.* Нахождение “смешанной” – тундровой и степной – фауны в четвертичных отложениях Новгород-Северского // Природа, № 5, 1934. С. 80–82.
- Пидопличко И.Г.* О ледниковом периоде. Вып. 2. Биологические и географические особенности европейских представителей четвертичной фауны. Киев: АН УССР, 1951. 264 с.
- Пидопличко И.Г.* О ледниковом периоде. Вып. 3. История четвертичной фауны европейской части СССР. Киев: Изд-во АН УССР, 1954. 220 с.
- Пидопличко И.Г.* Новые данные о фауне Мезинской стоянки // КСИА АН УССР, вып. 8, 1959. С. 104–109.
- Пидопличко И.Г.* Мировоззренческие основы гипотезы о периодических оледенениях земного шара // Природная обстановка и фауны прошлого. Вып. 2. Киев: Наукова думка. 1965. С. 3–15.
- Пидопличко И.Г.* Позднепалеолитические жилища из костей мамонта на Украине. Киев: Наукова думка, 1969. 164 с.

- Погребняк П.С.* Общее лесоводство. М.: Колос, 1968. 440 с.
- Поляков И.Я.* Вредные грызуны и борьба с ними. Л.–М.: Сельхозиздат, 1961. 262 с.
- Полякова Е.И.* Арктические моря Евразии в позднем кайнозое. М.: Научный мир, 1997. 145 с.
- Полянская Т.А., Жукова Л.А.* Онтогенез вереска обыкновенного *Calluna vulgaris* Hill. // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Учебное пособие. Т. 3. Йошкар-Ола, 2002. С. 37–45.
- Помишин С.Б.* Происхождение оленеводства и domestикация северного оленя. М.: Наука, 1990. 141 с.
- Пономарев Н.В.* Современное состояние государственного, общественного и частного лесного хозяйства в России. СПб.: Тип. В. Киршбаума, 1901. 408 с.
- Пономарева С.И.* Влияние жизнедеятельности червей на создание устойчивой структуры дерново-подзолистой почвы // Труды Почвенного ин-та им. В.В. Докучаева. Вып. 41. 1953. С. 304–378.
- Пономаренко Е.В.* О масштабных эффектах при изучении почв // Почвоведение. 1988а. № 1. С. 128–133.
- Пономаренко Е.В.* Структура неоднородности микропространств почвенного покрова и особенности ее формирования. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1988б. 25 с.
- Пономаренко Е.В.* Почвенно-морфологические признаки антропогенных изменений лесных ценозов // Популяционная организация растительного покрова лесных территорий (на примере широколиственных лесов европейской части СССР). Пушкино: ОНТИ ПНЦ РАН, 1990. С. 66–81.
- Пономаренко Е.В.* Березы – сверстники социальных перемен // Наука и жизнь. 1992. № 5. С. 10–13.
- Пономаренко Е.В.* Методические подходы к анализу сукцессионных процессов в почвенном покрове // Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия / Под ред. О.В. Смирновой, Е.С. Шапошникова. СПб.: РБО, 1999. С. 34–57.
- Пономаренко Е.В., Пономаренко С.В., Офман Г.Ю., Хавкин В.П.* Почва как она есть // Природа, 1993. № 3. С. 16–26.
- Пономаренко С.В.* О вероятном механизме дифференциации гранулометрического состава // Почвоведение. 1988. № 1. С. 140–146.
- Попов И.В.* Загадки речного русла. Л.: Гидрометеиздат, 1977. 167 с.
- Попова Н.Н.* Бриофлора Среднерусской возвышенности: хорология, антропогенная трансформация и проблемы сохранения видового разнообразия. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Воронеж. 1998. 40 с.
- Попова Н.Н., Золотов В.И.* Мохообразные (*Bryophyta*) Курской области // Ботан. журн. 1998. Т. 83, № 11. С. 57–62.
- Попова Н.Н.* Мохообразные (*Bryophyta*) Липецкой области // Там же. 1999б. Т. 84. № 2. С. 72–79.
- Попова Н.Н.* Мохообразные (*Bryophyta*) Тульской области // Там же. 1999а. Т. 84, № 4. С. 67–73.
- Популяционная экология растений. Методические указания к спецкурсу (Жукова Л.А., Ведерникова О.П., Смирнова О.В. и др.). Йошкар-Ола: МарГУ. 1994. 99 с.
- Прибылова М.В.* Насекомые – вредители лесных семян Северного Кавказа. Краснодарское книжное изд-во, 1991. 224 с.
- Прудников Е.А.* Корневая губка в еловых культурах: методы учета и прогноза // Защита леса от вредителей и болезней. М.: ВНИИЛМ, 1990. С. 89–99.
- Пузаченко А.Ю., Власов А.А.* Роющая деятельность обыкновенного слепыша (*Spalax microphthalmus*, *Rodentia*, *Spalacidae*) // Зоол. журн. 1993. Т. 72, вып. 11. С. 91–103.
- Пуннинг Я.-М.К., Раукас А.В.* Палеогеография позднечетвертичного времени Северной Евразии. М.: Наука, 1985. 216 с.

Пучков П.В. Некомпенсированные вымирания в плейстоцене: предполагаемый механизм кризиса. Киев, Препринт ин-та зоол. АН УССР. 1989. 60 с.

Пучков П.В. Некомпенсированные вюрмские вымирания. Сообщение 1. Крупнейшие растительоядные: эври- или стенобионты? // Вестник зоологии. 1991. № 5. С. 45–53.

Пучков П.В. Некомпенсированные вюрмские вымирания. Сообщение 2. Преобразование среды гигантскими фитофагами // Вестник зоологии. 1992а. № 1. С. 58–66.

Пучков П.В. Некомпенсированные вюрмские вымирания. Сообщение 3. Перепромысел, “недопромысел” и другие факторы // Вестник зоологии. 1992б. № 4. С. 73–80.

Пучков П.В. Некомпенсированные вюрмские вымирания. Сообщение 4. Старый Свет: смягченный кризис // Вестник зоологии. 1993а. № 1. С. 63–70.

Пучков П.В. Некомпенсированные вюрмские вымирания. Сообщение 5. Кризис в Палеарктике // Вестник зоологии. 1993б. № 4. С. 59–66.

Пьявченко Н.И. Изучение истории экологических систем по торфяникам // Общие методы изучения истории современных экосистем. М.: Наука, 1979. С. 40–61.

Пьявченко Н.И. О возрасте торфов и смене растительности на юге Западной Сибири в голоцене // Бюл. КИЧП. 1983. № 52. С. 164–172.

Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1950а. Вып. 6. 204 с.

Работнов Т.А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Пробл. ботаники. 1950б, вып. 1. С. 465–483.

Работнов Т.А. Некоторые вопросы изучения ценоотических популяций // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74, № 1. С. 147–149.

Работнов Т.А. Изучение ценоотических популяций в целях выяснения стратегии жизни видов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80, вып. 2. С. 5–17.

Работнов Т.А. Фитоценология. М.: МГУ, 1983. 296 с.

Работнов Т.А. О виолентах, пациентах и эксплорентах // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1993. Т. 98, вып. 5. С. 119–124.

Радзиевская М.Г. Генетическая структура комплекса *Armillaria* (опенок осенний) на территории Советского Союза // Докл. АН СССР. 1987. Т. 292, № 6. С. 1489–1491.

Развитие ландшафтов и климата Северной Евразии: поздний плейстоцен и голоцен, элементы прогноза. М.: Наука, 1993. 102 с.

Раменский Л.Г. О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель, геоботаники и экологии // Сов. ботаника. 1935. № 4. С. 25–41.

Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 472 с.

Раптунович В.А. Роль агротехнических приемов в выращивании устойчивых к корневым гнилям насаждений // Проблемы использования, воспроизводства и охраны лесных ресурсов. Йошкар-Ола, 1989. С. 103.

Растительность и почвы Тульских засек / Под общ. ред. С. А. Шобы. М.: Изд-во МГУ, 2002. 157 с.

Растительоядные животные в экосистемах суши. М.: Наука, 1986. 189 с.

Рафес П.М. Роль и значение растительоядных насекомых в лесу. М.: Наука, 1968. 233 с.

Реймерс Н.Ф. Экологические сукцессии и промысловые животные // Охотоведение. 1972. Вып. 1. С. 67–108.

Реймерс Н.Ф. Популярный биологический словарь. М.: Наука, 1991. 538 с.

Ремезов Н.П. Разложение лесной подстилки и круговорот элементов в дубовом лесу // Почвоведение. 1961. № 7. С. 2–12.

- Ремезов Н.П., Быкова Л.Н., Смирнова К.М. Потребление и круговорот азота и зольных элементов в лесах Европейской части СССР. М.: МГУ, 1959. 284 с.
- Ремезов Н.П., Погребняк П.С. Лесное почвоведение. М.: Лесная промышленность, 1965. 324 с.
- Речан С. П., Мальшиева Т.В., Абатуров А.В. и др. Леса Северного Подмосквья. М.: Наука, 1993. 316 с.
- Рипачек В. Биология дереворазрушающих грибов. М., 1967. 276 с.
- Рогачев А.Н. Палеолитические жилища и поселения в Восточной Европе. М.: Наука, 1964. 12 с.
- Рогинский Я.Я. Палестинские и близкие им формы гоминид // Ископаемые гоминиды и происхождение человека. М.: Наука, 1966. С. 182–204.
- Рожков А.С., Массель Г.И. Смолистые вещества хвойных и насекомые-ксилофилы. Новосибирск: Наука, 1982. 148 с.
- Рожков Н.А. Сельское хозяйство Московской Руси XVI в. М., 1899.
- Розанов Б.Г. Морфология почв. М.: МГУ, 1983. 320 с.
- Розенберг Г.С. Модели в фитоценологии. М.: Наука, 1984. 240 с.
- Романовский А.М. Поливариантность онтогенеза *Picea abies* (*Pinaceae*) в Брянском полесье // Ботан. журн. 2001, № 8. С. 72–85.
- Ромашкевич А.И., Герасимова М.И. Микроморфология и диагностика почвообразования. М.: Наука, 1982. 274 с.
- Ротов Р.А. Морфогенез жизненной формы кустарничка у *Calluna vulgaris* (L.) Hill. в условиях Прибалтики // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1960. Т. 65, вып. 2. С. 91–94.
- Рубилина Н.Е., Холопова Л.В. Морфология профиля лесных почв на начальных стадиях почвообразования в подзоне южной тайги // Деградация и восстановление лесных почв. М.: Наука, 1991. С. 251–259.
- Русский М. Зубр как вымирающий представитель нашей фауны // Ученые зап. Казан. ветер. ин-та. 1898. Т. XV, вып. 1. С. 3–13; Вып. 2. С. 97–106; Вып. 5–6. С. 325–352.
- Румянцев В.Ю., Бибииков Д.И., Дежкин А.В., Дудкин О.В. Сурки Европы: история и современное состояние // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1996. Т. 101, вып. 1. С. 3–18.
- Рыковский Г.Ф. Группировки мохообразных напочвенного покрова хвойных лесов Березинского заповедника // Типология и биология естественных и искусственных фитоценозов. Минск: Ураджай, 1974. С. 62–68.
- Рыковский Г.Ф. Мохообразные Березинского биосферного заповедника. Минск: Ураджай, 1980. 136 с.
- Рыковский Г.Ф., Масловский О.М. Флора бриевых мхов (*Bryidae*): состав, современное состояние и вопросы охраны // Микология и Криптогамная геоботаника в России: традиции и современность / Тр. междунар. конф. СПб. 2000. С. 528–530.
- Рысина Г.П. К характеристике семенной продуктивности некоторых лесных травянистых растений // Сложные боры хвойно-широколиственных лесов и пути ведения лесного хозяйства в лесопарковых условиях Подмосквья. М.: Наука, 1968. С. 145–153.
- Рябова Н.В. Жимолость. М.: Лесн. пром-сть, 1980. 160 с.
- Сабуров Д.Н. Леса Пинеги. Л.: Наука, 1972. 173 с.
- Сабуров Д.Н. Опыт классификации луговой растительности Центральной России по эколого-ценотическим группам // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1984. Т. 89, вып. 1. С. 72–81.
- Савина Л.Н. Новейшая истории лесов Западного Саяна. Новосибирск: Наука, 1976. 156 с.
- Савич В.П., Савич Л.И. Краткий предварительный отчет об исследовании мхов и лишайников Белоруссии летом 1923 года // Заповедники Белорусск. гос. ин-та сельск. х-ва. 1924, вып. 3. С. 34–48.

Самсонова В.П., Дмитриев Е.А., Витязев В.Г. Пространственная организация морфологических профилей и удельной поверхности в пахотной дерново-подзолистой почве // Почвоведение, 1997, № 10. С. 1200–1206.

Санников С.Н. Циклически эрозионно-пирогенная теория естественного возобновления сосны обыкновенной // Экология. 1983. № 1. С. 10–20.

Санников С.Н. Экология и география естественного возобновления сосны обыкновенной. М.: Наука, 1992. 264 с.

Сапанкевич П.В. Спелость плодов и продолжительность покоя семян // Тр. Брянского технологического института. Брянск, 1960. Т. 9. С. 273–280.

Сейбутис А.А. Важнейшие черты развития голоценовой истории в Прибалтике // Развитие природы СССР в позднем плейстоцене и голоцене. М.: Наука, 1982. С. 162–168.

Селочник Н.Н. Основные болезни дуба и их влияние на состояние дубрав лесостепи // Научные основы ведения лесного хозяйства. Воронеж, 1991. С. 112–113.

Селочник Н.Н. Фитопатологический мониторинг лесных дубравных биогеоценозов лесостепи // Проблемы лесной микологии и фитопатологии. М.: Научная мысль, 1994. С. 73–75.

Семенкова И.Г. Гнилевые и раковые болезни дуба в Московской области // Тр. МЛТИ: Повышение продуктивности лесов и улучшение ведения лесного хозяйства. М., 1981. С. 123–126.

Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. 378 с.

Серебряков И.Г., Чернышнёва М.Б. Морфогенез жизненной формы кустарничка у черники, брусники и других болотных *Ericaceae* // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1955. Т. 60, вып. 2. С. 35–52.

Серебрякова Т.И., Полянцова Н.А. Ритм развития побегов и эволюция жизненной формы в роде *Aconitum L.* // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79, вып. 6. С. 78–97.

Серебрянная Т.А. Развитие растительности Среднерусской возвышенности в голоцене. Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. М., 1978. 16 с.

Серебрянная Т.А. К голоценовой истории лесов запада Среднерусской возвышенности // Бюл. комиссии по изучению четвертичного периода. 1980. № 50. С. 178–185.

Серебрянная Т.А. Влияние человека на растительность Среднерусской возвышенности (по палинологическим данным) // Антропогенные факторы в истории развития современных экосистем. М.: Наука, 1981. С. 52–60.

Серебрянная Т.А. О динамике лесостепной зоны в центре Русской равнины в голоцене // Развитие природы СССР в позднем плейстоцене и голоцене. М.: Наука, 1982. С. 179–186.

Серебрянный Л.Р. Палеогеография и радиохронология Восточной Прибалтики на рубеже раннего и среднего голоцена // Голоцен. М.: Наука, 1969. С. 91–100.

Серебрянный Л.Р. Древнее оледенение и жизнь. М.: Наука, 1980. 127 с.

Симонов Г.П. Бриофлора Молдавской ССР. Кишинев. 1972. 128 с.

Скалон В.Н. Бобры Северной Азии. М.: МОИП, 1951. 208 с.

Скворцов С. Основания сельского хозяйства. Ч. 1. М., 1865. 296 с.

Скворцова Е.Б., Уланова Н.Г., Басевич В.Ф. Экологическая роль ветровалов. М.: Лесная пром-сть, 1983. 192 с.

Сладков А.Н. Введение в спорово-пыльцевой анализ. М.: Высш. школа, 1981. 271 с.

Слука З.А. Мхи-эпифиты Звенигородской биологической станции Московского университета // Научн. докл. высш. шк. Биол. науки, 1978. № 8. С. 8–12.

Слука З.А. Зеленые мхи. М.: Наука, 1980. 134 с.

Смагин В.А. Биогеоценологическое направление в почвоведении // Почвоведение. 1996. № 3. С. 298–309.

Смирнов В.Э. Пространственная динамика основных древесных видов Приокско-Террасного заповедника по данным таксации 1982 и 1999 гг. // V Всероссийский популяционный семинар "Популяция, сообщество, эволюция". Казань. Ч. 1. 2001. С. 223–225.

Смирнов В.Э., Бобровский М.В., Ханина Л.Г. и др. Динамика растительности Приокско-Террасного заповедника на основе анализа данных лесной таксации 1982 и 1999 гг. // Актуальные проблемы геоботаники. Современные направления исследований в России: методологии, методы и способы обработки материалов. Петрозаводск. 2001. С. 167–168.

Смирнов С.И. Рекомендации по учету, исследованию экологического состояния и мониторингу популяций древесных растений как единиц управления лесами. Брянск: БГИТА, 1997. 35 с.

Смирнов С.И. Методические основы применения популяционно-ландшафтного подхода в управлении лесами // Лесохозяйств. информация. М.: ВНИИЦлесресурс, 1998. Вып. 3–4. С. 18–28.

Смирнов С.И. К вопросу об усыхании ели европейской на юго-западе Нечерноземного центра // Брянщина у истоков лесной науки славянских народов. Брянск: БГИТА, 1999. С. 165–168.

Смирнов С.И., Самошкин Е.Н., Мурахтанов Е.С. и др. Единые рекомендации по организации и ведению экологического мониторинга радиоактивно загрязненных лесов России, Украины и Белоруссии. Брянск: ИЭ МИА, 1996. 60 с.

Смирнова О.В. Динамика ценопопуляций на протяжении интервалов времени разного порядка на примере сныти // Ценопопуляции растений (Развитие и взаимоотношения). М.: Наука, 1977. С. 57–74.

Смирнова О.В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М.: Наука, 1987. 208 с.

Смирнова О.В. Популяционная организация биоценотического покрова лесных ландшафтов // Успехи соврем. биологии. 1998. № 2. С. 25–39.

Смирнова О.В., Бобровский М.В. Онтогенез дерева и его отражение в структуре и динамике растительного и почвенного покрова // Экология. 2001. № 3. С. 177–181.

Смирнова О.В., Возняк Р.Р., Евстигнеев О.И. и др. Популяционная диагностика и прогнозы развития заповедных лесных массивов (на примере Каневского заповедника) // Ботан. журн. 1991. Т. 76, № 6. С. 68–79.

Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Попадюк Р.В. Популяционная концепция в биоценологии // Журн. общ. биологии. 1993. Т. 54, № 4. С. 438–448.

Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Ханина Л.Г. и др. Популяционные и фитоценотические методы анализа биоразнообразия растительного покрова // Сохранение и восстановление биоразнообразия. Учебно-методическое издание. М.: Изд-во НУМЦ, 2002. С. 145–194.

Смирнова О.В., Калякин В.Н., Турубанова С.А. и др. Современная зональность Восточной Европы как результат преобразования позднеплейстоценового комплекса ключевых видов // Мамонт и его окружение: 200 лет изучения. М.: Геос, 2001. С. 200–208.

Смирнова О.В., Коротков В.Н. Старовозрастные леса Пяозерского лесхоза северо-западной Карелии // Ботан. журн. 2001. Т. 86, № 1. С. 98–109.

Смирнова О.В., Попадюк Р.В., Заугольнова Л.Б. и др. Оценка потерь флористического разнообразия в лесной растительности (на примере заповедника "Калужские засеки") // Лесоведение. 1997. № 2. С. 27–42.

Смирнова О.В., Попадюк Р.В., Чернов Н.И. и др. Популяционная устойчивость лесных сообществ (на примере Калужских засек) // Результаты фундаментальных исследований по приоритетным научным направлениям лесного комплекса страны: Науч. труды МЛТИ. Вып. 242. М.: МЛТИ, 1991. С. 5–16.

Смирнова О.В., Попадюк Р.В., Чистякова А.А. Популяционные методы опре-

деления минимальной площади лесного ценоза // Ботан. журн. 1988. Т. 73, № 10. С. 1423–1434.

Смирнова О.В., Чистякова А.А. Анализ фитоценологических потенциалов некоторых древесных видов широколиственных лесов Европейской части СССР // Журн. общ. биологии. 1980. Т. 41, № 3. С. 350–363.

Смирнова О.В., Чистякова А.А., Истомина И.И. Квазисенильность как одно из проявлений фитоценологической толерантности растений // Журн. общ. биологии. 1984. Т. 45, № 2. С. 216–225.

Смирнова О.В., Чистякова А.А., Попадюк Р.В. Популяционные механизмы динамики лесных ценозов // Биол. науки. 1989. № 11. С. 48–58.

Смирнова О.В., Чистякова А.А., Попадюк Р.В. и др. Популяционная организация растительного покрова лесных территорий (на примере лесов европейской части СССР). Пушино: ОНТИ НЦБИ АН СССР. 1990. 92 с.

Смирнова О.В., Чумаченко С.И. Основные понятия популяционной организации лесных ценозов, используемые в моделировании // Вопросы экологии и моделирования лесных экосистем: Науч. тр. МЛТИ. Вып. 248. М.: МЛТИ, 1993. С. 110–135.

Соколов А.А. Значение дождевых червей в почвообразовании. Алма-Ата: АН КазССР, 1956. 263 с.

Соколов В.Е., Филонов К.П., Нухимовская Ю.Д. и др. Экология заповедных территорий России. М.: Янус-К, 1997. 575 с.

Соколов В.Е., Темботов А.К. Млекопитающие. М.: Наука. 1993. 526 с.

Соколов Д.В. Корневая гниль от опенка и борьба с ней. М.: Лесная пром-сть, 1964. 182 с.

Соколова Э.С. Распространение болезней древесных пород в насаждениях Бузулукского бора // Труды МЛТИ: Повышение продуктивности лесов и улучшение ведения лесного хозяйства. М.: МЛТИ, 1981. С. 113–123.

Соловьев В.А. Речной бобр Европейского Северо-Востока. Л.: Наука, 1991. 208 с.

Состояние дубрав лесостепи / В.В. Осипов, Н.Н. Селочник, А.Ф. Ильюшенко и др. М.: Наука, 1989. 230 с.

Сочава В.Б. К фитосоциологии елового леса // Журнал Русского ботанического общества. 1930. Т. 15, № 1–2. С. 7–40.

Ставровский Д.Д. Бобры Березинского биосферного заповедника. Минск.: Ураджай. 1986. 111 с.

Стадницкий Г.В. Введение в общую теорию лесозащиты // Экология и защита леса: Межвуз. сб. науч. тр. Л.: ЛТА, 1988. С. 87–91.

Стадницкий Г.В., Юрченко Г.В., Сметанин А.Н. и др. Вредители шишек и семян хвойных пород. М.: Лесная промышленность, 1978. 168 с.

Станков С.С., Талиев В.И. Определитель высших растений европейской части СССР. М.: Сов. наука, 1957. 741 с.

Старостенкова М.М. Род ветреница // Биологическая флора Московской области М.: МГУ, 1976. Вып. 3. С. 105–138.

Стебаев И.В. Животное население первичных наскальных почв и его роль в почвообразовании // Зоол. журн. 1958. Т. 37, № 10. С. 1433–1448.

Степановских В.С. Экология. М.: Юнити-Дана, 2001. 703 с.

Стефин В.В. Антропогенные воздействия на горно-лесные почвы. Новосибирск: Наука, 1981. 169 с.

Стороженко В.Г. Особенности поражения ельников различного происхождения дереворазрушающими грибами // Достижения науки и передового опыта в защите леса от вредителей и болезней. Тез. докл. М.: ВНИИЛМ, 1987. С. 187–188.

Стороженко В.Г. Датировка разложения валежа ели // Экология. 1990. № 6. С. 66–69.

Стороженко В.Г. Комплексы сапрофитных грибов на валеже в еловых древостоях разного происхождения // Лесоведение. 1992. № 5. С. 64–67.

- Стороженко В.Г.* Грибные дереворазрушающие комплексы в генезисе еловых биогеоценозов. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1994. 43 с.
- Стороженко В.Г.* Структура и пораженность дереворазрушающими грибами разновозрастных ельников северной тайги // *Лесоведение*, 1998. № 1. С. 42–49.
- Стороженко В.Г.* Гнилевые фауны коренных лесов Русской равнины. М.: ВНИИЛМ. 2001. 156 с.
- Стороженко В.Г., Бондарцева М.А., Соловьев В.А.* и др. Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам. М.: Наука, 1992. 221 с.
- Стороженко В.Г., Иголкина Т.В.* Гнилевые болезни еловых культур // *Лесное хозяйство*. 1991. № 3. С. 56–57.
- Стриганова Б.Р.* Структурные особенности детритных пищевых цепей в почве // *Теоретические основы и опыт экологического мониторинга*. М.: Наука, 1983. С. 96–109.
- Стриганова Б.Р.* Локомоторная и трофическая активность беспозвоночных как фактор формирования почвенной структуры // *Почвоведение*. 2000. № 10. С. 1254–1274.
- Сукачев В.Н.* Растительные сообщества (Введение в фитосоциологию). М. – Л.: Книга, 1928. 135 с.
- Сукачев В.Н.* О соотношении понятий “географический ландшафт” и “биогеоценоз” // *Вопросы географии*. 1949. Сб. 16. С. 45–60.
- Сукачев В.Н.* К вопросу интерпретации результатов спорово-пыльцевых анализов // К первой международной палинологической конференции. М.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 3–15.
- Сукачев В.Н.* Избранные труды. Проблемы фитоценологии. Л.: Наука, 1975. Т. 3. 543 с.
- Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия / Под ред. О.В Смирновой, Е.С. Шапошниковой. СПб.: РБО, 1999. 549 с.
- Сулержицкий Л.Д.* Черты радиоуглеродной хронологии мамонтов (*Mammuthus primigenius*) Сибири и Севера Восточной Европы // *Исследования плейстоценовых и современных млекопитающих*. СПб., 1995. Тр. ЗИН РАН. Т. 263. С. 163–183.
- Сурки. Биоценоотическое и практическое значение. М.: Наука, 1980. 222 с.
- Теплоухов А.Е.* Устройство лесов в помещичьих имениях: руководство для управителей, лесничих и землемеров. СПб. 1848. 256 с.
- Тимченко Н.Г.* К истории охоты и животноводства в Киевской Руси (Среднее Поднепровье). Киев: Наук. думка, 1972. 204 с.
- Толмачев А.И.* О некоторых задачах и методах географической фитоценологии. Ареал (картографические материалы по истории флоры и растительности). Вып. 1 М. – Л.: Изд-во АН СССР, 1952. С. 7–12.
- Толмачев А.И.* К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М. – Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 155 с.
- Толмачев А.И.* Геоботаническое районирование острова Сахалина. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1955. 79 с.
- Толмачев А.И.* Основы учения об ареалах (Введение в хорологию растений). Л.: Изд-во ЛГУ, 1962. 100 с.
- Традиционный опыт природопользования в России / Под ред. Л.В. Даниловой, А.К. Соколова. М.: Наука, 1998. 527 с.
- Третьяков П.Н.* Подсечное земледелие в восточной Европе. Л., 1932. 39 с.
- Троицкий С.Л.* Современный антигляциализм. Критический очерк. // Тр. ин-та геол. и геофиз. Вып. 269. Новосибирск: Наука, 1975. 163 с.
- Трутнев А.Г., Былинкина В.Н.* Влияние обжига на изменение свойств почвы // *Почвоведение*, 1951, № 4. С. 231–237.
- Тугаринов А.Я.* О происхождении арктической фауны // *Природа*. 1929. № 7–8. С. 654–680.

- Турсина Т.В.* Микроморфология естественных и антропогенных почв. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1988. 51 с.
- Турсина Т.В., Рубилина Н.Е., Кузнецова И.В.* Изменение микростроения гумусовых горизонтов дерново-подзолистых почв при окультуривании // Почвоведение. 1982. № 7. С. 15–25.
- Турубанова С.А.* Изменение ареалов ключевых видов животных в голоцене на территории бывшего СССР // Тез. докл. VI съезда Териол. о-ва. М., 1999. С. 261.
- Удра И.Ф.* Расселение растений и вопросы палео- и биогеографии. Киев: Наук. думка, 1988. 200 с.
- Удра И.Ф.* Расселение и миграция древесных растений в умеренном поясе Евразии / Науч. докл. ... докт. биол. наук. М., 1990. 39 с.
- Уиллиамс У.Т., Ланс Дж.Н.* Методы иерархической классификации // Статистические методы для ЭВМ / Под ред. К. Энслейна, Э. Рэлстона, Г.С. Уилфа. М., 1986. С. 269–301.
- Уиттекер Р.* Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 196 с.
- Украинцева В.В.* Природная среда и условия гибели мамонта в верхнем течении р. Юрибей (Гыданский полуостров) // Юрибейский мамонт. М.: Наука, 1982. С. 19–29.
- Украинцева В.В.* Флоры позднего плейстоцена и голоцена Сибири // Ботан. журн. 1996. Т. 81, № 12. С. 37–48.
- Улычна К.О.* Анализ бриофлоры Черновицкой области. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1955. 14 с.
- Улычна К.О.* Моховые синузии и их структура // Тез. докл. V Делегат. съезда Всесоюз. ботан. о-ва. Киев. 1974. С. 171–177.
- Уранов А.А.* Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.
- Фадеев Е.В.* Бобр и ландшафт // Природа и сельскохозяйственное районирование СССР. М., 1981. С. 110–113.
- Федоров Н.И.* Корневые гнили хвойных пород. М.: Лесн. пром-сть, 1984. 160 с.
- Феклистов П.А.* Влияние речного бобра на древесно-кустарниковую растительность в бассейне реки Уфтьюги // Лесн. журн. 1984. № 6. С. 33–35.
- Физико-географическое районирование Нечерноземного центра / Под ред. Н.А. Гвоздецкого, В.К. Жучковой. М.: МГУ, 1963. 451 с.
- Филимонова В.Д.* Биологические основы хранения желудей в зимний период // Тр. ин-та леса. 1958. Т. 29, вып. 1. С. 83–132.
- Флеров К.К., Трофимов Б.А., Яновская Н.М.* История фауны млекопитающих в четвертичном периоде. М.: МГУ, 1955. 39 с.
- Флинт Р.Ф.* Ледники и палеогеография плейстоцена. М.: ИЛ, 1967. 575 с.
- Флора Европейской части СССР. Т. I–VIII. 1976–1994. Л.: Наука.
- Формозов А.Н.* О фауне палеолитических стоянок Европейской части СССР // Природа и развитие первобытного общества. М.: Наука, 1969. С. 69–74.
- Формозов А.И.* Звери, птицы и их взаимосвязи со средой обитания. М.: Наука, 1976. 309 с.
- Фридман В.С.* К вопросу об экологической истории и родственных связях белоспинного дятла (*Dendrocopos leucotos* Bechst., 1803). KMK Scientific Press LTD. 1995. 52 с.
- Фролов А.К., Горьшина Т.К.* Особенности фотосинтетического аппарата некоторых древесных пород в городских условиях // Ботан. журн. 1982. Т. 67, № 5. С. 599–609.
- Хабаров А.В.* Почвообразование на песках юго-востока Русской равнины. М.: Наука, 1977. 164 с.
- Хаин В.Е.* Современная геодинамика: достижения и проблемы // Природа. 2002. № 1. С. 51–59.

Ханина Л.Г., Смирнов В.Э., Бобровский М.В. Новый метод анализа лесной растительности с использованием многомерной статистики (на примере заповедника "Калужские засеки") // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2002. Т. 107, № 1. С. 40–48.

Хиббард К., Рей Д., Сэвидж Д. и др. Четвертичные млекопитающие Северной Америки // Четвертичный период в США. Т. 2. М.: Мир, 1969. С. 150–173.

Хлебосолов В.И. Трофические и пространственные связи мелких лесных птиц на примере пеночек // Успехи соврем. биологии. 1995. Т. 115, вып. 1. С. 75–87.

Хмелев К.Ф., Попова Н.Н. Флора мохообразных бассейна Среднего Дона. Воронеж, 1988. 168 с.

Хольтедаль У. Геология Норвегии. Т. II. М.: ИЛ. 1958. 395 с.

Хотинский Н.А. Голоцен Северной Евразии. М.: Наука, 1977. 198 с.

Хотинский Н.А. Палеогеографические основы датировки и периодизации неолита лесной зоны европейской части СССР // Памятники эпохи неолита. М.: Наука, 1978. КСИА. № 3. С. 7–14.

Хотинский Н.А. Голоценовые хроносрезы: дискуссионные проблемы палеогеографии голоцена // Развитие природы СССР в позднем плейстоцене и голоцене. М.: Наука, 1982. С. 142–147.

Хотинский Н.А. Дискуссионные проблемы реконструкции и корреляции палеоклиматов голоцена // Палеоклиматы позднеледникового и голоцена. М.: Наука, 1989. С. 12–17.

Цалкин В.И. Фауна из раскопок Гродно // Материалы и исследования по археологии древнерусских городов. Т. 3. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1954. МИА. № 41. С. 211–236.

Цалкин В.И. Материалы для истории скотоводства и охоты в Древней Руси. М.: Изд-во АН СССР, 1956. МИА. № 51. 185 с.

Цалкин В.И. Фауна из раскопок археологических памятников Среднего Поволжья (материалы для истории скотоводства и охоты в СССР) // Тр. Куйбышевской археол. экспедиции. Т. 2. М.: АН СССР, 1958. МИА. № 61. С. 221–281.

Цалкин В.И. Млекопитающие бассейна Оки и Верхней Волги в начале нашей эры // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1961. Т. 56, вып. 1. С. 23–39.

Цалкин В.И. Древнее животноводство племен Восточной Европы и Средней Азии. М.: Наука, 1966. МИА, № 135. 159 с.

Цветков М.А. Изменение лесистости Европейской России с конца XVIII столетия по 1914 год. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 213 с.

Цейнер Ф. Плейстоцен. М.: ИЛ, 1963. 502 с.

Цельникер Ю.Л. Физиологические основы теневыносливости древесных растений. М.: Наука, 1978. 212 с.

Цельникер Ю.Л. Упрощенный метод определения поверхности хвои сосны и ели // Лесоведение, 1982, № 4. С. 85–88.

Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 216 с.

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 183 с.

Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 196 с.

Чайлд Г. У истоков европейской цивилизации. М.: Мир, 1952. 468 с. 1956. 380 с.

Частухин В.Я., Николаевская М.А. Биологический распад и ресинтез органических веществ в природе. Л.: Наука, 1969. 324 с.

Чведаев А.А. Дуб, его свойства и значение. М.: Гослесбумиздат, 1963. 234 с.

Чекановская О.В. Дождевые черви и почвообразование. М.–Л.: АН СССР, 1960. 206 с.

Черепанова Л.А. Листостебельные мхи Саратовской области // Ботан. журн., 1971. Т. 56, № 12. С. 1827–1838.

Черепанова Л.А. Мхи дубрав Саратовской области // Исследования по биологии и экологии растений на Юго-Востоке европейской части СССР. Саратов. 1975. С. 32–38.

Черненко Т.В., Шорина Н.И. Кислица обыкновенная // Биологическая флора Московской области. М.: МГУ, 1990. С. 154–171.

Чернов Ю.И. Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль, 1975. 224 с.

Чернов Ю.И. Биологическое разнообразие: Сущность и проблемы // Успехи соврем. биологии. Т. 11, вып. 4. 1991. С. 499–507.

Черныш А.Б. Палеолитическая стоянка Кормань-4 и ее место в палеолите // Многослойная палеолитическая стоянка Кормань-4. М.: Наука, 1977. С. 7–77.

Черский И.Д. Описание коллекции послетретичных млекопитающих животных, собранных новосибирской экспедицией 1885–86 гг. Приложение к 45-му тому Записок Импер. АН, № 1. СПб., 1891. 706 с.

Четвертичные отложения Советской Арктики // Тр. НИИ геол. аркт. мин. геол. и охр. недр СССР. Т. 91. М., 1959. 232 с.

Чистякова А.А. Жизненные формы и их спектры как показатели состояния вида в ценозе на примере широколиственных лесов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1988. Т. 93, вып. 6. С. 93–105.

Чувардинский В.Г. О ледниковой теории. Происхождение образований ледниковой формации. Апатиты, 1998. 302 с.

Чувардинский В.Г. О ледниковой теории и ее устоях (ответ рецензентам) // Геоморфология. 2001. № 1. С. 103–106.

Чумакова А.В., Васильев Н.Г. Ясень. М.: Лесн. пром-сть, 1984. 101 с.

Чумаченко С.И. Биоэкологическая модель разновозрастного лесного ценоза. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1992. 16 с.

Чумаченко С.И. Базовая модель динамики многовидового разновозрастного лесного ценоза // Вопросы экологии и моделирования лесных экосистем. Науч. труды. Вып. 248. М.: МГУЛ, 1993. С. 147–180.

Чумаченко С.И. Моделирование динамики многовидовых разновозрастных лесных ценозов // Журн. общ. биологии. 1998. Т. 59, № 4. С. 363–376.

Чураков Б.П., Чаевцев Д.А., Чураков А.Б. Роль фитопатогенных грибов в деградации дубрав Среднего Поволжья // Проблемы лесной фитопатологии и микологии. М., 1994. С. 97–99.

Шалин Ж. Грызуны среднего и верхнего плейстоцена Франции // Бюл. КИЧП. 1972. № 38. С. 56–71.

Шарлемань Н. О “смешанной” фауне в четвертичных отложениях Новгород-Северска // Природа, 1934. № 11. С. 94–96.

Шенников А.П., Бологовская Р.П. Введение в геоботаническое обследование организации пастбищ на севере. Вып. 1. Вологда, 1927. 122 с.

Шило Н.А. Исчезновение мамонтов с лица Земли // Мамонт и его окружение: 200 лет изучения. М.: ГЕОС, 2001. С. 307–314.

Шиманюк А.П. Дендрология. М.: Лесн. пром-сть, 1974. 264 с.

Шнирельман В.А. Происхождение скотоводства. М.: Наука, 1980. 334 с.

Шовкопляс И.Г. Добраничевская палеолитическая стоянка // КСИИМК. 1955а. № 59. С. 32–45.

Шовкопляс И.Г. Палеолитическая экспедиция 1954 г. // КСИА. 1955б. Вып. 5. Киев. С. 3–12.

Шорина Н.И. Строение зарослей папоротника-орляка в связи с его морфологией // Жизненные формы: структура, спектры, эволюция. М.: Наука, 1981. С. 213–232.

Шорина Н.И. Сезонная динамика ценопопуляций кислицы обыкновенной в ельнике-кисличнике // Биология, экология и взаимоотношения ценопопуляций растений (материалы конференции). М.: Наука. 1982. С. 144–146.

- Шорина Н.И.* Морфология спорофитов и популяционная экология голокучника трехраздельного // Биол. науки. 1991. № 5. С. 87–95.
- Шренк А.* Путешествие к северо-востоку Европейской России через тундры самоедов к северным Уральским горам. СПб., 1855. 665 с.
- Шубина Т.П.* К бриофлоре окрестностей Сыктывкара // Рациональное использование и воспроизводство природных ресурсов: Тез. II Молод. конф. Сыктывкар, 1993. С. 94–95.
- Шубина Т.П., Железнова Г.В.* Листостебельные мхи равнинной части средней тайги европейского Северо-Востока. Екатеринбург. 2002. 157 с.
- Шубина Т.П., Железнова Г.В., Дегтева С.В., Кустышева А.А.* Листостебельные мхи осиновых лесов подзоны средней тайги (Республика Коми) // Биологическое разнообразие антропогенно трансформированных ландшафтов европейского Северо-Востока России. Сыктывкар, 1996. С. 102–108.
- Щедрова В.И.* Болезни хвойных пород. Язвенный рак лиственницы, сосны и ели: Лекции. Л.: Лесн. хоз-во, 1979. 36 с.
- Щербакова А.Ю., Завьялов Н.А.* Влияние локального подтопления, вызванного строительной деятельностью бобра, на почвы лесной зоны // Почвенные исследования в заповедниках. Пробл. заповед. дела. Вып. 7. М., 1995. С. 177–193.
- Шукин И.С.* Общая геоморфология. Т. 1. М.: МГУ, 1960. 615 с.
- Эвальд Э.* О месте почвы и ее взаимосвязях с растительностью в естественных и нарушенных человеком биогеоценозах // Почвоведение. 1980. № 5. С. 29–39.
- Экологическая оценка местообитаний лесных животных. Новосибирск.: Наука, 1987. 216 с.
- Экология американских индейцев и эскимосов. Проблемы индеанистики. М.: Наука, 1988. 336 с.
- Экология, морфология, использование и охрана диких копытных. М.: Наука, 1989. 340 с.
- Эндрюс Дж.* Современный ледниковый период: кайнозойский // Зимы нашей планеты. М., Мир, 1982. С. 220–281.
- Юдина В.Ф., Белоногова Т.В., Колупаева К.Г.* и др. Брусника: морфология и анатомия. Фитоценотическая приуроченность. Урожайность. Хранение и переработка. Химический состав ягод. М.: Лесн. промышленность, 1986. 78 с.
- Юркевич И.Д., Голод Д.С., Парфенов В.И.* Типы и ассоциации еловых лесов (по исследованиям в БССР). Минск, 1971. 351 с.
- Юрцев Б.А.* Флора Сунтар-Хаята. Л.: Наука, 1968. 234 с.
- Юрцев Б.А.* Берингия и ее биота в позднем кайнозое: синтез // Берингия в кайнозое. Владивосток, 1976. С. 202–212.
- Яковлев А.С., Яковлев И.А.* Распространение грибных болезней в дубравах Среднего Поволжья // Проблемы лесной фитопатологии и микологии. М.: Научный мир, 1994. С. 103–105.
- Яровенко Ю.А.* Полосатая гиена в Дагестане // Териофауна России и сопредельных территорий. М.: Наука, 2003. С. 238–239.
- Ярошенко А.Ю.* Европейская тайга на грани тысячелетий. М.: Гринпис России, 1999. 66 с.
- Ярошенко А.Ю., Морозов А.С., Агафонова А.А.* и др. Леса заповедника Басеги: естественная структурно-динамическая организация и ее изменение в результате рубок последнего десятилетия. М.: Диалог-МГУ, 1998. 50 с.
- Ярошенко А.Ю., Потапов П.В., Турубанова С.А.* Малонарушенные лесные территории европейского Севера России. М.: Гринпис, 2001. 75 с.
- Яхимович В.Л.* Геохронологические данные по кинельской свите долин Палео-Уфы и Палео-Белой // Материалы по геоморфологии и новейшей тектонике Урала и Поволжья. Уфа, 1962. С. 95–101.
- Aksenov D., Dobrynin D., Dubinin M. et al.* Atlas of Russia's Intact Forest Landscapes. Moscow, 2002. 182 p.

- Aksenov D., Karpachevskiy M., Lloyd S., Yaroshenko A.* The last of the last: the old-growth forest of boreal Europe. Taiga Rescue Network. 1999. 67 p.
- Andel van J.* A population ecological approach to evaluate the rate of disturbance of plant communities // Proc. of VI Inter. Ecol. Cong. Manchester. 1994. P. 30–35.
- Anderson E.* Who's who in the Pleistocene: a Mammalian Bestiary // Quaternary Extinction. Tucson, 1984. P. 41–89.
- Anderson L. I., Hytteborn H.* Bryophytes and decaying wood – comparison between managed and natural forest // Holarctic Ecology. 1991. Vol. 14. P. 121–130.
- Armillaria root disease* / Ed. Show C.G., Kile G.A. Washington, USDA FS. 1991. 234 p.
- Armson K.A.* Forest soils: properties and processes. Univ. Toronto Press, Toronto. 1977. 390 p.
- Barnes W.J., Dibble E.* The effects of beaver in riverbank forest succession // Canad. J. Bot. 1986. V. 66. P. 40–45.
- Beals E.W.* Bray-Curtis ordination: an effective strategy for analysis of multivariate ecological data // Advances in Ecological Research. 1984. Vol. 14, N 1. P. 1–55.
- Bonan G.B.* A simulation model of environmental processes and vegetation patterns in boreal forests: Test case Fairnational Institute for Applied System Analyses, Luxemburg. 1988. 63 p.
- Borman F.H., Likens G.E.* Pattern and process in forested ecosystem: disturbance, development and steady state based on the Hubbard Brook ecosystem study. N.-Y.: Springer. 1979. 253 p.
- Botkin D.B., Janack J.F., Wallis J.R.* Some ecological consequence of a computer model of forest growth // J. Ecol. 1972. Vol. 60, N 5. P. 849–872.
- Braun-Blauquet J., Pavillard J.* Vocabulaire de sociologie vegetale. 2 ed. Montpellier, 1925, 22 p.
- Bray J.R., Curtis J.T.* An ordination of upland forest communities of southern Wisconsin // Ecological Monographs. 1957. Vol. 27. P. 325–349.
- Bryant D., Nielsen D., Tangley L.* The Last Frontier Forests. Washington, DC: World resources Institute, 1997. 42 p.
- Brzeziecki B., Kienast F.* Classifying the life-history strategies of trees on the basis of the Grimian model // Forest Ecol. and Manag. 1994. Vol. 69. P. 167–187.
- Byler J.W., Marsden M.A., Hagle S.K.* The probability of root disease on the Lolo National Forest, Montana // Canad. J. Forest Res. 1990. Vol. 20. P. 987–994.
- Cain M.L., Domman H., Muir A.* Seed dispersal and the Holocene migration of woodlands herbs // Ecol. Monog. 1998. Vol. 68, N 3. P. 325–347.
- Carleton T.J., Stitt R.H. and Nioppola J.* Constrained indicator species analysis (COINSPAN): an extension of TWINSpan // J. Veget. Sci. 1997. Vol. 7. P. 125–130.
- Clarke K.R.* Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure // Austral. J. Ecol. 1993. Vol. 18. P. 117–143.
- Conway E.* The autecology of bracken. The germination of the spore and the development of the prothallus and the young sporophyte // Proc. R. Soc. Edinb. 1949. Vol. 63. P. 325–343.
- Conway E.* Spore production in bracken // J. Ecol. 1957. Vol. 45. P. 275–284.
- Corbet G.B.* The mammals of the Palearctic Region: a taxonomic review. L. Brit. Mus. Natur. Hist. 1978. 314 p.
- Dale M.R.T.* Spatial pattern analysis in plant ecology. Cambridge University Press, 1999. 45 p.
- Davidson A.J., Rishbeth J.* Effect of suppression and felling on infection of oak and Scots pine by *Armillaria* // Europ. J. Forest Path. 1988. Vol. 18. P. 161–168.
- Day W.R.* Environment and disease. A discussion of the parasitism of *Armillaria mellea* Vahl. Fr. // Forestry. 1929. Vol. 3. P. 94–103.
- Debussche M., Lepart J.* Establishment of woody plants in Mediterranean old fields: opportunity in space and time // Landscape Ecol. 1992. V. 6, No. 3. P. 133–145.

- Denslow J.S.* Tropical rainforest gaps and tree species diversity // *Ann. Rev. Ecol. and Syst.* 1987. Vol. 18. P. 431–451.
- Development of forest resources in the European Part of the Russian Federation // European Forest Institute Research Report. 11. Leiden Brill, Boston-Koln, 2001. 102 p.
- Distribution of mammalian species of China. Cites management authority of China / Zhaag et al. China forestry publishing House, 1997. 280 p.
- Disturbance Dynamics in Boreal Forest: Defining the Ecological Basis of Restoration and Management of Biodiversity // *Sylva Fennica*. 2002. Vol. 36 (1). P. 1–447.
- Dufrene M., Legendre P.* Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach // *Ecol. Monogr.* 1997. Vol. 67. P. 345–366.
- Dutilleul P.* Spatial heterogeneity and the design of ecological field experiments // *Ecology*. 1993. Vol. 74, N 6. P. 1646–1658.
- Dutilleul P., Legendre P.* Spatial heterogeneity against heteroscedasticity: an ecological paradigm versus statistical concept // *Oikos*. 1993. Vol. 66. P. 152–177.
- Dyer S.J.* Movement and Distribution of woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) in response to industrial development in northeastern Alberta // MSc. Thesis, Dep. of Biol. Sci. Univ. of Alberta, Edmonton, AB. 1999. 109 p.
- Elkie P., Rempel R., Carr A.* Patch analyst user's manual. A tool for quantifying landscape structure // NWST technical manual TM-002. 1999. 23 p.
- Ellenberg H.* Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas. Gottingen, 1974. 97 s.
- Emiliani C.* Paleotemperature analysis of core 280 and Pleistocene conditions // *J. Geol.*, 1958. Vol. 66. P. 532–545.
- Ernst W.H.* Population biology of *Allium ursinum* in Northern Germany // *J. Ecol.* 1979. Vol. 67. P. 347–362.
- Fahrig L.* Relative importance of spatial and temporal scales in a patchy environment // *Theor. Popul. Biol.* 1992. V. 41. P. 300–314.
- Feng X., Cui H., Tang K., Conkey L.E.* Tree-ring SD as an indicator of Asian monsoon intensity // *Quatern. Res.* 1999. Vol. 51. P. 262–266.
- Filip G.M., Goheen D.J.* Tree mortality caused by root pathogen complex in Deschutes National Forest, Oregon // *Plant Disease*. 1982. Vol. 66. P. 240–243.
- Forest succession: Concept and application. Ed. D.C. West et al. N.Y. etc.: Springer, 1981. 517 p.
- Frankland J.C.* Biomass and nutrient cycling by decomposer basidiomycetes. In: Decomposer basidiomycetes: their biology and ecology // British Mycological Society Symposium 4: Cambridge Univ. Press, 1982. P. 241–261.
- Frisvoll A.A., Presto T.* Spruce forest bryophytes in central Norway and their relationship to environmental factors including modern forestry // *Ecography*. 1997. Vol. 20. P. 3–18.
- Gatzuk L.E., Smirnova O.V., Vorontzova L.I.* et al. Age states of plants various growth forms: a review // *J. Ecol.* 1980. V. 68. P. 675–696.
- Gauch H.G.* Noise reduction by eigenvector ordination // *Ecology*. 1982. Vol. 63. P. 1643–1649.
- Gauch H.G., Whittaker R.H., Wentworth T.N.* A comparative study of reciprocal averaging and other ordination techniques // *J. Ecol.* 1977. Vol. 65. P. 157–174.
- Goodall D.W.* Objective methods for the classification of vegetation. III. An essay in the use of factor analysis // *Austral. J. Bot.* 1954. Vol. 2. P. 304–324.
- Goodchild M.F.* Integrating GIS and remote sensing for vegetation analysis and modeling: methodological issues // *J. Veget. Sci.* 1994. Vol. 5. P. 615–626.
- Graham R.Wm.* Late Quaternary biogeography and extinction of Proboscideans in North America // *The World of Elephants*, Roma, 2001. P. 707–709.
- Grime J.P.* Plant strategies and vegetation processes. N.Y., 1979. 222 p.
- Gustafsson L., Halingbäck T.* Bryophyte flora and vegetation of managed and virgin coniferous forest in south-west Sweden // *Biol. Conserv.* 1988. Vol. 44. P. 283–300.
- Gvosdover M.* Art of the Mammoth Hunters: The Finds from Avdeevo. Oxford, 1995. 186 p.

Hagle S.K., Goheen D.J. 1988 Root disease response to stand culture // Proceedings of the future forests of the intermountain west: a stand culture symposium. Gen. Tech. Rep INT-243. Ogden, UT: US Dep. of Agricult., Forest Service, Intermountain Forest and Range Experiment Station: p. 303–309.

Hammerson G.A. Beaver (*Castor canadensis*): ecosystem alterations, management, and monitoring // Nat. Areas J. 1994. Vol. 14, No 1. P. 44–49.

Harper J.L. Population biology of plants. NY: Acad. Press. 1977. 892 p.

Haynes G. Elephant landscape: human foragers in the world of mammoths, mastodonts, and elephants // The World of Elephants, Roma, 2001. P. 571–576.

Heilman G.E., Strittholt J.R., Slosser N.C., Della Sala D.A. Forest fragmentation of the conterminous United States: Assessing forest intactness through road density and spatial characteristics // BioScience. 2002. Vol. 52. P. 411–422.

Heywood V.H. (ed.) Global biodiversity assessment. Cambridge Univ. Press. Cambridge. 1995. 1140 p.

Higgs E.S. Chapter II. Environment and chronology – the evidence from mammalian fauna // The Hama Fteah (Cyrenaica) and the stone age of the South-East Mediterranean / McBurney C.B.M. Cambridge Univ. Press, 1967. P. 16–44.

Hill M.O. Reciprocal averaging: an eigenvector method of ordination // J. Ecol. 1973. Vol. 61. P. 237–249.

Hill M.O. TWINSpan – A FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of the individuals and attributes. Ithaca, NY: Ecology and Systematics, Cornell University. 1979.

Hill M.O., Gauch H.G. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique // Vegetatio. 1980. Vol. 42. P. 47–58.

Hughes Th.J., Denton G.H., Grossvald M.G. Was there a late-warm Arctic Ice Sheet? Reprint from Nature. 1977. Vol. 266 (N 5603). P. 596–602.

Hurlbert S.H. The non-concept of species diversity: a critique and alternative parameters // Ecology. 1971. Vol. 52. P. 577–586.

Hytteborn H., Liu Q., Verwijst T. Natural disturbance and gap dynamics in a Swedish boreal spruce forest // Coniferous forest ecology from an international perspective. SPB Acad. Publ. The Hague. 1991. P. 93–108.

International classification and mapping of vegetation. Paris, France, UNESCO, 1973.

Ives R.L. The beaver – meadow complex // J. Geomorphology. 1942. Vol. 5. P. 191–198.

Johnston C.A., Naiman R.J. Boundary dynamics at the aquatic-terrestrial interface: The influence of beaver and geomorphology // Landscape Ecol. 1987. Vol. 1, No 1. P. 47–51.

Johnston C.A., Naiman R.J. Aquatic patch creation in relation to beaver population trends // Ecology, 1990. Vol. 71, No 4. P. 1617–1621.

Jongman R.H.G., ter Braak C.J.F., van Tongeren O.F.R. Data analysis in community and landscape ecology. Cambridge: Cambridge University Press. 1995. 300 p.

Kershaw K.A., Looney J.H. Quantitative and dynamic plant ecology. L., 1985. 282 p.

Khanina L.G., Bobrovsky M.V., Karjalainen T., Komarov A.S. A review of recent projects on forest biodiversity investigations in Europe including Russia. Internal Report 3 European Forest Institute, Joensuu, Finland. 2000. 65 p. (http://www.efi.fi/publications/Internal_Reports/3.html)

Kimmins J.P. Forest ecology. A foundation for sustainable management. New Jersey: Prentice-Hall, 1997. 596 p.

Korhonen K. Interfertility and clone size in the *Armillaria mellea* complex // Karstenia. 1978. Vol. 18, N. 2. P. 31–42.

Korotkov K.O., Morozova O.V., Belonovskaya E.A. The USSR vegetation syntaxa prodomus / Published by Dr. Gregory E. Vilchek. Moscow, 1991. 346 p.

Krasinski Z.A., Bunevich A.N., Krasinska M. Charakterystika populacji zebra nizinnego w polskiej i białoruskiej części Puszczy Białowieskiej // Parki Narodowe i Rezerваты Przyrody. 1994. Tom 13, Nr 4. P. 25–67.

Kruskal J.B. Nonmetric multidimensional scaling: a numerical method // Psychometrika. 1964. Vol. 29. P. 115–129.

Kuuluvainen T. Gap disturbance, ground microtopography, and the regeneration dynamics of boreal coniferous forests in Finland: a review // Ann. Zool. Fennici. 1994. V. 31. P. 35–51.

Kuznetsova T.V., Kuz'mina S.A., Tumskoy V.E. New evidence of the quaternary fauna of the Bol'shoy Lyakhovsky island: Mammals and Insects (preliminary results) // Quaternary Environment of the Eurasian North. Fourth QUEEN Workshop, Lund, Sweden, 2000. P. 28.

Kuznetsova T.V., Sulerzhitsky L.D., Siegert Ch. New data on the “Mammoth” fauna of the Laptev Shelf Land (East Siberian Arctic) // The World of Elephant, Roma, 2001. P. 289–292.

L'arte e l'ambiente del Sahara pleistorico; dati e interpretazioni a cura di Giulio Calegari // Memorie della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano. Milano. 1993. 556 p.

Landolt E. Okologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora // Veroff. Geobot. Inst. ETH. Zurich. 1977. H. 64. S. 1–208.

Leak W.B. Successional change in north hardwoods predicted by birth and death simulation / Ecology, 1970, 51(5). P. 794–801.

Leemans R., Prentice F. FORSKA: a General Forest Succession Model. Uppsala: April. 1989. 60 p.

Legendre L., Legendre P. Numerical ecology. Amsterdam: Elsevier Science BV. 1998. 853 p.

Lippmaa T. Areal und Alterbestimmung einer Union (Galeobdolon – Asarum – Asperula Union) sowie das Problem der Charakterarten und Konstanten. TATU. 1938. 152 S.

Lyon L.J. Road density models describing habitat effectiveness for elk // J. Forestry. 1983. Vol. 81. P. 592–595.

Mac Phee R.D.E., Tikhonov A.N., Mol D. et al. Radiocarbon Chronologies and Extinction Dynamics of the Late Quaternary Mammalian Megafauna of the Taimyr Peninsula, Russian Federation // J. Archeol. Sci. Vol. 29. 2002. P. 1017–1042.

Mantovani A.C., Maio D., Setzer A.W. Deforestation detection in the Amazon with an AVHRR-based system // Int. J. Remote sensing. 1997. Vol. 18, N 2. P. 273–286.

Markova A.K., Smirnov H.G., Kozharinov A.V. Late Pleistocene Distribution and Diversity of Mammals in Northern Eurasia (Paleofauna, Database) // Paleontologia i Evolucio. 1995. T. 28–29. P. 5–143.

Martin P.S. Prehistoric Overkill // Pleistocene extinction. New Haven, 1967. P. 75–120.

Martin P.S. Prehistoric Overkill. The Global Model // Quaternary Extinctions. Tucson, 1984. P. 354–403.

Matthes H.W. Verbreitung der Säugetiere in der Vorzeit // Handbuch der Zoologie. Berlin, 1962. P. 1–198.

McCloskey M., Spalding H. A reconnaissance-level inventory of the amount of wilderness remaining in the world // Ambio, 1989. Vol. 18, N 4. P. 221–227.

McCune B., Grace J.B. Analysis of Ecological Communities. Glenden Beach, Oregon: MjM Software Design. 2002. 300 p.

McGarigal K., Marks B. Fragstats: Spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure // Reference manual. For. Sci. Dep. Oregon State University. Corvallis Oregon. 1995. 62 p.

McLaughlin S.B., West D.C., Shugart H.H., Shriner D.S. Air pollution effects on forest growth and succession: Applications of mathematical model // For presentation at the 71-st Annual Meeting of Air Pollution Control Association, Texas, June 25–30, 1978.

Mech L.D. Wolf population survival in an area of high road density // Am. Midl. Nat. 1989. Vol. 121. P. 387–389.

Miller A.B., Bryant E.S., Birnie R.W. An analysis of land cover changes in the Northehen Forest of New England using Landsat MSS data // *Int. J. Remote sensing*. 1998. Vol. 19, N 2. P. 245–265.

Mladenoff D.J. Dynamics of nitrogen mineralization and nitrification in hemlock and hardwood treefall gaps // *Ecology*. 1987. Vol. 68. P. 1171–1180.

Naiman R.J. Animal influences on ecosystem dynamics // *BioScience*. 1988. Vol. 38, N 11. P. 750–753.

Naiman R.J., Johnston C.A., Kelley J.C. Alteration of North American streams by beaver // *BioScience*. 1988. Vol. 38. № 11. P.753-756.

Naiman R.J., Pinay G., Johnston C.A., Pastor J. Beaver influences on the longterm biogeochemical characteristics of boreal forest drainage networks // *Ecology*. 1994. Vol. 75, N 4. P. 905–921.

Noss R.F. Assessing and monitoring forest biodiversity: a suggested framework and indicators // *Forest Ecology and Management*. 1999. V. 115. P. 135–146.

Oinonen E. The correlation the size Finnish bracken clones and certain periodes of his history // *Acta Forest. Fenn.* 1967. B. 83. T. 2. P. 1–51.

Oinonen E. The size of Lycopodium and L. annotinum stands as compared to the of L. complanatum and Pteridium aquilinum the age of the tree stands and date of fire on the sites // *Ibid.* 1968. B. 87. T. 1. P. 1–53.

Olff H., Vera F.W.M., Bokdam J., et al. Shifting Mosaics in Grazed Woodlands Driven by the Alternation of Plant Facilitation and Competition // *Plant Biol.* 1999. 1. P. 1–11.

Onipchenko V.G., Semenova G.V., van der Maarel E. Population strategies in severe environment: alpine plants in the northwestern Caucasus // *J. Veget. Sci.* 1998. Vol. 9, N 1. P. 27–40.

Owen-Smith N. Pleistocene extinctions: the pivotal role of megaherbivores // *Paleobiology*. 1987. Vol. 13. P. 151–162.

Owen-Smith N. Megafaunal extinctions: the conservation message from 11000 Years B.P. // *Conserv. Biology*. 1989. Vol. 3, N 4. P. 405–412.

Pacala S.W., Canham C.D., Silander J.A. et al. Sapling growth as a function of resources in a north temperate forest // *Canad. J. Forest Res.* 1995. Vol. 24. P. 2172–2183.

Page C.N. The taxonomy and phytogeography of bracken – a review // *Bot. J. Linn. Soc.* 1976. B. 73, NN 1–3. P. 1–34.

Parviainen Y., Schuck A., Bucking W. Forestry research on structure, succession and biodiversity of undisturbed and semi-natural forests and woodlands in Europe // *Conservation of Forests in Central Europe*. Zvolen. 1994. P. 23–30.

Pastor J., Post W.M. Development of a linked forest productivity – soil process model. ORN/TM. 95 19, Oakridge National, 1985.

Peet R.K., Christensen N.L. Hardwood forest vegetation of the North Carolina piedmont // *Veroeff. Geobot. Inst. Eidg. Tech. Hochsch. Stift. Ruebel Zuerich*. 1980. V. 69.

Persson S. Ecological indicator values as an aid in the interpretation of ordination diagrams // *J. Ecol.* 1981. V. 69. P. 71–84.

Perttula U. Untersuchungen uber die generative und vegetative Vermehrung der Blütenpflanzen // *Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A.* 1941, N 58. S. 388.

Petit-Maire M. Recent quaternary climatic change and man in the Sahara // *L'arte e l'ambiente del Sahara pleiatorico; dati e interpretazioni a cura di Giulio Calegari // Memorie della Societa Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano*. Milano. 1993. P. 411–416.

Pielou E.C. *Mathematical Ecology*. N.-Y: John Wiley and Sons. 1977. 384 p.

Piri T., Korhonen K., Sairanen A. Occurrence of *Heterobasidion annosum* in pure and mixed spruce stands in southern Finland // *Scand. J. Forest Res.* 1990. V. 5. P. 113–125.

Popadyuk R.V., Smirnova O.V., Chumachenko S.I. et al. Current state of broad-leaved forests in Russia, Belorussia, Ukraine: historical development, biodiversity, structure and dynamic: Preprint: Pushchino: PRC RAS, 1995. 74 p.

Quaternary Extinction. Tucson, 1984. 634 p.

Ramensky L.G. Zur Methodik der vergleichenden Bearbeitung und Ordnung von Pflanzenlisten und anderen Objekten, die durch mehrere, verschiedenartig wirkende Faktoren bestimmt werden // Beitrage zur Biologie der Pflanzen, 18, 1930. P. 269–304.

Raimbault P. Quelques observations sur les systemes racinaires des arbres de parcs et d'alignements: diversité architecturale et convergence dans le développement // L'Arbre. Biologie et développement. C. Edelin ed. Montpellier: Naturalia Monspeliensia, 1991. 85–96 p.

Redfern D.B. Infection by *Armillaria mellea* and some factors affecting host resistance and the severity of disease // Forestry. 1978. Vol. 51. P. 121–135.

Ripley B.D. Spatial statistics. Wiley, NY. 1981. 321 p.

Ritchi J.C. *Vaccinium myrtillus* L. // J. Ecol. 1956. Vol. 44, N 1. P. 291–299.

Rudis V.A., Tansey J.B. Regional assessment of remote forests and black bear habitat from resource surveys // J. Wildl. Manage. 1995. Vol. 59, N 1. P. 170–180.

Sandegren R. Mammutfyndnen fran Ramsle och Sollefae. Geol. Foren. 1950. Stockholm. Forh. 72. P. 169–180.

Sanderson E.W., Jaiteh M., Levy M.A. et al. The Human Footprint and the Last of the Wild // BioScience. 2002. Vol. 52, N 10. P. 891–904.

Schaetzl R.I. Tree uprooting: review of terminology process and environmental applications // Canad. J. Forest Res. 1989. V. 19. P. 1–11.

Sher A., Gukov A., Sofronov Yu. et al. Moose and tall schrabs; new evidence on the early Holocene climatic optimum in the Lena delta // Glimite Drivers on the North. Kiev, 2002. P. 100–101.

Schmucker Th., Drude G. Uber die Verbreitungsgesetze bei Pflanzen insbesondere bei *Allium ursinum* // Beih. bot. Zentr.-Bl. A. 1934. Bd. 52. S. 540–565.

Schneller J.J. Untersuchungen an einheimischen Fernen ins besonders der *Dryopteris filix mas* Gruppe // Berichtes Sweiz Bot. Ges. 1979. Bd. 85. N 2. P. 110–159.

Shorina N.I., Smirnova O.V. The population biology of ephemeroides // Handbook of vegetation science. Part. III. The population structure of vegetation. Ed. J. White. Dr. W. Junk Publishers: Dordrecht. 1985. P. 225–240.

Shoshani J., Sanders W.J., Tassy P. Elephants and other Proboscians: a summary of recent findings and new taxonomic suggestions // The World of Elephants. Rome. 2001. P. 676–679.

Showalter T.D. Adaptation of insects to disturbance // The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Orlando etc: Acad. press, 1985. P. 235–252.

Shugart H.H. A Theory of Forest Dynamics. The Ecology Implications of Forest Succession Models. Berlin: Springer. 1984. 278 p.

Shugart H.H., Mortlock A.T., Hopkins M.S., Burgess I.P. A computer model of ecological succession Australian subtropical rainforest, Report ORNL/TM-7029, Oak ridge National Laboratory, Oak Ridge, Tennessee, 1980, 48 p.

Shugart H.H., West D.C. Development of an Appalachian deciduous forest succession model and its application too the assessment of impact of the chestnut blight. // J. Environ. Manag. S. 1977. P. 161–179.

Smirnova O.V., Chistyakova A.A., Zaugolnova L.B. et al. Ontogeny of a tree // Ботан. журн. 1999. Т. 84, № 12. С. 8–19.

Södeström L. Regional distribution patterns of bryophyte species on spruce logs in northern Sweden // Bryologist. 1989. V. 92. P. 349–355.

Södeström L. Sequence of bryophytes and lichenesis in relation to substrate variables of decaying coniferous wood in Northern Sweden // Nord. J. Bot. 1988a. Vol. 8. P. 89–97.

Södeström L. The occurrence of epixylic bryophyte and lichen species in an old natural and managed forest stand in Northeast Sweden // Biol. Conserv. 1988b. Vol. 45. P. 169–178.

- Soffer O.* The Upper Paleolithic of the Central Russia Plain. New York. 1985. 539 p.
- Spek T.* Interaction between humans and woodlands in prehistoric and medieval Drenthe // The ecological history of European forest. Cambridge: Univ. Press, 1998. P. 81–93.
- State of the World's Forests, 1997. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Oxford, UK, 1997. 201 pp.
- Stumpel A.H.P., Kalkhoven J.T.R.* A vegetation map of the Netherlands, based on the relationship between ecotopes and types of potential natural vegetation // Vegetatio. 1978. V. 37. P. 163–173.
- Ter Braak C.J.F.* Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis // Ecology. 1986. V. 67. P. 1167–1179.
- Ter Braak C.J.F.* Canonical community ordination. Part I: Basic theory and linear methods // Ecoscience. 1994. V. 1. P. 127–140.
- Ter Braak C.J.F., Smilauer P.* CANOCO release 4 reference manual and user's guide to Canoco for Windows – Software for canonical community ordination. Ithaca, NY: Microcomputer Power. 1998.
- The mosaic cycle concept of ecosystem. H. Remmert – ed. Ecological studies. Analysis and synthesis. 1991. Vol. 85. 168 p.
- The Swiss Glaciers 1993/1994 and 1994/1995 // Glaciological Report № 115/116. Zurich, 1999. 66 p.
- The World of Elephants. Proceed. Of the First Internat. Congress, Roma. 16–20 October 2001. 739 p.
- Thompson K., Bakker J., Bekker R.* The soil seed bank of North West Europe. Cambridge, 1996. 288 p.
- Tutin T.C.* Biological flora of the British Isles. *Allium ursinum* L. // J. Ecol. 1957. Vol. 45, N 3. P. 1003–1010.
- Valentine H.T., Houston D.R.* A discriminant function for identifying mixed oak stand susceptibility to gypsy moth defoliation // Forest Sci. 1979. Vol. 25. P. 468–474.
- Van der Maarel E.* Some remarks on disturbance and its relations to diversity and stability // J. Veget. Sci. 1993. Vol. 4. P. 733–736.
- Van Gijn A.L., Waterbolk H.T.* The colonization of salt marshes of Friesland and Groningen: The possibility of a transhumans prelude // Palaeohistoria. 1984. Vol. 26. P. 101–122.
- Veber H.E., Moravec J., Theouillat D.-P.* International code of phytosociological nomenclature. 3rd edition // J. Veget. Sci. 2000. Vol. 11, № 5. P. 739–768.
- Vera F.W.M.* Grazing ecology and forest history. Oxon-New York: CABI Publishing, 2000. 506 p.
- Vila C., Savolainen P., Maldonado T.E.* et al. Multiple and Ancient Origins of the Domestic Dog // Science. Vol. 276. 1997. P. 1687–1689.
- Wallace L.L.* Comparative physiology of successional forest trees // Forest Hydrol. and Ecol. New York, 1988. P. 181–189.
- Wargo P.M., Show C.G.* III. Armillaria root rot: the puzzle is being solved // Plant Disease. 1985. Vol. 69. P. 826–832.
- Watt A.S.* Contributions to the Ecology of Bracken (Pteridium) 1 The Rhizome // New Phytol. 1940. B. 39. P. 401–424.
- Watt A.S.* Pattern and Process in plant communities // J. Ecol. 1947. Vol. 35 P. 1–22.
- Watt A.S.* The ecological status of bracken // Bot. J. of Lin. Soc. 1976. B. 73. P. 217–239.
- West D.C., McLaughlin S.B., Shugart H.H.* Simulated forest response to chronic air pollution stress // J. Environmental Quality. 1980. Vol. 9, № 1. P. 43–49.
- White P.S., Harrod J., Romme W.H.* et al. Disturbance and temporal dynamics // Ecological stewardship: a common reference for ecosystem management. Oxford Univ. Press, Oxford. 1999. P. 281–305.
- White P.S., Jentsch A.* The search for generality in studies of disturbance and ecosystem dynamics // Progress in Botany Springer, Berlin Heidelberg. 2001. Vol. 62. P. 399–449.

- Whitmore T.C.* The influence of tree population dynamics on forest species composition // Plant population ecology. Oxford: Black-well, 1988. P. 273–292.
- Whittaker R.H.* A consideration of climax theory: The climax as population patterns // Ecol. Monogr. 1953. Vol. 23. P. 41–78.
- Whittaker R.H.* Vegetation of the Great Smoke Mountains // Ecol. Monogr. 1956. Vol. 26. P. 1–80.
- Whittaker R.H.* Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California // Ecol. Monogr. 1960. Vol. 30, N 3. P. 279–338.
- Whittaker R.H.* Gradient analysis of vegetation // Biological Reviews. 1967. Vol. 42. P. 207–264.
- Whittaker R.H.* Direct gradient analysis // Ordination of plant communities. Junk The Hague. 1978. P. 7–51.
- Whittaker R.H., Lewin A.S.* The role of mosaic phenomena in natural communities // Theor. Pop. Biol. 1977. Vol. 12, N 2. P. 117–139.
- Williams R.E., Marsden M.A.* Modelling probability of root disease center occurrence in northern Idaho forests // Canad. J. Forest Res. 1982. Vol. 12. P. 876–882.
- Zimmerman G.M., Goetz H., Mielke P.W.* Use of an improved statistical method for group comparisons to study effects of prairie fire // Ecology. 1985. Vol. 66. P. 606–611.

Приложение

**Список родов и видов позвоночных животных,
насекомых, деревьев и кустарников, а также
возбудителей болезней деревьев,
наиболее часто упоминаемых в тексте**

Позвоночные животные

<i>Acinonyx jubatus</i>	Гепард
<i>Alactagulus</i>	Тарбаганчики (земляные зайчики)
<i>Alces alces</i>	Лось
<i>Allactaga</i>	Пятипалые тушканчики (земляные зайцы)
<i>Alligator mississippiensis</i>	Американский аллигатор
<i>Alligator sinensis</i>	Китайский аллигатор
<i>Allocricetulus</i>	Эверсмановы хомячки
<i>Alopex lagopus</i>	Песец
<i>Apodemus</i>	Лесные и полевые мыши
<i>Arvicola terrestris</i>	Водяная полевка
<i>Bison bonasus</i>	Зубр
<i>Bison priscus</i>	Первобытный бизон
<i>Bos (Poephagus) baikalensis</i> (?= <i>B. bunnelli</i> из плейстоцена Аляски)	Первобытный як
<i>Bos primigenius</i>	Тур
<i>Camelus ferus</i>	Двугорбый верблюд
<i>Canis lupus</i>	Волк
<i>Capra</i>	Козлы
<i>Capra ibex</i>	Европейский горный козел
<i>Capreolus capreolus</i>	Косуля
<i>Castor fiber</i>	Бобр
<i>Cervus elaphus</i>	Благородный олень
<i>Clethrionomys</i>	Лесные полевки
<i>Clethrionomys glareolus</i>	Рыжая полевка
<i>Clethrionomys rufocanus</i>	Красно-серая полевка
<i>Clethrionomys rutilus</i>	Красная полевка
<i>Coelodonta antiquitatis</i>	Шерстистый носорог
<i>Cricetulus</i>	Серые хомячки
<i>Cricetus</i>	Обыкновенные хомяки

<i>Crocota crocuta spelaea</i>	Пещерная гиена
<i>Cuon alpinus</i>	Красный волк
<i>Desmana moschata</i>	Выхухоль
<i>Dicrostonyx</i>	Копытные лемминги
<i>Elasmotherium sibiricum</i>	Сибирский эласмотерий
<i>Ellobius talpinus</i>	Обыкновенная слепушонка
<i>Eolagurus luteus</i>	Желтая пеструшка
<i>Equus</i>	Лошади
<i>Equus gmelini</i>	Тарпан
<i>Equus hemionus</i>	Кулан
<i>Equus hydruntinus</i>	Европейский плейстоценовый осел
<i>Equus laticeps</i>	Широкопалая лошадь
<i>Equus lenensis</i>	Северосибирская лошадь
<i>Equus przewalskii</i>	Лошадь Пржевальского
<i>Equus uralensis</i>	Уральская лошадь
<i>Eryx miliaris</i>	Песчаный (степной) удавчик
<i>Felis (Lynx) lynx</i>	Рысь
<i>Felis silvestris</i>	Европейский лесной кот
<i>Gallus sp.</i>	Дикая курица
<i>Glis glis</i>	Полчек соня
<i>Gulo gulo</i>	Росомаха
<i>Hiroptera</i>	Летучие мыши
<i>Hystrix vinogradovi</i>	Дикобраз Виноградова
<i>Lagurus lagurus</i>	Степная пеструшка
<i>Lemmus</i>	Обыкновенные (бурые) лемминги
<i>Lepus capensis</i>	Заяц толай
<i>Lepus europaeus</i>	Заяц русак
<i>Lepus tanaiticus</i>	Донской заяц
<i>Lepus timidus</i>	Заяц беляк
<i>Lutra lutra</i>	Выдра
<i>Mammuthus primigenius</i>	Мамонт
<i>Marmota</i>	Сурки
<i>Marmota bobac</i>	Степной сурок (байбак)
<i>Marmota marmota</i>	Альпийский (европейский) сурок
<i>Marmota paleocaucasica</i>	Кавказский плейстоценовый сурок
<i>Martes</i>	Куницы
<i>Megaloceros giganteus</i>	Гигантский или большерогий олень
<i>Meles meles</i>	Барсук
<i>Microtus</i>	Серые полевки
<i>Microtus agrestis</i>	Темная полевка
<i>Microtus arvalis</i>	Обыкновенная полевка
<i>Microtus gregalis</i>	Узкочерепная полевка
<i>Microtus oeconomus</i>	Полевка экономка
<i>Motacilla cinereus</i>	Горная трясогузка
<i>Mustela erminea</i>	Горностай
<i>Mustela lutreola</i>	Европейская норка
<i>Mustela nivalis</i>	Ласка
<i>Myopus</i>	Лесные лемминги

<i>Neomys fodiens</i>	Кутора
<i>Ochotona</i>	Пищухи
<i>Ochotona pusilla</i>	Степная (малая) пищуха
<i>Ovibos moschatus</i>	Овцебык
<i>Ovis</i>	Бараны
<i>Ovis musimon</i>	Европейский муфлон
<i>Ovis orientalis</i>	Азиатский муфлон
<i>Panthera leo spelaea</i>	Пещерный лев
<i>Parabubalis capricornis</i>	Парабубал
<i>Putorius</i>	Хорь
<i>Pyrhcorax graculus</i>	Альпийская галка
<i>Pyrhcorax pyrrhcorax</i>	Клушица
<i>Rangifer tarandus</i>	Северный олень
<i>Rupicapra rupicapra</i>	Серна
<i>Saiga tatarica</i>	Сайга
<i>Sciurus vulgaris</i>	Обыкновенная белка
<i>Sitta europaea</i>	Обыкновенный поползень
<i>Sorex</i>	Бурозубки
<i>Sorex araneus</i>	Обыкновенная бурозубка
<i>Sorex caecutiens</i>	Средняя бурозубка
<i>Sorex minutus</i>	Малая бурозубка
<i>Spirocerus kiakhtensis</i>	Кяхтинский винторог
<i>Sus scrofa</i>	Кабан
<i>Talpa europaea</i>	Обыкновенный крот
<i>Trionyx triunguis</i>	Африканская трехкоготная черепаха
<i>Turdus toquatus</i>	Белозобый дрозд
<i>Ursus arctos</i>	Бурый медведь
<i>Ursus maritimus</i>	Белый медведь
<i>Ursus rossicus</i>	Малый пещерный медведь
<i>Ursus spelaea</i>	Большой пещерный медведь
<i>Ursus thibetanus</i>	Гималайский (белогрудый) медведь
<i>Vulpes vulpes</i>	Обыкновенная лисица

Насекомые

<i>Apocheima hispidaria</i>	Желтоусая пяденица
<i>Archips (Cacoecia) crataegana</i>	Боярышниковая листовертка
<i>Bupalus piniarius</i>	Сосновая пяденица
<i>Dendrolimus pini</i>	Сосновый шелкопряд
<i>Dendrolimus sibiricus</i>	Сибирский шелкопряд
<i>Diprion pini</i>	Обыкновенный сосновый пилильщик
<i>Ennomos querinaria</i>	Дубовая углокрылая пяденица
<i>Erannis defoliaria</i>	Пяденица обдирало
<i>Euproctis chysorrhoea</i>	Златогузка
<i>Ips typographus</i>	Короед-типограф
<i>Lymantria dispar</i>	Непарный шелкопряд
<i>Lymantria monacha</i>	Шелкопряд-монашенка
<i>Monochamus urussovi</i>	Черный пихтовый усач

Neodiprion sertifer
Operophtera brumata
Panolis flammea
Tortrix viridana

Рыжий сосновый пилильщик
Зимняя пяденица
Сосновая совка
Зеленая дубовая листовертка

Деревья и кустарники

Abies alba
Abies sibirica
Acer campestre
Acer negundo
Acer platanoides
Acer pseudoplatanus
Acer tataricum
Alnus glutinosa
Alnus incana
Betula pendula (= *B. verrucosa*)
Betula pubescens
Caragana arborescence
Carpinus betulus
Corylus avellana
Euonymus europaea
Euonymus verrucosa
Fagus orientalis
Fagus sylvatica
Frangula alnus
Fraxinus excelsior
Juniperus communis
Juniperus sibirica
Larix sibirica
Lonicera xylosteum
Malus sylvestris
Padus avium
Picea abies
Picea fennica
Picea obovata
Pinus sylvestris
Populus tremula
Prunus spinosa
Pyrus communis
Quercus petraea
Quercus pubescens
Quercus robur
Rosa acicularis
Salix alba
Salix caprea
Salix cinerea
Salix fragilis

Пихта белая
Пихта сибирская
Клен полевой
Клен ясенелистный
Клен остролистный
Клен явор
Клен татарский
Ольха клейкая (О. черная)
Ольха серая
Береза повислая (Б. бородавчатая)
Береза пушистая
Акация желтая
Граб обыкновенный
Лещина обыкновенная
Бересклет европейский
Бересклет бородавчатый
Бук восточный
Бук лесной
Крушина ломкая
Ясень обыкновенный
Можжевельник обыкновенный
Можжевельник сибирский
Лиственница сибирская
Жимолость лесная
Яблоня лесная
Черемухи обыкновенной (Ч. птичья)
Ель европейская
Ель финская
Ель сибирская
Сосна обыкновенная
Осина
Терн
Груша обыкновенная
Дуб каменный
Дуб пушистый
Дуб черешчатый
Шиповник иглистый
Ива белая, Ветла
Ива козья
Ива серая
Ива ломкая, Ракита

<i>Salix pentandra</i>	Ива серая
<i>Salix triandra</i>	Ива серая
<i>Sambucus racemosa</i>	Бузина красная
<i>Sorbus aucuparia</i>	Рябина обыкновенная
<i>Swida sanguinea</i>	Свидина кроваво-красная
<i>Tilia cordata</i>	Липа сердцевидная (Л. мелколистная)
<i>Ulmus glabra</i>	Вяз шершавый, ильм
<i>Ulmus laevis</i>	Вяз гладкий, ильм
<i>Viburnum opulus</i>	Калина обыкновенная

Болезни, возбудители болезней деревьев

<i>Armillaria mellea</i>	Опенок осенний
<i>Biatorrella difformis</i>	Язвенный рак (Биаторреловый рак сосны)
<i>Ceratocystis roboris u Verticillium kubanicum</i>	Трахеомикоз дуба
<i>Climacocystis borealis</i>	Еловый трутовик
<i>Cronartium flaccidum u Peridermium pini</i>	Смоляной рак (рак-серянка)
<i>Fomes fomentarius</i>	Настоящий трутовик
<i>Fomitopsis pinicola</i>	Окаймленный трутовик
<i>Heterobasidion annosum (= Fomitopsis annosa)</i>	Корневая губка
<i>Inonotus dryophilus</i>	Дубовая губка
<i>Laetiporus sulphureus</i>	Серно-желтый трутовик
<i>Melampsora pinitorqua</i>	Сосновый вертун (Ржавчина побегов сосны)
<i>Melampsorella caryophyllacearum (= M. cerastii).</i>	Ржавчинный рак пихты
<i>Onnia triqueter</i>	Комлевой еловый трутовик
<i>Ophiostoma ulmi (= Ceratocystis ulmi)</i>	Голландская болезнь ильмовых
<i>Phacidium infestans</i>	Снежное шютте
<i>Phaeolus schweinitzii</i>	Трутовик Швейница
<i>Phellinus chrysoloma</i>	Еловая губка
<i>Phellinus pini</i>	Сосновая губка
<i>Phellinus robustus</i>	Ложный дубовый трутовик
<i>Rigidoporus sanguinolentus</i>	Стереум кроваво-красный
<i>Thyrostroma compactum (= Steganosporium compactum)</i>	Тиростромоз липы

Названия позвоночных животных приведены по следующим литературным источникам:

Банников А.Г., Даревский И.С., Иценко В.Г. и др. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение, 1977. 414 с.

Каталог млекопитающих СССР. Л.: Наука, 1981. 456 с.

Степанян Л.С. Конспект орнитологической фауны СССР. М.: Наука, 1990. 727 с.

Павлинов И.Я. Систематика современных млекопитающих. М.: Изд-во МГУ, 2003. 293 с.

Названия беспозвоночных животных приведены по следующим литературным источникам:

Определитель насекомых Европейской части СССР /Под ред. С. Тарибского и Н.Н. Плавильщикова. М.–Л., 1948, 1128 с.

Определитель насекомых Европейской части СССР. Т. 2: Жесткокрылые и веерокрылые / Под ред. Г.Я. Бей-Биенко. Л.: Наука, 1965. 668 с.;

Т. 3, часть 6: Перепончатокрылые / Под ред. Г.С. Медведева. Л.: Наука, 1988. 268 с.;

Т. 4, часть 1: Чешуекрылые / Под ред. Г.С. Медведева. Л.: Наука, 1978. 315 с.

Названия деревьев и кустарников приведены по следующим литературным источникам:

Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб.: Мир и семья-95, 1995. 990 с.

Названия возбудителей болезней деревьев приведены по следующим литературным источникам:

Бондарцев А.С. Трутовые грибы Европейской части СССР и Кавказа. М.–Л., 1953. 1006 с.

Бондарцева М.А., Пармасто Э.Х. Определитель грибов СССР. Вып. 1. Порядок: афиллофоровые. Л.: Наука, 1986. 192 с.

Бондарцева М.А. Определитель грибов России. Вып. 1. Порядок: афиллофоровые. СПб., 1998. 391 с.

**Список авторов книги
“Восточноевропейские леса:
история в голоцене и современность”
Книга 1**

- Агафонова* Александра Анатольевна, Государственный Дарвиновский музей,
SashAga@darwin.museum.ru
- Бобровский* Максим Викторович, Институт физико-химических и биологических
проблем почвоведения РАН, mbobrovsky@issp.serpukhov.su
- Ведерникова* Ольга Павловна, Марийский государственный университет,
gentiana@inbox.ru
- Вишневская* Ирина Григорьевна, ВНИИ лесоводства и механизации лесного хозяй-
ства, vmokritsky@mail.ru
- Диденко* Елена Геннадиевна, Пушкинский государственный университет,
sambucus@mail.ru
- Евстигнеев* Олег Иванович, Государственный природный заповедник “Брянский
лес”, zapole@online.debryansk.ru
- Жукова* Людмила Алексеевна, Марийский государственный университет,
pinus@magi-el.ru, ecology@marsu.ru
- Закамская* Елена Станиславовна, Марийский государственный университет,
ecology@marsu.ru
- Зимин* Михаил Викторович, Инженерно-технологический центр “СканЭкс”,
ziminmv@scan.ss.msu.ru
- Калякин* Владимир Николаевич, Московский государственный университет,
kalyakini@mtu-net.ru
- Леонова* Надежда Борисовна, Московский государственный университет gennady-
mukhin @mtu-net.ru
- Лямцев* Николай Иванович, ВНИИ лесоводства и механизации лесного хозяйства,
vniilm@pues.ru
- Мокрицкий* Василий Александрович, ВНИИ лесоводства и механизации лесного хо-
зяйства, vmokritsky@mail.ru
- Носова* Лидия Михайловна, Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов
РАН, lnosova@cepl.rssi.ru
- Османова* Гюльнара Оруджевна, Марийский государственный университет,
guyli@marsu.ru
- Паленова* Мария Михайловна, ВНИИ лесоводства и механизации лесного хозяйст-
ва, palyonova@mtu-net.ru

Полянская Татьяна Аркадьевна, Марийский государственный университет, marchodra@mari-el.ru

Потанов Петр Вячеславович, Общественная международная некоммерческая неправительственная организация “Совет Гринпис”, taiga@diala.greenpeace.org

Прокопьева Людмила Валерьяновна, Марийский государственный университет, botanica@marsu.ru

Прудников Евгений Аркадьевич, Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, eprudnikov@sarana-corp.com

Скочилова Елена Анатольевна, Марийский государственный университет, ecology@marsu.ru

Смирнова Ольга Всеволодовна, Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, ovs@cepl.rssi.ru

Смирнов Вадим Эдуардович, Институт математических проблем биологии РАН, vadim@issp.serpukhov.su

Смирнов Сергей Иванович, Брянский лесотехнический университет, iws@zapole.bryansk.ru

Торопова Наталья Александровна, Пущинский государственный университет, ov.smirnova@mtu-net.ru

Турубанова Светлана Афанасьевна, Общественная международная некоммерческая неправительственная организация “Совет Гринпис”, paleobase@yandex.ru

Ханина Лариса Геннадиевна, Институт математических проблем биологии РАН, l Khanina@issp.serpukhov.su

Чумаченко Сергей Иванович, Московский государственный университет леса, chumachenko@mgul.ac.ru

Шестакова Анна Андреевна, Нижегородский государственный университет shestakova@bio.unn.ru

Шестакова Энецца Витальевна, Марийский государственный университет, botanica@marsu.ru

Шорина Нина Ивановна, Московский государственный педагогический университет kurchenko@mtu-net.ru

Ярошенко Алексей Юрьевич, Общественная международная некоммерческая неправительственная организация “Совет Гринпис”, forest@rol.ru

Научное издание

Восточноевропейские ЛЕСА

*История в голоцене
и современность*

Книга 1

*Утверждено к печати
Ученым советом
Центра по проблемам экологии
и продуктивности лесов
Российской академии наук*

Зав. редакцией *Н.А. Степанова*
Редактор *Н.А. Носова*
Художник *Ю.И. Духовская*
Художественный редактор *В.Ю. Яковлев*
Технический редактор *О.В. Аредова*
Корректоры *А.Б. Васильев,*
Р.В. Молоканова, Е.Л. Сысоева

Подписано к печати 25.03.2004
Формат 70 × 100 ¹/₁₆. Гарнитура Таймс
Печать офсетная
Усл.печ.л. 39,0 + 1,4 вкл. Усл.кр.-отг. 45,0
Уч.-изд.л. 47,3. Тираж 570 экз. Тип. зак.

Издательство "Наука"
117997, Москва, Профсоюзная ул., 90
E-mail: secret@naukaran.ru
Internet: www.naukaran.ru

Санкт-Петербургская типография "Наука"
199034, Санкт-Петербург, 9-я линия, 12

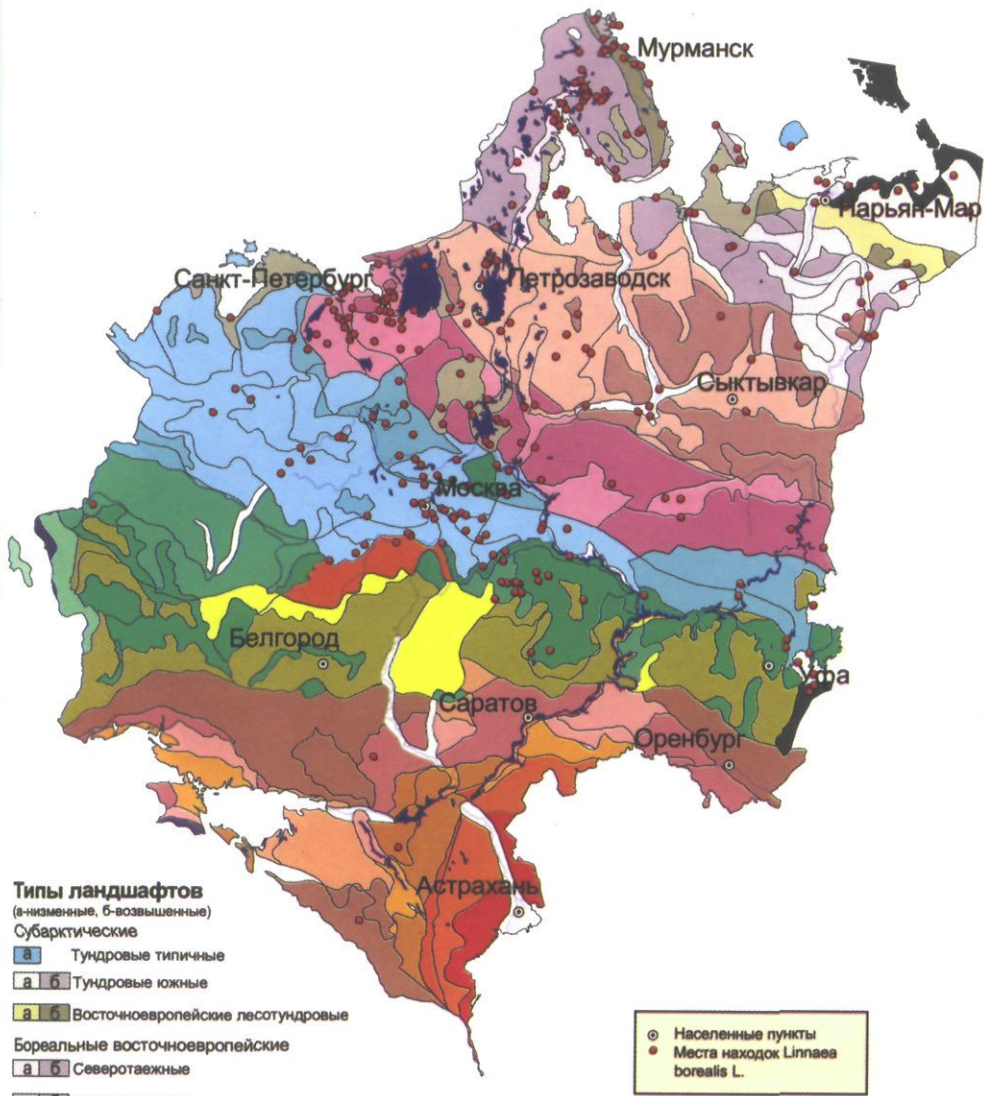


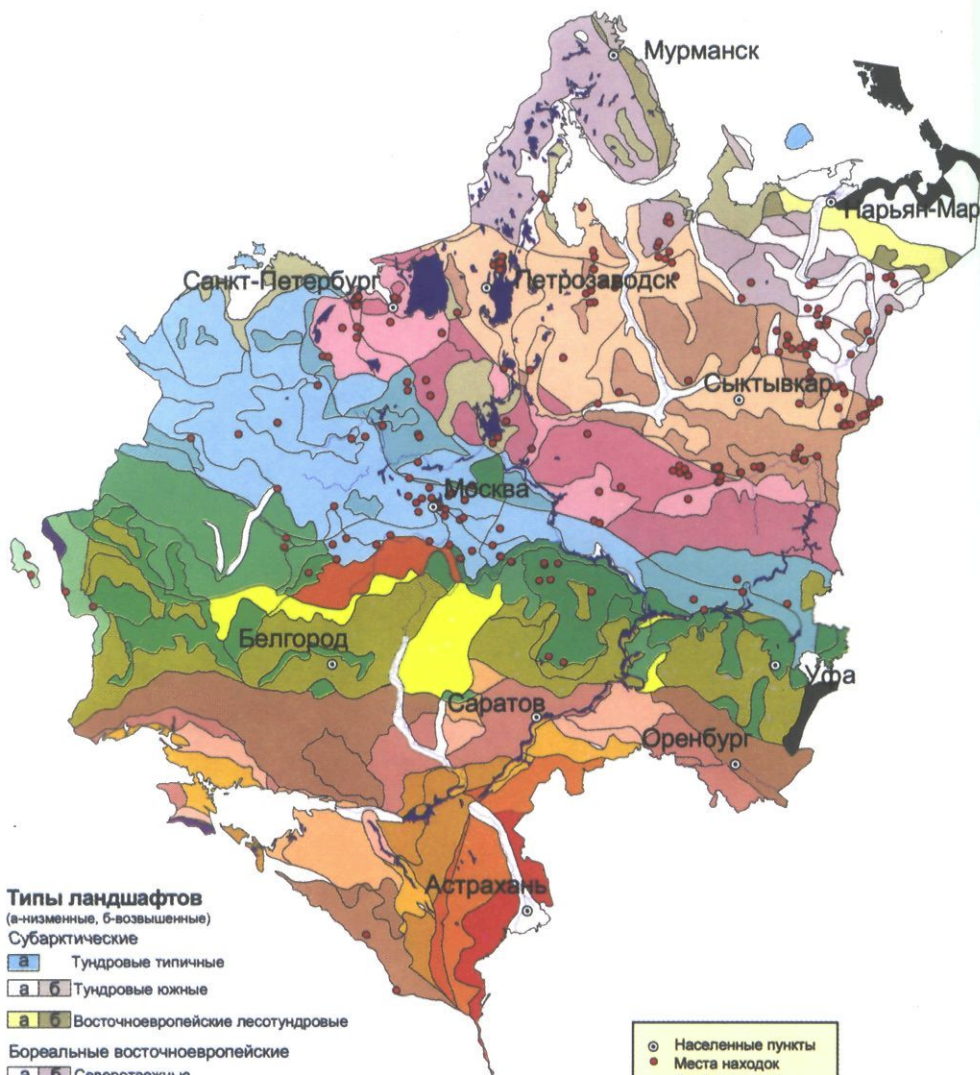
Рис. 1. Распространение *Linnaea borealis* на территории Восточной Европы в связи с ландшафтным членением территории



Рис. 2. Распространение *Orthilia secunda* на территории Восточной Европы в связи с ландшафтным членением территории



Рис. 3. Распространение *Gymnocarpium dryopteris* на территории Восточной Европы в связи с ландшафтным членением территории



Типы ландшафтов

(а-низменные, б-возвышенные)

Субарктические

а Тундровые типичные

а б Тундровые южные

а б Восточноевропейские лесотундровые

Бореальные восточноевропейские

а б Северотаежные

а б Среднетаежные

а б Южнетаежные

а б Подтаежные

Суббореальные северные гумидные
среднеевропейские

а б Широколиственнолесные

а б Семигумидные восточноевропейские

а б Широколиственнолесные

а б Типичные и южные лесостепные

Семиаридные восточноевропейские

а б Северные степные

а б Типичные степные

а б Сухостепные

○ Населенные пункты
● Места находок
Oxalis acetosella L.

Суббореальные аридные казахстанские
и среднеазиатские

а б Полупустынные

а Пустынные северные

Суббореальные северные гумидные

Среднеевропейский горный
широколиственнолесной пояс

Гидроморфные комплексы

□ Речные поймы и дельты

■ Болота

■ Прочие

■ Зоны высотной поясности

Рис. 4. Распространение *Oxalis acetosella* на территории Восточной Европы в связи с ландшафтным членением территории



Типы ландшафтов

(а-низменные, б-возвышенные)

Субарктические

а Тундровые типичные

а б Тундровые южные

а б Восточноевропейские лесотундровые

Бореальные восточноевропейские

а б Северотаяжные

а б Среднетаяжные

а б Южнотаяжные

а б Подтаяжные

Суббореальные северные гумидные
среднеевропейские

а б Широколиственнолесные

Семигумидные восточноевропейские

а б Широколиственнолесные

а б Типичные и южные лесостепные

Семиаридные восточноевропейские

а б Северные степные

а б Типичные степные

а б Сухостепные

○ Населенные пункты
● Места находок *Galium odoratum* (L.) Scop.

Суббореальные аридные казахстанские
и среднеазиатские

а б Полупустынные

а Пустынные северные

Суббореальные северные гумидные

Среднеевропейский горный
широколиственнолесной пояс

Гидроморфные комплексы

Речные поймы и дельты

Болота

Прочие

Зоны высотной поясности

Рис. 5. Распространение *Galium odoratum* на территории Восточной Европы в связи с ландшафтным членением территории



Рис. 6. Распространение *Asarum europaeum* на территории Восточной Европы в связи с ландшафтным членением территории



Рис. 7. Распространение *Viola mirabilis* на территории Восточной Европы в связи с ландшафтным членением территории

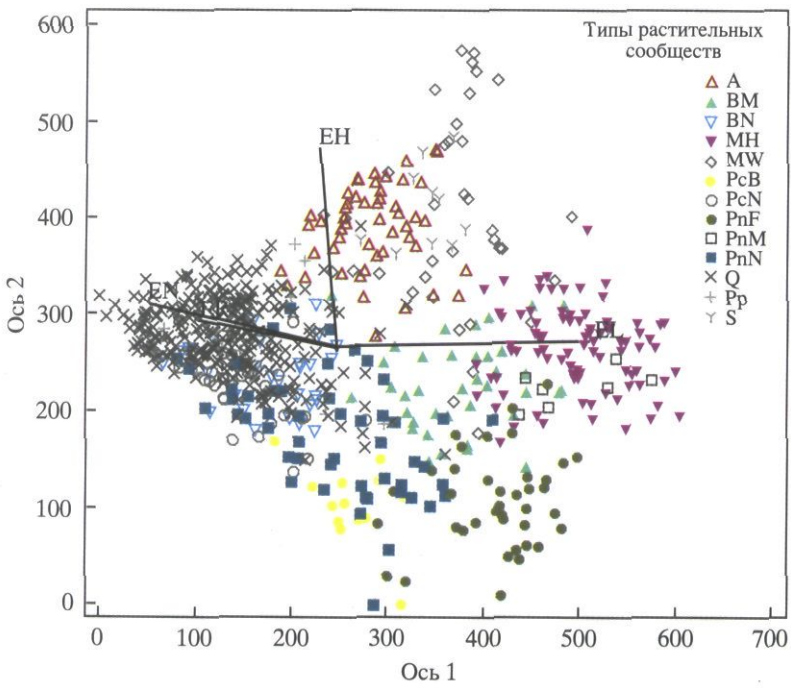


Рис. 8

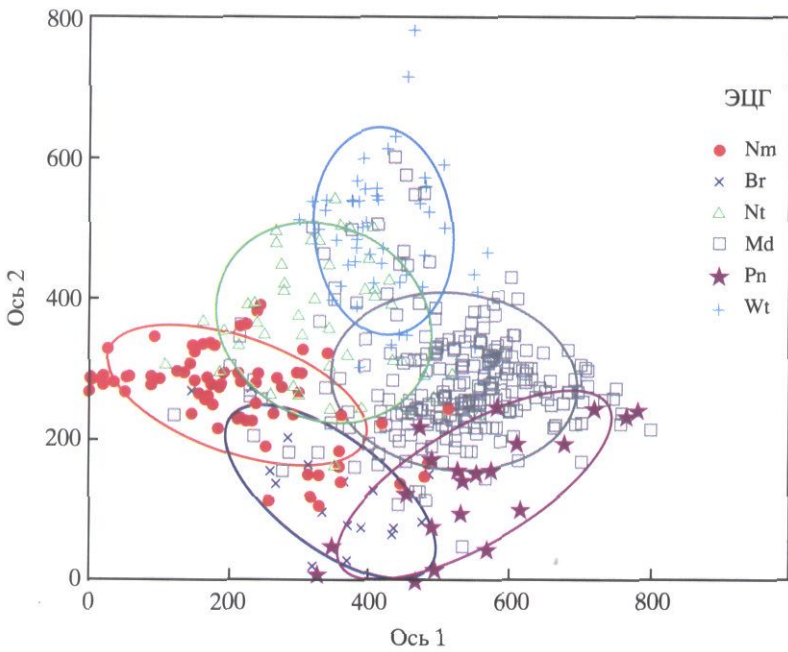


Рис. 9

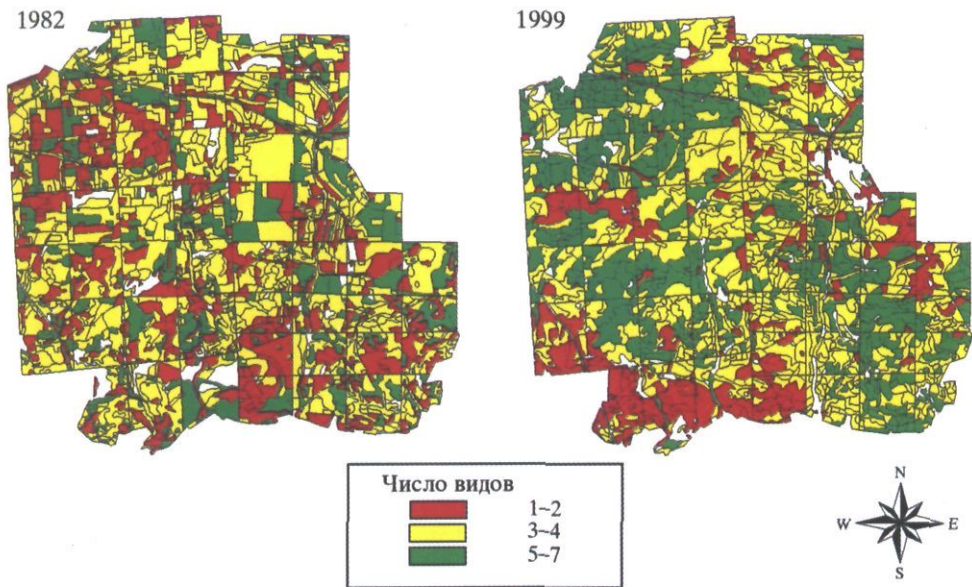


Рис. 10. Пространственное распределение выделов Приокско-Террасного заповедника с различным числом видов в древостое в 1982 и 1999 годах

Рис. 8. Положение 755 описаний заповедника «Калужские засеки» в двух первых осях DCA вместе с векторами средовых градиентов и указанием типов растительных сообществ, выделенных в результате классификации. Ось абсцисс – первая ось DCA, ось ординат – вторая ось DCA. Метки по осям соответствуют стандартным отклонениям распределения видовых обилий по площадкам, умноженным на 100. Векторы средовых градиентов рассчитаны по шкалам Г. Элленберга: EL – освещенности, EH – влажности почвы, EN – богатства почвы азотом, ER – кислотности почвы. Типы растительных сообществ: А – черноольшаники, BM – березняки лугово-опушечные, BN – березняки неморальные, MH – луга мезофитные, MW – луга гигрофитные, PсB – ельники бореальные, PсN – ельники неморальные, PnF – сосняки боровые, PnM – сосняки лугово-опушечные, PnN – сосняки неморальные, Pp – осинники, Q – широколиственные леса, S – ивняки

Рис. 9. Ординация 588 видов сосудистых растений заповедника «Калужские засеки» с указанием эколого-ценотических групп (ЭЦГ) и 70-процентных доверительных эллипсов для каждой группы: неморальной Nm, бореальной (таежной) Bг, черноольшаниковой (нитрофильной) Nt, лугово-опушечной Md, боровой Pn и водно-болотной Wt. Обозначения осей те же, что и на рис. 8

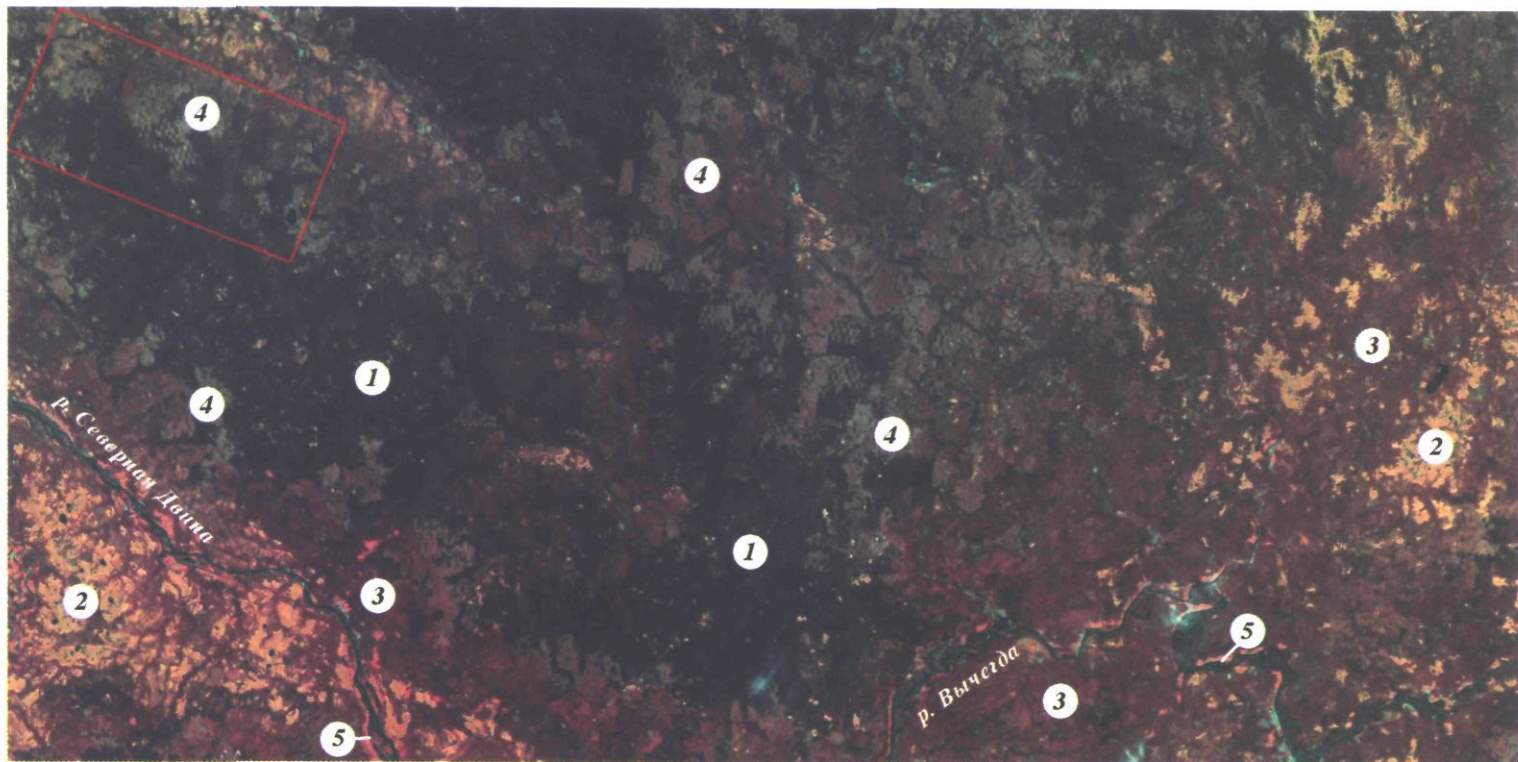


Рис. 11. Природные территории, выявляемые по космическому снимку Ресурс МСУ-СК (снимок сделан 6 июня 1997 г., Архангельская область и Республика Коми):

1 – хвойные леса без явных признаков антропогенного нарушения; 2 – болота и лесоболотные массивы; 3 – вторичные мелколиственные, сосновые и смешанные леса на освоенных территориях; 4 – массивы вырубок последних 30 лет; 5 – сельскохозяйственные земли.

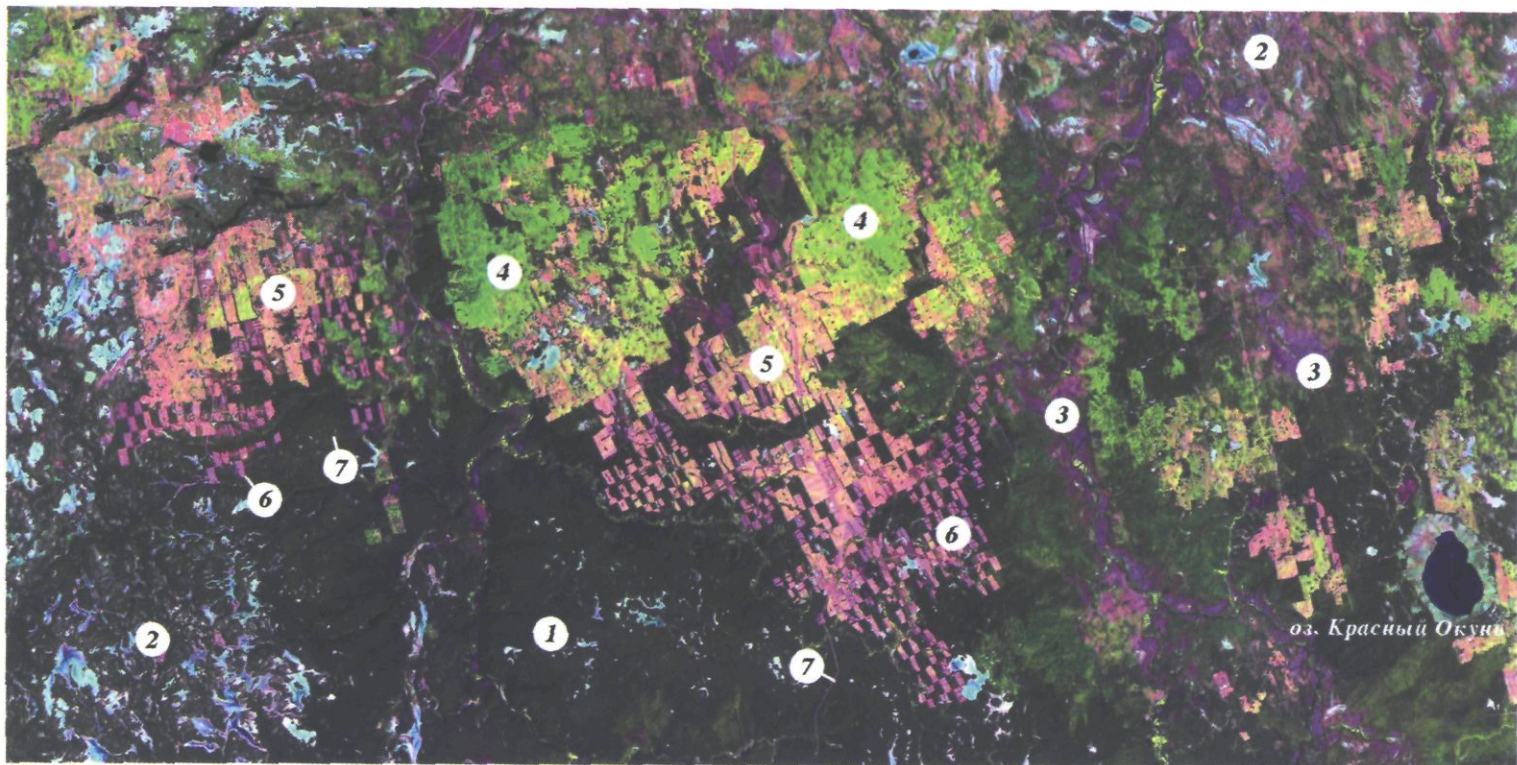


Рис. 12. Природные территории и хозяйственные объекты, выявляемые по космическому снимку Landsat ETM+ (снимок сделан 21 июня 2001 г., Архангельская область):

1 – хвойные леса без явных признаков антропогенного нарушения; 2 – болота и лесоболотные массивы; 3 – сосняки-беломошники; 4 – вторичные мелколиственные и смешанные леса на старых вырубках; 5 – лесосеки площадью до 500 га (80-е, начало 90-х годов XX века); 6 – лесосеки площадью до 50 га (с 1994 года по настоящее время); 7 – лесовозные дороги



Рис. 13. Карта малонарушенных лесных территорий Европейской России (Aksenov et al., 2002)

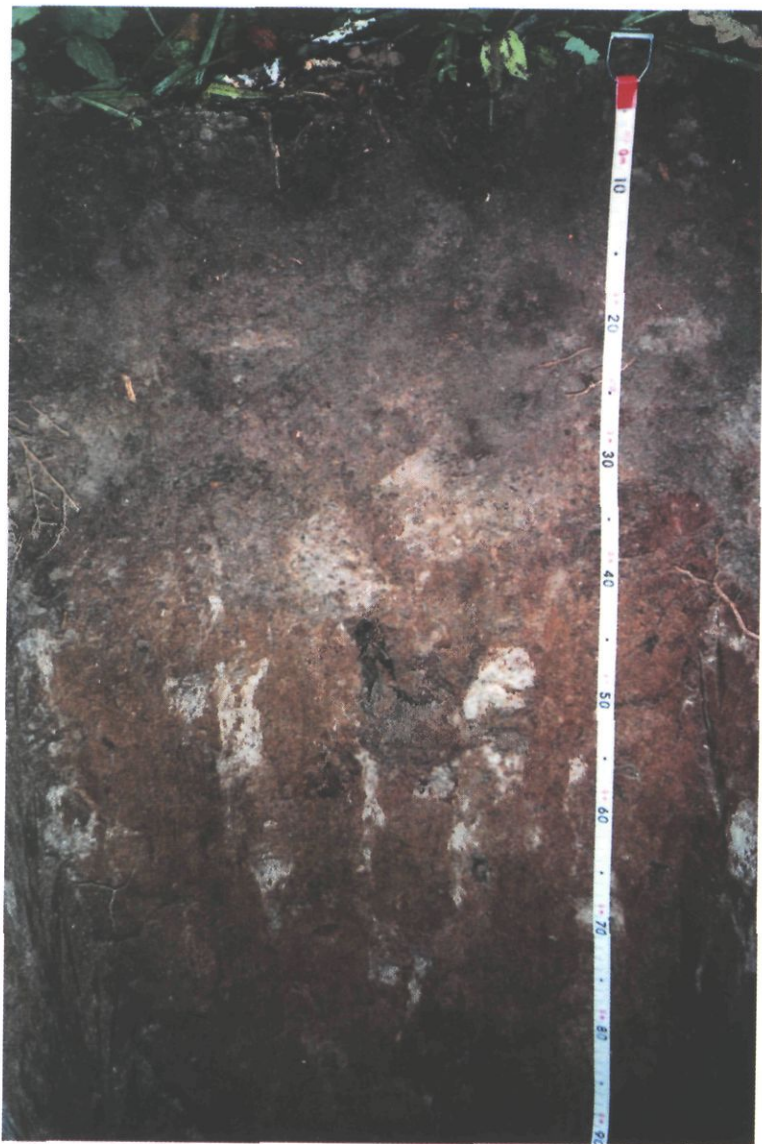


Рис. 14. Серая лесная почва, Государственный заповедник “Калужские засеки” (Калужская обл.). Дубрава волосистоосоково-снытевая



Рис. 15. Дерново-подзолистая почва, национальный парк “Угра” (Калужская обл.). Дубрава снытево-черемшовая



Рис. 16. Чернозем под лесом, Государственный заповедник "Воронинский" (Тамбовская обл.). Дубрава разнотравная

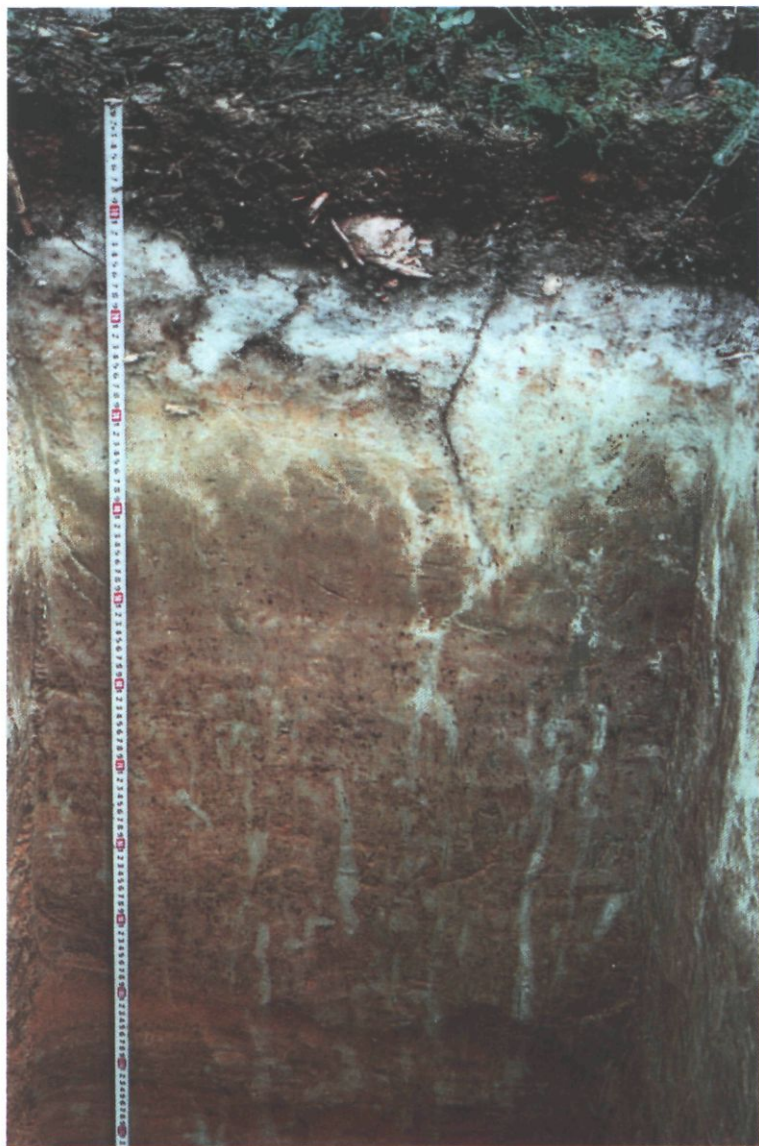


Рис. 17. Подзолистая почва, Центральный лесной государственный биосферный заповедник (Тверская обл.). Ельник зеленомошно-черничный