РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник

Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия

Санкт-Петербург

1999

УДК 504.7.006 (470)+630*182.21+574.4+504.73+504.74 ББК 28.088
Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия / Подред. О.В.Смирновой, Е.С.Шапошникова - Спб.: РБО, 1999. - 549 с.

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

Ответственные редакторы
О.В.Смирнова, Е.С.Шапошников
Минаева Т.Ю.
Редколлегия
Попадюк Р.В., Заугольнова Л.Б.,
Коротков В.Н
Секретарь
Минаева Т.Ю.
Рецензенты
Л.М.Носова, Ю.Н.Нешатаев

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

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

Editors:
O.V.Smirnova, E.S.Shaposhnikov
Editorial board:
R.V.Popadyuk, L.B.Zaugolnova,
Korotkov V.N.
Secretary:
T.Y.Minayeva
Reviewed by:
L.M.Nosova
Y.N.Neshatayev
©Русское Ботаническое Общество, 1999
©Нелидовская типография, 1999
©Russian Botanical Society, 1999
©Nelidovo Press, 1999

ISBN 5-86871-030-4

Глава 1. Общие закономерности структуры и динамики лесных экосистем и методы их изучения

1.1. Концепция иерархического континуума как основа для анализа сукцессионных процессов и разработки методов сохранения биоразнообразия

1.1.1. Истоки и современный этап развития концепции иерархического континуума

В настоящее время теоретической основой изучения биогеоценотического покрова можно считать концепцию иерархического континуума (Allen, Starr, 1982; O'Neil et all, 1986; Acker, 1990; Austin, Gaywood, 1994). Становление этой концепции происходило благодаря взаимному обмену идеями в таких разделах как ботаническая география, ландшафтоведение, фитоценология, почвоведение, биогеоценология, популяционная экология растений и животных (The mosaic-cycle.., 1991; Collins et all., 1993; Andel, 1994; Василевич, 1983; Смирнова, 1987; Восточноевропейские..., 1994; Заугольнова, 1994; Заугольнова и др., 1995). Истоки формирования концепции иерархического континуума становятся понятными при рассмотрении истории представлений о структуре и динамике биогеоценотического покрова и, в первую очередь, его относительно стабильной основы - растительного покрова. Можно выделить следующие этапы развития этих представлений:

1 этап: растительный (и биогеоценотический) покров рассматривается как множество дискретных единиц - фитоценозов (биогеоценозов).

Формирование представлений о структуре и динамике биогеоценозов и их комплексов напрямую связано с развитием фитоценологии и лесоведения (Морозов, 1970; Сукачев, 1975; Дылис, 1978). На начальном этапе развития фито- и биогеоценологии в биологии господствовала парадигма организмизма (Миркин, 1985). Под влиянием этой парадигмы возникли представления о дискретности фито- и биогеоценозов, о наличии хорошо выраженных границ между ними, о совпадении биотических и абиотических границ и о достаточно жестко детерминированных связях в сообществах, обусловленных средопреобразующей функцией эдификатора. Наиболее четко концепция организации растительного покрова как системы дискретных единиц была разработана на примерах растительности лесных территорий умеренного пояса Евразии (см. Александрова, 1969; Ниценко, 1971; Сукачев, 1975 и др.). Теоретические представления концепции организмизма получили в этих работах хорошее подтверждение, поскольку исследователи работали в антропогенно преобразованных лесах с упрощенным составом и структурой и четкими границами, возникшими в результате хозяйственной деятельности. Динамические представления в этой системе взглядов носили в достаточной степени формальный характер, в первую очередь в связи с отсутствием представлений о популяционных механизмах смен в сообществах.

2 этап: растительный покров рассматривается как топографический континуум распределений обилий видов по градиентам экологических факторов.

На этом этапе основные исследования были посвящены выяснению закономерностей организации растительного покрова, хотя некоторые авторы подчеркивали значимость полученных выводов для животного населения и для биогеоценотического покрова в целом (см. Уиттекер, 1980; Бигон и др., 1989).

Представления о континуальности растительного покрова (Раменский, 1971) возникли почти одновременно с представлениями об его дискретности, но они долго оставались нереализованными (Миркин, 1985; 1990). Однако, накопление сведений о составе, структуре и границах растительных сообществ, с одной стороны, крупные успехи экологии растений, развитие методов градиентного анализа и широкое распространение статистических методов, с другой стороны, привели к представлению о том, что коренным свойством растительности является ее континуальность.

На первых этапах формирования концепции иерархического континуума (Allen, Starr, 1982; O'Neil et all, 1986; Acker, 1990) представления о непрерывности растительного покрова основывались на экологической индивидуальности видов (концепция Раменского-Глизона, см. Миркин, Розенберг, 1983). В многочисленных работах 60-70-х годов было показано, что видовые популяции распределяются в пространстве соответственно градиенту факторов среды и что кривые толерантности довольно часто носят одновершинный характер (Раменский, 1935; Уиттекер, 1980). На этой основе были разработаны региональные экологические шкалы (Раменский и др., 1956; Ellenberg, 1974; Landolt, 1977; Цыганов, 1983) и методы ординации условно выделяемых скоплений видов (растительных сообществ) по градиентам факторов среды (Whittaker, 1967; Austin, Gaywood, 1994). Эти представления в настоящее время дополнены концепцией «ядро-саттелиты» (Collins et al., 1993), которая связывает характер распределения видов с их экологической валентностью и спецификой создаваемых микроусловий ("safe-sites" по Harper, 1977).

Одним из путей членения континуального растительного покрова стал эколого-флористический анализ растительности - выявление экологически сопряженных групп видов. В пределах этих групп выделяются диагностические виды как экологические маркеры пригодности местообитаний для успешного существования того или иного набора видов. На этой основе были разработаны принципы иерархического эколого-флористического членения растительного покрова и созданы региональные классификации растительности (Braun-Blanquet, 1964; Ellenberg, 1974; Миркин, Розеберг, 1983, Миркин, 1989; Korotkov et all., 1991).

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

Концепция иерархии популяционных узоров вобрала в себя практически все представления популяционной биологии и ключевые моменты фитоценологии (Whitteker, 1953; Whitteker, Levin, 1977; Forest Succession, 1981). Основа этих представлений - наличие в растительном покрове разноразмерных элементов, повторяющихся в пространстве и включенных друг в друга, что отражается в разном масштабе пространственного членения растительности (Allen, Starr, 1982; O'Neill et all, 1986; Acker, 1990; Collins et all, 1993) и ведет к поиску некоторых элементарных единиц растительности, поддерживающих такую иерархию (Василевич, 1983; van der Maarel et all, 1993; Смирнова и др., 1993). Популяционная биология послужила связующим звеном между представлениями биогеоценологии и фитоценологии о структуре сообществ, и синэкологии - об их функционировании (Смирнова, 1987; Ценопопуляции растений, 1988). Развитие демографических подходов в популяционной биологии растений перенесло акцент с экологической специфичности видов на биологические особенности пространственно-временной организации их популяций. При этом подчеркивалось, что положение каждого вида в сообществе определяется не только его экологической толерантностью, но и типом популяционного поведения, что нашло отражение в концепции биологической индивидуальности видов (Раменский, 1935) и типов стратегий (Работнов, 1975; Grime, 1979; Миркин, 1985; Смирнова, 1987; Ценопопуляции растений, 1988; Заугольнова, 1994). Одновременно, в популяционной биологии животных разрабатывались и продолжают разрабатываться представления о популяции как территориально целостной структурно-функциональной единице вида (Шварц, 1960, 1967; Наумов, 1970; Шилов, 1988).

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

С этой точки зрения биогеоценотический покров предлагается рассматривать как множество сосуществующих

элементарных популяционных единиц. Каждая такая единица, в свою очередь, состоит из множества особей одного вида, необходимого и достаточного для устойчивого потока поколений в минимально возможном пространстве. Эти элементарные популяционные единицы могут быть охарактеризованы следующими признаками: 1) временем жизни одного поколения (T); 2) минимальным пространством, необходимым для устойчивого потока поколений (S); 3) специфическим уровнем плотности (N). В демографии растений эти единицы получили название элементарных демографических единиц (ЭДЕ), в популяционной экологии животных подобные единицы были названы минимальными жизнеспособными популяциями (МЖП) (Жизнеспособность популяций, 1989; Заугольнова и др., 1992; Смирнова и др., 1993).

Представление об организующей роли потоков поколений в биогеоценотическом покрове подчеркивает единство структурно-функциональной организации систем ценотического уровня и подталкивает исследователей к более тесному сближению понятий "биогеоценоз" и "экосистема" (Реймерс, 1990).

Пространственная реализация потоков поколений приводит к формированию видоспецифичных популяционных узоров. Хорологическая и хронологическая континуальность биогеоценотического покрова связана с совмещением популяционных узоров разных видов, имеющих разные времена циклов оборота поколений и разные минимальные площади устойчивого самоподдержания популяций. Из-за различий этих параметров на конкретном участке территории формируется разномасштабная мозаика фито-, зоо- и микогенного происхождения, часто определяющая саму возможность поддержания видового разнообразия и создающая неоднородность биогенной среды.

Существенным достижением популяционной биологии (помимо представлений об ЭДЕ и МЖП), дающим возможность в какой-то степени разрешить диллему дискретности и континуальности живого покрова, является представление о разной ценотической (точнее, о разной ценозообразующей) роли популяций разных видов. Вначале эти представления возникли в фитоценологии и развиваются в этой науке до сих пор. Это представления о ведущих видах: об эдификаторах (Braun-Blauquet, Pavillard, 1926; Сукачев, 1936), о виолентах (Раменский, 1935), о средопреобразователях (Мирошниченко, 1975), о ключевых видах (key species) (The mosaic-cycle..., 1991). Затем эти же представления возникли в популяционной биологии в виде учения о стратегии жизни видов (Работнов, 1975; Grime, 1979; Уиттекер, 1980; Пианка, 1981; Миркин, 1985; Смирнова, 1987; Бигон и др., 1989). Обобщение этих представлений позволяет дать следующее определение ведущих видов. Средопреобразователь, эдификатор, К-стратег, key species - это вид (или группа видов), имеющий наиболее крупные и длительно существующие популяционные мозаики, включающие в цикл оборота поколений наибольшую порцию энергии и вещества и производящие наибольшие преобразования в экотопе в результате своей жизнедеятельности.

4 этап: биогеоценотический покров - это множество сочетаний популяционных мозаик видов, объединенных популяционными потоками средопреобразователей (ключевых видов).

Параллельно с развитием представлений о значимости популяционных узоров в организации биогеоценотического покрова формировались представления о мозаичности природных экосистем, возникающей как в процессе жизнедеятельности организмов разных трофических групп, так и вследствие особенностей экотопов, катастрофических природных и антропогенных воздействий. Наиболее концентрированным выражением роли мозаик в организации биогеоценотического покрова является мозаично-циклическая концепция организации экосистем, рассматриваемых в данном контексте как синоним биогеоценозов (The mosaic-cycle..., 1991). Суть ее заключается в следующем: устойчивое существование сообществ достигается за счет сопряженного развития биоценотических мозаик, имеющих разное пространственное и временное выражение. Оформление этих представлений - очередной этап развития концепции иерархического континуума.

В мозаично-циклической концепции организации экосистем популяционные представления в явном виде не присутствуют и в этом отношении она находится ближе всего к концепции парцеллярной организации биогеоценотического покрова (Сукачев, 1964; Дылис, 1978), правда менее разработанной. Однако, даже вне

популяционной парадигмы, концепция мозаично-циклической организации экосистем и особенно концепция gap-mosaics, послужившая для нее основой, широко применяются в мировой литературе при решении не только теоретических, но и прикладных задач использования природных ресурсов (Everett, Lehmkuhl, 1996).

Дальнейшее развитие концепции мозаично-циклической организации экосистем возможно путем введения в нее представлений популяционной биологии для познания механизмов взаимосвязи мозаик и их смен во времени и пространстве. Эти представления только начинают формироваться (Восточноевропейские..., 1994; Смирнова, Заугольнова, 1997).

С этих позиций биогеоценотический покров можно рассматривать как множество условно выделяемых единиц - биогеоценозов, представляющих собой совокупность совмещенных разноразмерных популяционных мозаик, объединенных наиболее крупными мозаиками основных средопреобразователей (ключевых видов - key-species). Континуальность биогеоценотического покрова связана с разноразмерностью популяционных мозаик, а относительная дискретность условно выделяемых единиц (биогеоценозов) обусловлена тем, что мозаики подчиненных видов могут иметь близкие экологические и пространственно-временные характеристики и проявляются как агрегации, включенные в мозаики средопреобразователей. В связи с тем, что в разных вариантах биогеоценотического покрова мозаики ключевых видов образуют растения, животные, грибы или представители других царств, невозможно выяснить механизмы устойчивого существования биогеоценозов и причин происходящих в них смен без анализа популяционной организации основных средообразователей (Смирнова и др., 1993). Размеры элементарных популяционных единиц средопреобразователей разных трофических групп могут отличаться на порядок (и более) величин. В связи с этим, в биогеоценотическом покрове целесообразно выделять ряды ценотических единиц, обусловленные иерархией мозаик ключевых видов.

Отсутствие представлений о собственных временах и площадях выявления популяционных мозаик ключевых видов было причиной широко распространенных ранее заключений о сокращении видового разнообразия в климаксовых сообществах. Так, на примере лесных территорий многие экологи (см. Уиттекер, 1980) отмечали, что по мере прохождения сукцессии видовое разнообразие растений (или растений и животных) сначала увеличивается, а затем падает. Анализ этих материалов показывает, что падение видового разнообразия, регистрируемое авторами, обычно совпадает с максимальным развитием взрослых растений первого поколения позднесукцессионных или климаксовых древесных видов (обычно теневыносливых или образующих сомкнутый затеняющий полог). Однако этот начальный этап восстановительных сукцессий еще не приводит к формированию устойчивых популяционных мозаик ключевых видов, определяющих возможность существования многих подчиненных видов. В связи с этим становится понятным так долго обсуждавшийся в лесной экологии парадокс падения видового разнообразия при достижении "климакса" (Andel, 1994).

Таким образом, насыщение мозаично-циклической концепции организации экосистем популяционными представлениями приводит к осознанию механизмов сукцессионных процессов в биогеоценотическом покрове. Однако дальнейшие шаги в этом направлении сдерживаются в связи с отсутствием детальных исследований популяционных мозаик средопреобразователей и выяснения особенностей их взаимодействия, а также их соотношений с экотопогенными мозаиками разного масштаба.

Концепцию мозаично-циклической организации экосистем можно рассматривать как теоретическую основу решения проблем сохранения таксономического и структурного биоразнообразия. Исходя из этой концепции, можно заключить, что устойчивое поддержание максимального биоразнообразия той или иной территории возможно, если в спонтанном режиме, последовательно сменяя друг друга во времени и пространстве, будут возникать местообитания (safe-sites) разного ранга, соответствующие экологическим потребностям наибольшего числа видов растений, животных и представителей других царств, способных обитать на данной территории.

1.1.2. Популяционная организация биогеоценотического покрова лесных территорий

Современное разнообразие биогеоценозов, их пространственная мозаика и направления смен, в значительной степени определяется длительной историей использования, существенно изменившей облик

природных ландшафтов за последние тысячелетия (Lepart, Debusshe, 1992; Восточноевропейские..., 1994). Одни средопреобразователи были полностью уничтожены, и подчиненные виды, существовавшие ранее благодаря наличию их популяционных мозаик, частично встроились в антропогенно регулируемые сообщества. Другие средопреобразователи существуют в настоящее время или благодаря только антропогенному поддержанию их популяционных потоков, или вследствие сочетания антропогенных и природных механизмов поддержания популяций.

Сильно трансформированное состояние многих современных ландшафтов и образующих их биогеоценозов скрывает многие черты ненарушенных лесов, а потому существует необходимость реконструировать их исходный облик. Глубина ретроспективы должна быть такова, чтобы понять, какие естественные мозаики средопреобразователей вмещали популяционные мозаики подчиненных видов, поддерживаемые сейчас только антропогенно. В качестве примера успешно выполненной реконструкции можно привести степные биогеоценозы, для которых показана связь популяционных мозаик многих растений с популяционными мозаиками диких копытных и роющих позвоночных (Гиляров, 1951; Абатуров, 1979, 1986) Это положение в полной мере относится и к восточноевропейским лесным ландшафтам, где большая часть светолюбивых видов существует в настоящее время в антропогенно поддерживаемых сообществах (Восточноевропейские ..., 1994; Popaduyk et all, 1995; Smirnova et all, 1995; Смирнова и др., 1997).

Возможность реконструкции исходного облика лесных ландшафтов определяется степенью изученности популяционных мозаик основных средопреобразователей. Ниже рассматриваются основные подходы к реконструкции популяционных мозаик средопреобразователей разных трофических групп и некоторых подчиненных видов лесного покрова.

В связи с большей степенью изученности мозаик автотрофов в данном разделе рассмотрены лишь наиболее общие их характеристики и приведены основные сводки по этому вопросу. Более подробно обсуждаются мозаики гетеротрофов, поскольку обобщающих работ по мозаикам гетеротрофов в настоящее время не имеется.

1.1.3. Мозаики автотрофов (фитогенные популяционные мозаики)

Анализируя популяционные мозаики обитателей лесных территорий, многие исследователи рассматривают леса как экосистемы детритного типа, в которых основными средопреобразователями являются виды деревьев (Одум, 1975; Bormann, Likens, 1979; The mosaik cycle..., 1991). Однако представления о средопреобразующей роли популяционных мозаик древесных видов оказываются весьма результативными лишь в тех случаях, когда все нелесные сообщества в пределах лесных зон рассматриваются как автономные образования.

Как уже отмечалось, при разработке концепции мозаично-циклической организации экосистем в качестве основы использовалась "gap mosaics concept" (концепция мозаики окон возобновления). Она возникла при исследовании лесов, не испытывавших воздействий, нарушающих естественную смену поколений древесных видов, т.е. развивающихся в спонтанном режиме (Watt, 1925; Ричардс, 1961; Вальтер, 1968; Дыренков и др, 1970; Aubreville, 1971; Колесников, 1974; Дылис, 1978; Дыренков, 1984; Турков, 1985). Такие леса многими исследователями относятся к климаксовым (девственным, ненарушенным). Подробный обзор "gap mosaics concept" проведен в ряде работ (Tropical Trees..., 1978; The ecology of natural disturbance..., 1985; Коротков, 1991; Восточноевропейские..., 1994). Ниже изложены основные положения этой концепции.

Вне зависимости от географического положения и флористического состава естественные (климаксовые) леса представляют множество несинхронноразвивающихся элементов мозаично-ярусной структуры. Эти элементы выделяются по скоплениям согласованно развивающихся особей (популяционным локусам) древесных видов. Популяционные локусы формируются в естественных лесах после эндогенных нарушений (естественная смерть старых деревьев, локальные повреждения древесных видов животными, грибами и др.), приводящих к образованию прорывов (gaps, «окон») в сплошном пологе леса.

Ведущее значение в поддержании мозаичности естественных лесов имеет онтогенез древесных видов-

эдификаторов, включающий стадии молодости, зрелости, старения и смерти. Размеры прорывов в пологе леса (gaps) определяют видовой состав успешно возобновляющихся древесных видов и их количественные сочетания, а также популяционную мозаику видов подчиненных синузий автотрофов и в некоторой степени - гетеротрофов. Устойчивое существование лесного массива возможно лишь при наличии элементов мозаично-ярусной структуры, находящихся на разных стадиях развития.

Концепция дискретного описания онтогенеза, предложенная Т.А. Работновым (1950) и развитая А.А.Урановым (1975) и его учениками (Ценопопуляции растений, 1976; 1977; 1988; Gatzuk et al., 1980; Диагнозы и ключи возрастных состояний..., 1987; 1989; Plant population ecology, 1988; Восточноевропейские..., 1994) составила необходимую основу для прогнозирования развития популяционных мозаик растений разной ценотической значимости и, в первую очередь, основных средопреобразователей - древесных видов. Детальные исследования популяционной биологии древесных видов позволили количественно оценить не только минимальные площади, на которых полностью реализуются потоки поколений, но и размеры площадей популяционных локусов молодых (имматурных, виргинильных) и взрослых (генеративных) деревьев, характеризующих успешное прохождение той или иной стадии. Так, в восточноевропейских широколиственных лесах (Восточноевропейские..., 1994) ни у одного вида деревьев не возможен переход молодых особей к плодоношению в малых окнах площадью до 200 м^2, соизмеримых с проекциями крон 1-2 деревьев. Даже наиболее теневыносливые из них (*Fagus sylvatica, Acer campestre*), поселяясь в таких окнах, длительно задерживаются в прегенеративном состоянии. Полный онтогенез теневыносливых деревьев (*Fagus sylvatica*, виды рода *Acer, Tilia cordata*) возможен в окнах среднего размера (200-600 м^2), а светолюбивых (*Quercus robur, Fraxinus excelsior, Betula pendula, Populus tremula*) - только в больших окнах размером не менее 1500-2500 м^2. Вместе со светолюбивыми видами в больших окнах все онтогенетические этапы могут пройти и менее требовательные к свету виды, поэтому формирующиеся в них микрогруппировки деревьев, как правило, полидоминантны. Большое разнообразие экологических условий в окнах больших размеров определяет возможность одновременного существования и развития видов разной экологии и разных типов стратегий. В окнах более 2500 м^2 условия лесной среды заметно различаются в разных их частях. Такие окна чаще всего возникают в результате экзогенных по отношению к популяционной жизни деревьев воздействий.

Продолжительность периодически повторяющихся циклов развития окон соизмерима с длительностью онтогенеза наиболее крупного по размерам и самого долговечного средопреобразователя: дуба черешчатого в восточноевропейских широколиственных лесах (Чистякова, 1986; 1987; 1991; Восточноевропейские..., 1994), ели европейской или сибирской - в восточноевропейских хвойно-широколиственных лесах (см. Главы 4, 7) и др.

Поскольку нормальное развитие и молодых, и старых деревьев происходит только в окнах (gaps), то к важнейшим параметрам, характеризующим структуру и динамику естественных мозаичных лесов, относятся: пространственное распределение окон (gaps), частота их появления (число окон, образующихся в единицу времени), площади и размеры окон, возникающих в результате нарушений, время оборота окон и др.

Более мелким элементом фитогенной мозаики в лесах со спонтанным оборотом поколений древесных видов выступает мозаика ветровально-почвенных комплексов (Whitteker, Lewin, 1977; Hartshorn, 1978; Карпачевский, Строганова, 1981; Скворцова и др., 1983; Brokaw, 1985; 1989; Schaetzl et al., 1989 a,b; Коротков, 1992; Васенов, Таргульян, 1995). В результате падения взрослого или старого дерева, сопровождающегося выворотом корневой системы, возникают несколько новых микроместообитаний (microsites). Обычно это вывальная яма, вывальный бугор и ствол (валежина), иногда как отдельное микроместообитание выделяют место падения кроны.

Микроместообитания, возникающие в результате вывалов крупных деревьев, усиливают дифференциацию почвенного покрова (Скворцова и др., 1983; Восточноевропейские..., 1994; Васенов, Таргульян, 1995 и др.) и определяют возможность успешного сосуществования в сообществах видов разных эколого-ценотических групп: неморальных и нитрофильных в широколиственных лесах (см. Главу 2), бореальных, неморальных, нитрофильных и высокотравных в хвойно-широколиственных лесах (см. Главу 7) и т.п.

Исследования популяционных мозаик как средопреобразователей (деревьев), так и подчиненных видов (кустарников и трав) привели к представлениям, что разновозрастный многовидовой фитоценоз функционирует как система мозаичных сукцессий разного ранга. Однако следует подчеркнуть, что разнообразие фитогенных мозаик лесных растений разных размеров и длительности жизни объединяется ходом онтогенеза одного или нескольких средопреобразователей (эдификаторов). Наличие постоянно протекающих смен в спонтанно развивающемся лесном сообществе значительно повышает общее разнообразие видов вследствие увеличения разнообразия микросайтов.

Исследование и реконструкция фитогенных мозаик позволяет более обоснованно подойти к вопросам определения площади выявления фитоценоза и оценки его сукцессионного статуса. В климаксовом состоянии площадь выявления фитоценоза может быть рассчитана, исходя из эндогенно обусловленных размеров популяционных мозаик ключевых видов (Смирнова и др., 1990; Восточноевропейские..., 1994). Природные катастрофы и деятельность человека существенно изменяют размеры и характер эндогенно обусловленных климаксовых мозаик. В настоящее время элементы антропогенных мозаик в лесных ландшафтах значительно крупнее, чем элементы эндогенных мозаик в климаксе, поскольку вырубка, выпас, распашка и пр. занимают пространства, превосходящие по площади крупные популяционные мозаики. Некоторые примеры различий фитогенных и послерубочных мозаик приведены в книге "Восточноевропейские широколиственные леса" (1994).

Рассмотренные элементы мозаики, возникающие в результате жизни и смерти крупных растений (деревьев и кустарников), т.е. окна разных размеров и возраста, а также элементы ветровально-почвенных комплексов, оказывают существенное влияние на жизнь гетеротрофов (Симкин, 1974; Falinski, 1978; Thompson, Willson, 1978; Levey, 1988; Schaetzl et all, 1989a,b; Schowalter, 1985; 1989). Изменение ресурсов в сукцессионной мозаике окон (Sprugel, 1985; Vitousek, Denslow, 1986; Mladenoff, 1987) сказывается на распределении птиц и других животных по мозаикам разного ранга (Фридман, 1995), включая разные структурные элементы кроны дерева (Хлебосолов, 1995), на стратификации животного населения в окнах и в сомкнутом пологе (Даймонд, 1983; Фостер, 1983).

1.1.4. Мозаики гетеротрофов (зоогенные и микогенные популяционные мозаики)

Несмотря на крупные достижения "gap mosaics concept", выше рассмотренных представлений о фитогенных мозаиках оказалось недостаточно для реконструкции биогеоценотического покрова лесных территорий в целом. В рамках "gap mosaics concept" гетеротрофы рассматривались как пассивная часть биогеоценоза, использующая фитогенные мозаики, но активно не создающая собственные мозаики, особенно эдификаторного типа. В то же время рассмотрение биогеоценотического покрова как множества популяционных мозаик видов разных трофических групп заставляет заново пересмотреть представления о лесах как экосистемах, где эдификаторная функция принадлежит исключительно деревьям.

Необходимость пересмотра основных положений становится очевидной, если встают задачи оценки возможностей сохранения биоразнообразия не только собственно лесных сообществ, но лесных ландшафтов в целом (включая нелесные сообщества) как на заповедных, так и хозяйственно используемых территориях. Так, анализ изменения флористического разнообразия лесных заповедников европейской России показал, что введение заповедного режима приводит к повсеместной инвазии лесных видов, а аборигенная светолюбивая флора открытых местообитаний (луговая, опушечная и т.п.), в настоящее время поддерживаемая только антропогенным использованием, исчезает при заповедании (см. Главу 2).

В связи с этим, актуальной является реконструкция природных мозаик гетеротрофов, ответственных за поддержание светолюбивой флоры и фауны подчиненных видов в доагрикультурный период. Анализ литературы показывает, что в течение большей части голоцена в европейских лесах умеренного пояса наиболее крупные мозаики создавались (и отчасти могут быть обнаружены в настоящее время) двумя группами животных: крупными копытными (тарпаны, туры, зубры и др.), а также бобрами.

Мозаики зубров

Поскольку в восточноевропейских лесах крупные фитофаги почти полностью уничтожены (Кириков, 1960; 1979; Цалкин, 1961; Алексеева, 1977 и др.) возможна только реконструкция их ареалов (по археологическим и палеозоологическим данным) и популяционных мозаик (по результатам реинтродукции в отдельных заповедниках лесной зоны). В настоящее время наиболее полная информации собрана о зубре (*Bison bonasus L.*). В позднем голоцене ареал зубра охватывал западную, центральную и восточную Европу и Кавказ. На севере восточной Европы ареал его доходил до Балтийского моря, на юге - до Черного и Азовского морей (Кириков, 1960; Гептнер и др., 1961; Соколов, Темботов, 1993). До XVI-XVIII веков зубры были обычными обитателями лиственных лесов от Прибалтики до Кавказа и во множестве уничтожались во время охот. История уничтожения и реинтродукции этого вида подробно изучена (Рудзский, 1898; Кулагин, 1918; Башкиров, 1940; Заблоцкий, 1948; 1960; Корочкина, 1958; Кириков, 1960; Зубр, 1979; Krasinski, Bunevich, Krasinska, 1994), что делает достаточно обоснованным заключение о повсеместном распространении этого мощного средопреобразователя в лесах умеренного пояса и о его первостепенном значении в создании крупных мозаик в лесных ландшафтах.

Для создания зоогенных мозаик наиболее значимыми являются следующие поведенческие особенности этих стадных животных: привычки следовать друг за другом, валяться на земле, уплотнять почву в местах отдыха, чесаться об одни и те же деревья, что, в сочетании с большим весом, приводят к заметному изменению почвы и растительности мест обитания. Пространственный консерватизм этих животных (Калугин, 1958; Корочкина, 1973), в частности, постоянство мест отдыха и путей перемещения стад, приводит к набиванию троп, последние соединяют наиболее часто посещаемые места, а также участки, используемые в отдельные сезоны. Хорошо набитые тропы ведут к регулярно посещаемым солонцам. Лес служит зубрам местом пастьбы, укрытия и отдыха. После кормежки зубры ложатся или стоят под деревьями, переступая ногами они выбивают почву, образуя "стойла" - места абсолютно лишенные растительности. Летом они устраивают лежки в тени или в хорошо продуваемом возвышенном месте. Для мест обитания зубров весьма характерно наличие участков, где они валяются и утрамбовывают почву. Такие места ("каталки") обычно располагаются на склонах и лишены растительности. Если места "каталок" располагаются на песчаных субстратах, то довольно быстро начинается эрозия почв (Зубр, 1979; Соколов, Темботов, 1993).

Как показывают опыты по реинтродукции зубров в разных частях ареала широколиственных и хвойно-широколиственных лесов (заповедники: Беловежская пуща, Хоперский, Приокско-террасный, Центральнокавказский), в местах стоянок этих стадных животных, на водопоях и тропах, вследствие уничтожения древесной растительности (Корочкина, 1969, 1971, 1972, 1974; Киселева, 1974) возникают сообщества с доминированием лугово-опушечных и лугово-степных видов. Размеры таких зоогенных полян 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. Одновременно повреждение крупных деревьев и использование подроста в качестве корма вызывает гибель деревьев и кустарников. Появляются крупные прогалины в лесах, которые соединяются широкими тропами к местам водопоя и к кормовым участкам (Буневич, 1977; Буневич, Кочко, 1988).

Таким образом, постоянное присутствие зубров в лесных ландшафтах определяло в доагрикультурный период принципиально иную структуру биогеоценотического покрова лесных территорий: собственно лесные участки со свойственной им мозаикой окон возобновления, ВПК и пр. чередовались с зоогенными полянами и экотонными сообществами. Каналами миграции для светолюбивой флоры и фауны служили тропы этих животных.

Рассматривая восточноевропейскую часть ареала зубра, В.Г.Гептнер с соавторами (1961) отмечает, что нормальной обстановкой жизни этого зверя до того, как он был вытеснен человеком, были разреженные лиственные леса с полянами и открытыми пространствами, лесостепь и степь с уремными и водораздельными лесами. В дополнение к этим сведениям, следует подчеркнуть, что все упомянутые ранее

работы свидетельствуют об активной роли зубров и подобных им крупных средопреобразователей (туров, тарпанов) в создании открытых участков в пределах лесного (в широком смысле, включая лесостепь) пояса.

В рационе зубров травяной корм преобладает над древесным (Заблоцкая, 1957; Калугин, 1958; Александров, 1958; Александров, Голгофская, 1965; Корочкина, 1969; 1971; 1972; Жесткова, 1988; Казьмин, Смирнов, 1992). Среди трав в кормовом рационе зубров господствуют луговые виды, а среди них: злаки, сложноцветные и бобовые. Анализ списков кормовых растений зубров из "Беловежской пущи" и Приокско-террасного заповедника (Корочкина, 1969; 1971; Заблоцкая, 1957) и сравнение их с современной флорой луговых сенокосных полян и пастбищ домашних животных выявил их значительное экологическое и эколого-ценотическое сходство (Смирнова и др., 1994; 1997).

Данные о размерах площадей, необходимых для устойчивого существования наименьших популяционных единиц этого вида, сильно варьируют. Так, по данным разных авторов в равнинных условиях стадо зубров, включающее от 5 до 15 особей, имеет стационарный участок от 500 до 1 000 га , в то же время отдельные особи кочуют на большие расстояния - несколько десятков километров. Предварительные вычисления показывают, что площадь выявления элементарных популяционных единиц этого вида в восточноевропейских лесах и на Кавказе значительно превышает площадь выявления ЭДЕ крупных деревьев и составляет десятки - сотни км^2 (Зубр, 1979; Корочкина, 1973; 1974; Корочкина, Кочко, 1983; Вейнберг, 1986; Жесткова, 1988).

Места обитания зубров охватывают разные элементы катен: от мест стоянок на хорошо прогреваемых водоразделах и верхних частей склонов до водопойных приречных полян. Кочевки зубров в течение дня по протяженности могут составлять несколько километров. В результате лес пронизывается сетью дорог и полян, которые служат каналами миграции луговой и опушечной флоры и фауны. Сходное распространение и близкие кормовые предпочтения, видимо, были свойственны и другим крупным стадным фитофагам, в первую очередь турам, тарпанам.

Полное истребление зубров и других мощных фитофагов - средопреобразователей привело к очень серьезным биогеоценотическим последствиям в Восточной Европе. К XVI-XIX векам в лесных ландшафтах исчезли крупные зоогенные мозаики; древесная растительность теневого типа начала доминировать в одних местах, а светолюбивая флора и фауна (включая многих беспозвоночных) были вытеснены на другие - антропогенно созданные местообитания: опушки, сенокосы, пастбища, обочины дорог и пр. В результате некогда единый биогеоценотический покров лесных территорий распался на фрагменты (лесные, луговые и пр. сообщества), которые в настоящее время практически всеми исследователями рассматриваются как самостоятельные образования биогеоценотического уровня.

Сохранившиеся в настоящее время в лесах копытные (лоси, косули, олени и пр.), в связи с меньшими размерами и предпочтением древесных кормов, не выступают такими мощными средопреобразователями как зубры и подобные им виды (Пучков, 1991; 1992; 1993), хотя и они вносят в древесный полог определенную мозаичность (Динесман, 1961; Бородин, Потапов, 1986; Гусев, 1983; 1984; 1988).

В современных лесах один из массовых видов копытных - кабан - образует небольшие (размером несколько м^2), но многочисленные мозаики: лежки, порои и тропы, которые сильно изменяют видовой состав трав и уменьшают численность почвенных беспозвоночных. Наиболее активно уничтожаются кабанами разные виды дождевых червей (Любченко, 1973; Гусев, 1988).

Анализ литературы, посвященной средопреобразующей деятельности сохранившихся до настоящего времени копытных (Средообразующая деятельость..., 1970; Млекопитающие в наземных..., 1985; Растительноядные животные..., 1986; Экологическая оценка..., 1987; Экология, морфология..., 1989 и др.), позволяет выделить практически непрерывные размерные ряды зоогенных мозаик. Однако, мозаики копытных обитателей современных лесов малы, по сравнению с таковыми у зубров (и подобных им средопреобразователей), и не способны обеспечивать благоприятные условия для произрастания

большинства видов светолюбивой флоры. Отсутствие природных механизмов поддержания светолюбивой флоры в преобразованных лесах (особенно широколиственных) приводит к тому, что многие лесные заповедники, организованные с целью сохранения биоразнообразия, теряют значительную часть флоры быстрее, чем территории с традиционным природопользованием.

Мозаики бобров

Видимо самым мощным средопреобразователем в европейских и азиатских доисторических лесах был бобр (*Castor fiber L.*). Анализ литературы показывает, что виды этого рода были наиболее мощными средопреобразователями в умеренных лесах Америки (Naiman et all., 1994) и большей части Евразии. Ареал этого вида в позднем голоцене на севере Восточной Европы доходил до Белого и Балтийского моря, на юге - до Черного и Азовского морей.

На отдельных участках в лесных областях Восточной Европы бобры сохранялись (Скалон, 1951; Данилов, 1970; Дьяков, 1975; Лавров, 1981; Дежкин и др., 1986) на протяжении последнего тысячелетия, а в середине XX века они были реинтродуцированы на большой части доисторического ареала. Средопреобразующая деятельность этих животных так велика, что места их массового обитания получили название «бобровый ландшафт». Из всех средопреобразующих воздействий бобров наибольшее значение имеет мелиоративная активность. Их плотины на ручьях и малых реках существенно преобразуют гидрологический режим территории, где они живут (Данилов, 1970). Жизнедеятельность бобров обусловливает появление и длительное существование, в пределах лесных массивов, низинных болот. Особый режим береговой полосы формируется вдоль рек и ручьев, где бобры валят деревья в первую очередь. До 80 % бобровых погрызов обычно сосредоточено в 10-метровой полосе от уреза воды. Кроме того, на высокой части берега они формируют прирусловые поляны размером примерно 25х300 м. Здесь растительность остепняется, на ней начинают преобладать лугово-опушечные виды трав (Дворникова, Коробейникова, 1983).

Вследствие избирательной поедаемости кормов изменяется соотношение древесных видов на освоенной бобрами территории (Барабаш-Никифоров, 1950; Воронин, 1970; Данилов, 1970; Дежкин, 1970; Феклистов, 1984; Каньшиев, 1986, 1987). Довольно часто берега, подрытые ходами бобров, оседают и проваливаются, образуя сплавины, русло реки делится на протоки. Все это отражается на жизни растений и животного населения. Каналы, вырытые бобрами, и их дорожки на воде используются как транспортные магистрали сухопутными, околоводными и водными животными. Бобровые пруды во время засухи служат водопоями для птиц и зверей. Поляны с поваленными деревьями 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 на водоразделах - полезные компоненты ландшафта - обеспечивают отличные условия для нереста рыб и земноводных (Балодис, 1990). Домики (хатки) и многочисленные ходы и норы бобров используются как постоянное жилье или временное убежище от врагов и неблагоприятных условий множеством других животных. Обычные обитатели покинутых бобрами нор, ходов и хаток - землеройка, выхухоль, норка, кутора, гадюка, веретеница, лесной хорек, медянка, болотная черепаха, комары (Барабаш-Никифоров, 1950; Дежкин и др., 1970).

Детально роль бобров в создании мозаик растений разного масштаба и в организации сукцессионных процессов в растительном покрове малых рек рассмотрена в Главе 4.

Мозаики листо- и хвоегрызущих насекомых и грибов

Другой крупной группой видов, ответственной за организацию мозаик в лесах, являются хвое- и листогрызущие насекомые. Так, при массовых вспышках численности зеленой дубовой листовертки (*Tortrix viridana L.*) в широколиственных лесах деревья подвергаются столь сильным повреждениям, что это отражается на

изменении абиотического режима и на продукционных процессах. Недаром считается, что очаги вспышек - это особые случаи функционирования биоценозов, имеющие последствия на уровне групп урочищ (или мезогеохор) (Домников, 1979а,б). Консортами *Quercus robur* в пределах европейской части России является около 100 видов насекомых. Естественно, что растения должны были адаптироваться к ним. Действительно, несмотря на то, что огромная фитомасса листьев (иногда до 100%) съедается насекомыми, оказывается, что действие листогрызов, во-первых, относительно кратковременно, во-вторых, начиная с того момента, когда отторгается 20% зеленой фитомассы и более, деятельность этих листогрызов стимулирует вторичную вегетацию растений, причем прирост биомассы листьев идет пропорционально ее потерям (Домников, 1979б). Так, несмотря на то, что «вредность» листогрызущих насекомых очевидна, их подлинная роль в ценозах еще не оценена.

Таблица 1.1. Примеры фито- и зоогенных мозаик в восточноевропейских широколиственных лесах

Examples of the plant and animal mosaics in the East-European broadleaved forests

варианты мозаик	размеры мозаик	время существования мозаик	изменения экотопа	диагносцирующие группы растений
			организменный уровень	
кротовины	дц кв.	годы	почвенные пертурбации, улучшение аэрации и влагоемкости почв	сорные одно-, малолетники
"лежки" кабанов	м кв.	годы	уплотнение почв, ухудшение аэрации, уменьшение влагоемкости	дерновинные травы
элемент ВПК: бугры	м кв.	десятки -сотни лет	вынос иллювиального горизонта, почв улучшение аэрации и влагоемкости	сорные одно-, малолетники, всходы деревьев и кустарников рудеральной стратегии
элемент ВПК: ямы	м кв.	десятки -сотни лет	ухудшение аэрации, уменьшение влагоемкости, развитие оглеения	мезогигрофитные травы
элемент ВПК: валеж	десятки м кв.	сотни лет	появление нового хорошо гумусированного, влагоемкого субстрата	всходы деревьев, кустарников трав рудеральной стратегии
стойла зубров	сотни м кв.	десятки лет	уплотнение почв, ухудшение аэрации, уменьшение влагоемкости	дерновинные травы
"каталки" зубров	тысячи м кв.	десятки лет	уплотнение почв, ухудшение аэрации, уменьшение влагоемкости	семенные и вегетативные одно-, малолетники
			популяционный уровень	
окна распада древостоя	сотни - тысячи м кв.	десятки - сотни лет	обогащение почвы опадом, увеличение влажности, повышение температуры почвы и воздуха	светолюбивые нитрофильные травы, подрост деревьев и кустарников
стоянки стад зубров	тысячи м кв.	десятки лет	уплотнение почв, ухудшение аэрации, уменьшение влагоемкости	дерновинные травы и травы с прижатыми побегами
бобровые поляны	сотни м кв.	десятки лет	уменьшение древесного опада, увеличение влажности, повышение температуры почвы и воздуха	светолюбивые мезоксерофитные травы
бобровые водоемы	тысячи-дес.тыс.м кв.	десятки - сотни лет	развитие застойного увлажнения, оглеение, ухудшение аэрации	гигро- и гидрофитные травы
очаги листогрызущих насекомых	сотни - тысячи м	десятки - сотни лет	обогащение почвы азотом, улучшение аэрации, увеличение влажности, повышение температуры почвы и воздуха	светолюбивые нитрофильные травы

Зоогенная дефолиация и последующее изменение режима и интенсивности биогеоценотических процессов проявляются в изменении состава, ритма развития, продуктивности травяного покрова (Злотин 1970а,б; 1986). В результате в окнах, возникающих в результате дефолиации, возрастает видовое разнообразие в основном за счет светолюбивых и нитрофильных видов, изменяется состав содоминантов (Средообразующая деятельность..., 1970).

В связи с большой нарушенностью современных лесов достоточно трудно оценить размеры мозаик листо- и хвоегрызущих насекомых в доисторических лесах. Вероятно, их размеры были сравнимы с

размерами окон, возникающих вследствие естественной смерти старых деревьев. Локальное размножение листогрызущих видов само служило причиной образования окон. В нарушенных лесах с выровненной структурой верхнего полога размеры мозаик, возникающих в результате размножения насекомых, в первую очередь, определяются размерами антропогенно преобразованных участков леса.

Мозаику, подобную рассмотренной ранее, образуют древоразрушающие грибы (Стороженко, 1992). Исследования на Среднем Урале (заказник Сабарский) позволили получить данные о размерах и роли грибных мозаик в спонтанном развитии разновозрастных хвойно-широколиственных лесов. Здесь основными возбудителями корневых гнилей являются опенок осенний (*Armillariella mellea (Vahl.: Fr.) Kumm.*) и корневая губка (*Heterobasidion annosum (Fr.) Bref.*), образующие комплексные очаги совместно со стволовыми насекомыми-ксилофагами. В результате, в массивах разновозрастных хвойно-широколиственных лесов можно наблюдать достаточно сложную мозаику пятен, сопоставимых по размерам с окнами возобновления, и интерпретируемых как различные стадии развития и угасания очагов возбудителей корневых гнилей (см. Главу 7 настоящего сборника).

Мозаики мелких роющих позвоночных

Среди еще не рассмотренных видов большое значение в образовании мозаик в лесах имеют роющие животные (Абатуров, 1966, 1968, 1973). Выделяются следующие формы воздействия роющих животных на почвы: норы разрыхляют почвы, улучшают аэрацию, способствуют более глубокому увлажнению, защищают почвенную влагу от непродуктивного испарения, осуществляют вынос на поверхность материалов глубинных горизонтов. Деятельность их в какой-то степени можно сопоставлять с образованием вывалов. В качестве примеров приведем некоторые проявления средопреобразующей деятельности кротов (*Talpa europea L.*) и барсуков (*Meles meles L.*): изменение микрорельефа, увеличение площади соприкосновения почвы с воздухом, появление обнаженных пятен грунта (Абатуров, 1966, 1968; Пахомов и др., 1987). Несмотря на небольшие размеры пороев, они способствуют приживанию подроста некоторых деревьев, кустарников и проникновению в сомкнутый покров лугово-опушечных видов (Наумов,1955). Наличие разных микроместообитаний, связанных с жизнедеятельностью этих животных, приводит к развитию на них не только обычных для данного биотопа лесных растений, но и рудеральных и зоохорных видов (Бородин, 1983).

1.1.5. Заключение

Концепция популяционной организации биогеценотического покрова позволяет заново подойти к решению наиболее существенных теоретических и практических вопросов биогеоценологии (экологии экосистем).

На основании исследований популяционной биологии основных средопреобразователей (или их биологических аналогов) становится возможным реконструировать исходную (потенциальную) структуру биогеоценотического покрова любых территорий.

Представление биогеоценотического покрова как разномасштабной, иерархически структурированной мозаики популяционно-видовых сочетаний привело к уточнению представлений о климаксе и сукцессиях. Климаксовое сообщество рассматривается как множество мозаик ключевых видов и связанных с ними мозаик подчиненных видов, циклически развивающихся в спонтанном режиме. Сильные экзогенные воздействия (антропогенные или природные катастрофы), уничтожая отдельные элементы мозаик (или мозаику в целом), разрывают циклы оборотов поколений ключевых видов и, до восстановления естественной мозаки, развитие становится однонаправленным - сукцессионным. Представления о популяционной организации биогеоценозов и количественная оценка популяционных параметров основных ценозообразователей даст возможность реконструировать потенциальную структуру биоценотического покрова модельных территорий, количественно оценить степень нарушенности

конкретных сообществ и их комплексов и упорядочить существующие сукцессионные системы.

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

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

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

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

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

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

1.2.1. Реконструкция биогеоценотического покрова доагрикультурного облика

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