

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ЦЕНТР ПО ПРОБЛЕМАМ ЭКОЛОГИИ
И ПРОДУКТИВНОСТИ ЛЕСОВ

МОНИТОРИНГ БИОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ЛЕСОВ РОССИИ

Методология и методы



МОСКВА НАУКА 2008

УДК 581
ББК 28.5
М77

Ответственный редактор
академик *А.С. Исаев*

Рецензенты:

доктор биологических наук *Д.Г. Замолодчиков*,
член-корреспондент РАН *Л.П. Рысин*

Мониторинг биологического разнообразия лесов России: методология и методы /
[Отв. ред. А.С. Исаев] ; Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов
РАН. – М. : Наука, 2008. – 453 с. – ISBN 978-5-02-035751-8.

В книге представлена методологическая основа мониторинга биоразнообразия бореальных лесов России. Она базируется на концептуальном подходе мониторинга биоразнообразия с учетом пространственно-временной динамики лесообразовательного процесса и современного состояния лесов. Представлены оптимальные оценочные процедуры биоразнообразия лесных экосистем, даны результаты инвентаризации их зонального типологического разнообразия. Изложены принципы организации и тематическое содержание ГИС-мониторинга.

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

По сети “Академкнига”

ISBN 978-5-02-035751-8

© Центр по проблемам экологии
и продуктивности лесов
Российской академии наук, 2008
© Редакционно-издательское
оформление. Издательство “Наука”.
2008

В принципе такая типологическая матрица может создаваться для любой территории. Однако оптимальным вариантом надо считать на начальном этапе формирование матриц для каждой ботанико-географической зоны в пределах таких крупных территориальных единиц, какими являются сектора, выделяемые для всей территории России.

Предложенная схема позволяет выявить специфику типологического разнообразия лесов в составе растительного покрова территорий, различающихся по размеру и географическому положению, а также интерпретировать типологическое разнообразие, как с позиций восстановительной динамики лесов, так и в связи с неоднородностью экологических режимов. Вместе с тем, они могут служить объектами дистанционного зондирования, как наиболее удобного и объективного метода мониторинга.

* * *

В результате критического обзора литературы показано, что ни одна из существующих в настоящее время классификационных систем не может полностью удовлетворить все запросы, возникающие при учете типологического разнообразия лесов и особенно при использовании полученных единиц на практике. Однако, каждая из систем, как доминантная, так и эколого-флористическая имеют свои положительные стороны, которые могут быть учтены при формировании унифицированной классификационной системы лесов.

На основе традиций российской фитоценологии и лесоведения, а также анализа богатого фактического материала предложена и обоснована унифицированная классификационная схема лесной растительности. *Она базируется на доминантном подходе, дополненном эколого-ценотическим и флористическим анализом, и реализована на примере лесов Европейской России.* Эта система включает шесть уровней иерархии: тип растительности—подтип—класс—секция—подсекция—группа типов леса—тип леса. *Такая структура позволяет в достаточно компактном виде представить все типологическое разнообразие лесов для территорий разного масштаба, формировать упорядоченные базы данных и проводить сопоставление выделенных единиц с единицами различных классификационных систем.*

Важным аспектом использования этой системы единиц является возможность характеристики различных элементов лесного покрова на основе аэрокосмических методов учета с последующей идентификацией флористического разнообразия на основе систематизированного материала в рамках предлагаемой классификационной схемы.

3.2. СТРУКТУРНО-ДИНАМИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Мониторинг биоразнообразия лесного покрова предполагает оценку сукцессионного состояния экосистем и составление прогнозов их развития до достижения устойчивого (климаксового) состояния. Оценка естественных и антропогенно обусловленных процессов изменения биоразнообразия должна основываться на теоретических представлениях о механизмах динамических процессов в экосистемах.

Современные представления о динамически равновесном (стабильном, климаксном) состоянии лесных экосистем аккумулярованы в концепции мозаики окон возобновления («gap mosaic concept») и в ее модификации с популяционных позиций. Эта концепция возникла при исследовании лесов, которые развивались в спонтанном режиме в течение жизни более чем одного поколения деревьев разных видов. В таких лесах отсутствуют видимые следы природных катастроф или антропогенных воздействий, таких как рубки, распахивание, выжигание, ураганы, извержения вулканов и пр., нарушающих естественную смену поколений древесных видов. Подробный обзор «gap mosaic concept» проведен в ряде работ (Watt, 1925, 1947; Aubreville, 1971; Brokaw, 1985; Brokaw, Scheiner, 1989; Коротков, 1991; The mosaic-cycle..., 1991; Восточноевропейские широколиственные леса, 1994; Восточноевропейские леса..., 2004).

3.2.1. Основные положения «gap mosaic concept»

Вне зависимости от географического положения и флористического состава лесные экосистемы, существующие в спонтанном режиме, состоят из множества асинхронно развивающихся элементов мозаично-ярусной структуры: прорывов в пологе древостоя, получивших название в английской литературе «gap» – дыра, прорыв или, в русской литературе, «окно». Эти прорывы возникают в пологе древостоя в результате смерти одного или небольшой группы крупных деревьев от старости или болезней. Поскольку большинство авторов рассматривают процессы развития в «gaps» или в «окнах» от времени их возникновения до распада нового поколения деревьев, то наиболее подходящим для описания этого процесса представляется термин «возрастная парцелла», предложенный ранее Н.В. Дылисом (1978). В качестве элементов мозаично-ярусной структуры спонтанно развивающихся лесных экосистем можно рассматривать скопления особей деревьев одного или нескольких видов, имеющих сходные размеры и одинаковый онтогенетический и/или абсолютный возраст. Эти скопления деревьев и маркируют возрастные парцеллы. Лесная экосистема в целом включает полный набор возрастных парцелл в соотношении, необходимом для устойчивого оборота поколений всех видов деревьев.

Возрастные парцеллы в пределах лесных экосистем (биогеоценозов) имеют разные размеры и конфигурацию, что и создает в них специфическую микроклиматическую и эдафическую ситуацию и определяет возможность существования специфического набора элементарных популяций подчиненных видов: кустарников, трав, мхов, лишайников, беспозвоночных и мелких позвоночных животных, грибов и др. В пределах лесной экосистемы парцеллы развиваются циклически: новые парцеллы формируются в окне, возникшем в результате естественной смерти старых деревьев, и по завершению онтогенеза большинства особей текущего поколения (через 100–200–400 и более лет в лесах умеренного пояса) существующая парцелла сменяется новой. Одновременное присутствие в лесных экосистемах (биогеоценозах) возрастных парцелл разных размеров, конфигурации и времени

образования определяет гетерогенность внутренней среды экосистемы и создает условия для совместного обитания экологических различных видов в каждой трофической группе. Отсутствие выровненного верхнего полога древостоя в связи с непосредственным примыканием молодых, зрелых, старых парцелл и парцелл без древесного полога (собственно окон) определяет высокую освещенность травяно-кустарничкового яруса, что определяет возможность существования высоких светолюбивых трав, создающих большую листовую поверхность.

В пределах возрастных парцелл, в связи с отмиранием деревьев, часто сопровождающимся педотурбациями, формируется мозаика ветровально-почвенных комплексов – ВПК (Whitaker, Lewin, 1977; Hartshorn, 1978; Капачевский, Строганова, 1981; Скворцова и др., 1983; Brokaw, 1985; Schaetzl et al., 1989 a,b; Васенов, Таргульян, 1995; Коротков, 1990; Пономаренко, 1999; Ulanova, 2000; Восточноевропейские леса..., 2004). При этом создается специфический «вывальный» микрорельеф. Обычно это вывальная яма, вывальный бугор и ствол (валежина), иногда как отдельное микроместообитание выделяют место падения кроны. Каждое из этих новых микроместообитаний (microsites) претерпевает однонаправленное развитие: от возникновения до почти полной ассимиляции. В спонтанно развивающейся лесной экосистеме каждый участок почвы в тот или иной промежуток времени претерпевает турбации, что, наряду с деятельностью мезофауны и мелких роющих позвоночных, определяет развитие недифференцированного почвенного слоя на глубину массовых турбаций. В насаждениях, пораженных грибными болезнями и/или низкобонитетных отмирание деревьев не сопровождается педотурбациями; ствол обламывается у основания или на некоторой высоте. В таком случае от полночленных ВПК остается только валежина, что существенно сокращает набор микроместообитаний и, следовательно, упрощается экологический состав лесной растительности.

Конкретные примеры экосистем с хорошо выраженной мозаикой возрастных парцелл и ветровально-почвенных комплексов и примеры расчетов минимального размера экосистем, где полностью выражена мозаика возрастных парцелл, подробно описаны для наиболее хорошо сохранившихся лесах Европейской России (Смирнова и др., 1990; Smirnova et al., 1995; Восточноевропейские широколиственные леса, 1994; Восточноевропейские леса..., 2004; Широков, 2005 и пр.).

3.2.2. Почвообразующие процессы в автогенных лесных сукцессиях

Основными почвообразующими процессами, характерными для автогенной сукцессии, являются гумусообразование и гумусонакопление, формирование органогенных горизонтов. Аккумуляция гумуса является результатом разнообразной средообразующей деятельности авто- и гетеротрофов. В значительной мере именно характер гумусообразования, с одной стороны, и педотурбаций, с другой, обуславливает строение аккумулятивно-гумусового профиля и почвенного профиля в целом.

Основной сферой разложения и гумификации органического вещества, формирования структуры почвенных агрегатов является верхняя часть почвы, так называемая мезострата (Карпачевский, 1981; Карпачевский, 1995). Здесь происходит деструкция органического вещества, 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. Для лесных территорий наиболее существенные педотурбации связаны со средопреобразующими воздействиями деревьев и педофауны.

В ходе автогенной сукцессии вывалы деревьев ведут к увеличению глубины гумусового горизонта за счет перемешивания почвы и непосредственно отсыпки гумусированного материала в «карманы» вывала; разрыхления субстрата, делающего его доступным для корней, а затем для педофауны. В результате, 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.

За срок жизни наиболее долгоживущих видов деревьев практически вся площадь экосистемы может быть затронута вывалами различной мощности. Глубокое оборачивание почвы на всей площади сообщества происходит за время жизни нескольких поколений деревьев. Важным фактором педотурбации, по интенсивности способным превышать действие вывалов, является деятельность почвенной фауны.

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 почв кротами может составлять первые десятки лет (Пономаренко, 1999).

При наличии всех компонентов детритной цепи время формирования протяженного гумусового горизонта в экосистеме может составлять от первых десятков до первых сотен лет.

В ходе длительного спонтанного развития экосистемы в почве реализуются отмеченные выше структурно-динамические признаки климатических экосистем. Наиболее яркое их проявление в почвенном покрове:

- увеличение видового богатства, экологического и биологического разнообразия почвенного населения;
- усложнение структуры (увеличение структурного разнообразия) почвы;
- увеличением плодородия/продуктивности.

Усложнение структуры почвы на макроуровне проявляется в увеличении разнообразия структуры и мощности органогенных горизонтов; на микроуровне – в формировании многопорядковых агрегатов, увеличении порозности и сложности организации порового пространства и др.

В лесных экосистемах структурное разнообразие почвы на уровне горизонтов связано, в первую очередь, со средопреобразующей деятельностью деревьев, определяющей парцеллярную структуру. Ее проявления – нерав-

номерность поступления опада, его разнокачественность, неравномерность распределения корневых систем, разнообразие элементов вывальных педотурбаций и др. Важным фактором формирования почв является состав напочвенного покрова в пределах парцелл. Зависимость типа гумусообразования от состава напочвенного покрова и возможность образования различных типов гумуса под одинаковыми видами деревьев 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 от 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, в том числе и через влияние на состав почвенной флоры и фауны.

Основным критерием, стабильного состояния почвы, завершающего автогенную сукцессию, является недифференцированное строение профиля в пределах глубины биогенных педотурбаций. В случае стабильности почвенного покрова мощность недифференцированного, равномерно гумусированного горизонта примерно соответствует глубине расположения опорных корней деревьев и ветровальных западин (Пономаренко, 1999).

3.2.3. Представление о квазиклиматических лесных экосистемах

В большинстве работ, выполненных в соответствии с «gar mosaic concept», леса с хорошо выраженной мозаикой возрастных парцелл рассматриваются как климатические. Однако исследования последних десятилетий показали (Восточноевропейские широколиственные леса, 1994; Сукцессии в заповедниках..., 1999; Оценка и сохранение..., 2001; Восточноевропейские леса..., 2004), что на поздних стадиях сукцессий в европейских лесах господствуют теневыносливые эдификаторы: темнохвойные (ель, пихта) и/или широколиственные (ясень, клены, липа, вяз, бук, граб и пр.). Даже при условии хорошо выраженной мозаики возрастных парцелл, во вновь образующихся окнах таких лесов устойчиво возобновляются лишь теневыносливые роды, а светолюбивые роды (дуб, сосна, лиственница, осина, береза) не могут конкурировать с высокими травами, кустарниками и уже прижившимся подростом теневыносливых видов.

В то же время проведенные для территории Европы палеореконструкции (Vera, 2000; Смирнова и др., 2001; Восточноевропейские леса..., 2004) привели к уточнению представлений о составе ключевых видов лесных экосистем. Анализ палеоданных, изучение биологии диких стадных копытных и результатов выпаса в лесу домашних животных показали, что ранние этапы популяционной жизни перечисленных светолюбивых родов деревьев и сопровождающих их кустарников и трав (а также многих позвоночных и беспозвоночных животных) связаны с формированием в доагрикультурных

лесах зоогенной мозаики (Смирнова, Бобровский, 2004). Следовательно, помимо деревьев в качестве ключевых видов в европейских лесах вплоть до середины позднего голоцена выступали крупные стадные копытные, результатом средопреобразующей деятельности которых были луговые сообщества полей (на разных стадиях зарастания светолюбивыми видами) и экотоны между лесными и луговыми сообществами. В этих местообитаниях, созданных ключевыми видами диких животных, существовали все подчиненные светолюбивые виды животных и растений, а также успешно возобновлялись ключевые светолюбивые виды деревьев.

Одновременно в долинах мелких водотоков (ручьев и малых речек) ключевой вид лесного пояса Европы – бобр, создавая пруды, поддерживал высокую влажность почв и воздуха, что определяло возможность далекого проникновения на юг лесного пояса в позднем голоцене темнохвойных видов деревьев (ель, пихта) (Восточноевропейские леса..., 2004).

Таким образом, в процессе развития представлений о климаксовых лесных экосистемах было сделано заключение, что ключевыми видами таких экосистем, помимо деревьев, были животные, средопреобразующая деятельность которых обеспечивала возможность спонтанного оборота поколений светолюбивых видов деревьев-эдификаторов и распространение темнохвойных видов вплоть до южных границ лесного пояса. Подобные заключения были сделаны и при исследовании тропических лесов, где наиболее мощным ключевым видом был слон (Tropical trees, 1978; Owen-Smith, 1987, 1989; The World of Elephants, 2001).

Теоретическая реконструкция состава и структуры климаксовых лесных экосистем Европейской России, проведенная для позднего голоцена (Смирнова, 1998; Восточноевропейские леса..., 2004), показала, что их состав и строение были обусловлены в первую очередь взаимодействием следующих групп ключевых видов:

- 1) крупных стадных копытных (зубров, туров, тарпанов и пр.),
- 2) бобров,
- 3) хвойных и широколиственных видов деревьев,
- 4) почвенных беспозвоночных-гумификаторов,
- 5) листогрызущих насекомых,
- 6) древоразрушающих грибов.

Площадь выявления экосистем с таким набором ключевых видов можно рассчитать, исходя из размеров площади элементарной (локальной) популяции одного (или нескольких) видов крупных стадных копытных и бобров. Представители других групп ключевых видов имели значительно меньшие размеры элементарных популяций, и они могли устойчиво существовать в пределах элементарных популяций наиболее мощных ключевых видов. Экосистемы в целом представляли собой иерархически организованную мозаику луговых, лесных и опушечных участков на водоразделах и в долинах малых речек или ручьев. Лесные участки, в свою очередь, были представлены мозаикой возрастных парцелл древесных видов, луговые – мозаикой зоогенных нарушений разного размера, интенсивности и давности, а также мозаикой популяционных локусов подроста и молодых деревьев светолюбивых древесных видов, формирующихся на заброшенных животными участках. Освоение крупными животными новых лесных участков, угнетение

древесного яруса, уничтожение подроста и формирование новых луговых участков, с одной стороны, и забрасывание старых луговых участков, приживание на них подроста сначала светолюбивых, а затем и всех остальных древесных видов, кустарников и лесных трав, с другой стороны, обусловило постоянную динамичность климаксовой экосистемы.

Таким образом, весь лесной пояс Европейской России вне долин средних и крупных рек, болот на водоразделах и бессточных водоемов, при отсутствии антропогенных преобразований, мог быть представлен небольшим числом зональных климаксовых экосистем. Такие климаксовые экосистемы были сложно организованы, и минимальные площади их выявления были равны или превышали площади элементарных популяций ключевых видов животных с наиболее крупными популяционными мозаиками.

Полное истребление в Восточной Европе к XVI–XIX векам зубров и других мощных фитофагов-средообразователей (Цалкин, 1956; Кириков, 1959, 1960) привело к очень серьезным биогеоценотическим последствиям: крупные зоогенные мозаики исчезли, лесная растительность теневого типа начала доминировать, а светолюбивая флора и фауна (включая многих беспозвоночных) были вытеснены из леса и занимают в настоящее время 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 многими исследователями рассматриваются как самостоятельные экосистемы. В этом преобразованном человеком биогеоценотическом покрове только лесные участки, образованные теневыносливыми видами деревьев, оказались способными поддерживать устойчивый поток поколений без антропогенного содействия. Именно такие участки современного лесного покрова, начиная с работ А. Уатта (Watt, 1925, 1947) и до настоящего времени, рассматриваются многими исследователями как климаксовые сообщества или как климаксовые экосистемы.

С позиций популяционных представлений об организации климаксовых экосистем это нецелесообразно как для решения теоретических проблем функционирования экосистем, так и для практических задач сохранения существующего видового разнообразия, поскольку закономерности существования целостной системы приписываются ее части (фрагментам доисторических климаксовых экосистем).

Поскольку в современном лесном покрове Европы только часть потенциального набора видов деревьев-эдификаторов способна поддерживать устойчивый оборот поколений без помощи человека, необходимо сделать заключение об отсутствии климаксовых экосистем на этой территории. Экосистемы, которые исследователи относят к категории климаксовых, следует рассматривать как квазиклимаксовые. Этот термин заимствован из работы Р. Уиттекера (1953), где он приведен без пояснений.

Площади выявления современных квазиклимаксовых лесных экосистем на несколько порядков меньше, чем площади выявления доагрикультурных климаксовых экосистем. В квазиклимаксовых лесных экосистемах в качестве ключевых выступают перечисленные ранее первые четыре группы видов из шести.

В современном лесном покрове Европейской России даже квазиклиматические экосистемы сохранились в небольшом числе рефугиумов.

Предложение о разграничении понятий “климакс” и “квазиклимакс” применительно к лесам обусловлено, в первую очередь, необходимостью решения проблем сохранения и восстановления существующего на данный момент видового разнообразия. Очевидно, что все сохранившиеся до настоящего времени в конкретном регионе ключевые и подчиненные виды растений, животных, грибов и представителей других царств могут удовлетворить здесь свои экологические потребности, но, в связи с отсутствием природных ключевых видов, для значительной части подчиненных видов это возможно только в антропогенно регулируемых экосистемах. Здесь воздействия природных ключевых видов заменены теми или иными способами хозяйства (например, выпас в лесах способствовал сохранению светолюбивой луговой флоры и фауны). Однако, современные (индустриальные) способы антропогенного воздействия на экосистемы лесов существенно отличаются от существовавших ранее (традиционных), при которых сохранялся дошедший до нас пул видов.

Это положение необходимо учитывать и при составлении прогнозов развития ООПТ, поскольку в лесных заповедниках, организованных на землях традиционного природопользования, полное прекращение хозяйственной деятельности приводит к существенному уменьшению числа светолюбивых видов растений и животных (Сукцессии в заповедниках, 1999; Оценка и сохранение..., 2000). Одновременно это необходимо учитывать и при организации лесного хозяйства, ориентированного на естественное возобновление светолюбивых видов деревьев и на возможно полное сохранение видового разнообразия лесов в целом. Для этого необходимо имитировать структуру природных экосистем и заменить природные воздействия ключевых видов антропогенными. Предложения по ведению лесного хозяйства с имитированием элементов «гар мозаик» имеет глубокие корни в нашей стране (см.: Методические рекомендации..., 1989; Восточноевропейские широколиственные леса, 1994) и активно реализуется в Америке и Западной Европе (Franklin et al., 2002; Mitchell, Palik, 2002; Seymour et al., 2002; Gagnon et al., 2003).

3.2.4. Оценка сукцессионного статуса лесных экосистем

Эталонным объектом для оценки сукцессионного статуса конкретных лесных экосистем следует рассматривать автогенную сукцессию как процесс спонтанного восстановления устойчивых потоков поколений в популяциях всех членов биоты по типу модели благоприятствования. Автогенная сукцессия характеризуется непрерывностью развития и согласованностью в изменении структурно-динамических и вещественно-энергетических параметров. Автогенные сукцессии осуществляются только в том случае, когда из соседних с нарушенным участком территорий без задержки поступают диаспоры и/или половозрелые особи видов всех трофических групп, имеющих в региональном пуле. По завершению автогенных сукцессий современная лесная экосистема переходит в *квазиклиматическое состояние*.

Если бы в современном биогеоценотическом покрове лесов автогенные сукцессии были широко распространены, то в качестве индикаторных могли быть выбраны отдельные структурно-динамические признаки, как это было принято в лесоведении, когда абсолютная разновозрастность популяций видов деревьев, растущих в данной экосистеме, рассматривалась как необходимый и достаточный признак климаксового сообщества. Соответственно и этапы автогенной сукцессии ранжировались по степени проявления разновозрастности. Однако в современном лесном покрове разрывы в ареалах (например, многих широколиственных видов деревьев в южной тайге и дождевых червей в таежных лесах в целом) настолько велики, что нарушается согласованность в изменении структурно-динамических и вещественно-энергетических параметров в ходе сукцессий. В результате по завершению сукцессий формируются экосистемы с абсолютно разновозрастным древостоем, низким видовым разнообразием и низкой продуктивностью. Поскольку завершение сукцессий не сопровождается формированием полноценных по видовому составу и продуктивности экосистем, то такие экосистемы (по аналогии с предложенным понятием «субклимакс») целесообразно характеризовать как *субквазиклимаксовые*.

Следует отметить, что как квазиклимаксовые, так и субквазиклимаксовые экосистемы очень редко удается обнаружить в современных лесах. Здесь господствуют экосистемы, где древостой образован раннесукцессионными видами (первое поколение деревьев после сильного антропогенного воздействия: сплошные рубки с нарушением напочвенного покрова, распахки, антропогенно инициированные пожары и пр.). Значительно реже встречаются экосистемы, где древостой образован позднесукцессионными видами, причем в большей части позднесукцессионные виды, сменили раннесукцессионные виды не естественным путем, а в результате лесохозяйственных воздействий – рубок с сохранением подроста хозяйственно ценного вида, посадок позднесукцессионных видов на вырубках и пр.

Исследования уникальных экосистем с господством второго и следующих поколений позднесукцессионных видов деревьев показали, что и в этих случаях в растительности и/или почвах можно обнаружить следы антропогенных воздействий на протяжении жизни текущего или предшествующих поколений деревьев (Восточноевропейские леса..., 2004; Смирнова и др., 2006). Эти воздействия приводят к тому, что автогенная сукцессия многократно прерывается этапами аллогенного развития.

Сложность оценок сукцессивного статуса лесных экосистем объективно связана с тем, что реальные наблюдения за их развитием на одних и тех же участках длятся всего нескольких десятилетий (Сукцессии в заповедниках..., 1999; Восточноевропейские леса, 2004; Маслов, 2004). Это позволяет оценить лишь начальные этапы первичных или вторичных сукцессий. Более длинные временные ряды строятся из пространственных рядов, где нельзя полностью исключить экотопическую или диаспорическую (невозможность поступления диаспор тех или иных видов на анализируемый участок) неоднородность и сложно доказать сходство антропогенных воздействий в течение жизни одного, а тем более нескольких поколений деревьев. В связи с этим, полученные построения имеют вероятностный характер. Достоверность таких исследований сильно повыша-

ется, когда на разных территориях исследователи получают сходные результаты.

Анализ литературы показывает, что число признаков, оценивающих сукцессионное состояние экосистем, непрерывно увеличивается. С одной стороны, это результат все более углубленного исследования сукцессий, при котором осознается значимость ранее не учитываемых признаков. Так для бореальных лесов можно выстроить такую историческую последовательность учитываемых признаков: разновозрастность древостоя–видовое и структурное разнообразие растительности в целом–структура почвенного покрова–видовое и структурное разнообразие почвенной фауны. С другой стороны, это желание исследователей наиболее точно охарактеризовать положение аллогенно развивающихся экосистем в многомерном пространстве признаков. Антропогенные воздействия, прерывающие спонтанное развитие экосистем, в разной степени изменяют состояние ее подсистем. Так, например, зимние рубки с конной трелёвкой квазиклимаксовых пихто-ельников Среднего Урала (охранная зона заповедника Басеги) привели к формированию мелколиственных лесов, где древостой находится на раннесукцессионной стадии, в то время как видовое разнообразие растений, степень выраженности ветровально-почвенных комплексов (ВПК) и почвенные характеристики соответствуют поздним стадиям сукцессии (Ярошенко и др., 1998).

Таким образом, при аллогенном развитии достаточно четко проявляется *гетерохронность развития* отдельных подсистем экосистемы, описанная Б.М. Миркиным (1967) под названием “гетерохрония развития синузий”.

В настоящее время наиболее хорошо исследованы структурно-динамические признаки растительности, характеризующие сукцессионный статус экосистем, в незначительной степени признаки сукцессионного состояния почв и почвенной фауны (Пономаренко, 1999; Бобровский, 2004; Смирнова, 2004; Смирнова и др., 2006). Вещественно-энергетические признаки достаточно хорошо исследованы только на ранних стадиях сукцессий (Лукина, Никонов, 1998; Лукина и др., 2006) и практически не изучены на поздних стадиях.

Существующее разнообразие структурно-динамических признаков растительности можно объединить в две группы: 1 – структурное разнообразие, 2 – таксономическое разнообразие.

Структурное разнообразие синузии деревьев оценивается по набору признаков, характеризующих особенности их популяционной жизни как ключевых видов. Это (1) этапы развития древостоя (начальная стадия – древостой одновозрастный, средняя – условно разновозрастный, поздняя – абсолютно разновозрастный); (2) присутствие в составе древесного яруса видов разных популяционных стратегий (начальная стадия – виды пионерной стратегии или раннесукцессионные; средняя – виды конкурентной и стресс-толерантной стратегий или позднесукцессионные, поздняя стадия и квазиклимакс – виды всех типов стратегий); (3) этапы формирования возрастных парцелл (начальная стадия формирования – окна и био группы молодых деревьев; средняя стадия – добавление био групп взрослых деревьев, поздняя стадия и квазиклимакс – одновременное присутствие парцелл окон и био групп деревьев всех этапов развития, включая био группы старых деревьев; (4) эта-

пы развития ветровально-почвенных комплексов – ВПК (начальная стадия – наличие ВПК только первой стадии формирования, средняя – наличие ВПК первой и второй стадий, поздняя стадия и квазиклимакс – наличие ВПК всех стадий в равных соотношениях).

Структурное разнообразие синузий кустарников, кустарничков и трав оценивается по наличию и доминированию видов разных эколого-ценотических групп. Эту оценку целесообразно проводить после того, как первое после нарушений поколение деревьев будет представлено взрослыми особями и, следовательно, сформируется лесная среда. На начальной стадии сукцессии доминируют виды одной (реже немногих) эколого-ценотической группы; на средней стадии (после формирования ВПК и окон) – нескольких эколого-ценотических групп, на поздней стадии и в квазиклимаксе – всех эколого-ценотических групп, виды которых способны обитать в рассматриваемой экосистеме.

Таксономическое разнообразие оценивается как для всех синузий растений одновременно, так и для отдельных синузий (деревьев, кустарников, кустарничков и трав среди сосудистых растений, а также синузий моховидных и лишайников). Для этого используется два показателя *альфа-разнообразия*: видовая насыщенность – число видов на единицу площади и видовое богатство – общее число видов в синузии или в растительном сообществе. От начальной к конечной стадии автогенной сукцессии в лесных экосистемах видовая насыщенность и видовое богатство возрастают, но не линейно. На начальных стадиях сукцессии, где первое поколение деревьев представлено раннесукцессионными видами, видовое богатство и насыщенность видов трав и кустарничков может быть больше, чем на средних стадиях, где первое поколение деревьев представлено позднесукцессионными видами, образующими теневую полог. На поздних стадиях и в квазиклимаксе (после формирования полноценной парцеллярной структуры и ВПК) эти показатели максимальные, по сравнению со всеми предшествующими стадиями, поскольку в сообщество формируется большое разнообразие микроместообитаний, пригодных для экологически различных видов.

Признаки сукцессивного состояния почв значительно менее разработаны. Среди них наиболее формализованы следующие.

1. *Структура почвенного профиля*: на начальных стадиях – формирование протяженного гумусового горизонта как результата жизнедеятельности биоты экосистемы, и наличие контрастных горизонтов; на средних стадиях – формирование мозаичной структуры профиля за счет оборачивания почвы вывалами раннесукцессионных, а затем первым поколением позднесукцессионных видов деревьев; на поздних стадиях и в квазиклимаксе – формирование недифференцированного почвенного профиля, представленного гумусовым горизонтом, в результате многократного оборачивания почвы вывалами позднесукцессионных видов; расположение гумусового горизонта непосредственно на почвообразующей породе.

2. *Мощность гумусового горизонта*: на начальных стадиях – минимальная, соответствующая глубине проникновения поверхностных всасывающих корней деревьев и трав; на средних стадиях – соответствующая глубине проникновения в почву поверхностных и частично якорных корней; на позд-

них стадиях и в квазиклимakse – максимальная, соответствующая глубине проникновения в почву основной массы якорных корней деревьев.

Дополнительно используются признаки давности экзогенных (преимущественно антропогенных) воздействий, таких как пожары, распахки, выпас скота в лесу (Бобровский, 2004). В автогенных сукцессиях после пожаров на начальных стадиях есть осветленный почвенный горизонт со слоями углей; на средних – угли можно найти в отсыпке вывалов раннесукцессионных видов; на поздних и в квазиклимakse – углей нет или отдельные угли встречаются в нижней части отсыпки вывалов позднесукцессионных видов. В автогенных сукцессиях после распахки на начальных стадиях есть поверхностный осветленный почвенный горизонт с четкой и ровной границей между пахотным и нижележащим горизонтом; на средних – поверхностный горизонт представлен мозаикой осветленных и гумусированных фрагментов, на поздних – отдельные морфоны гумусового горизонта имеют белесую присыпку – следы преобразованного поверхностного осветленного горизонта.

Выявление признаков сукцессионного состояния почвенной фауны представляет собой одну из наиболее актуальных задач при исследовании сукцессий в лесных экосистемах.

Для оценки степени сукцессионных отклонений (сукцессионного статуса) конкретных лесных экосистем от соответствующих квазиклимаксовых экосистем перечисленные признаки оцениваются в баллах: наивысший балл соответствуют значениям количественных показателей в квазиклимаксовой лесной экосистеме. Наборы балловых показателей конкретных экосистем характеризуют их положение в многомерном пространстве сукцессионных матриц. Удобное иллюстративное средство для сравнительного анализа полученных значений диагностических признаков конкретных экосистем – построение полиграмм балловых значений диагностических признаков. Методы сбора и анализа данных и конкретные примеры расчетов для оценки сукцессионного состояния растительных сообществ опубликованы (Заугольнова и др., 1995; Смирнова и др., 1997, 2002; Сукцессии в заповедниках..., 1999).

Несомненно, углубление представлений о климakse и сукцессиях как процессах развития экосистем в целом приведет к увеличению числа диагностических признаков, поскольку многие компоненты экосистем не проанализированы в этом отношении. Сложность такого анализа определяется практически полным отсутствием в лесном поясе Европейской России как квазиклимаксовых экосистем, так и экосистем, претерпевающих автогенное развитие.

* * *

Концепция сукцессий и климaksa представляется основополагающей для формирования методологических основ мониторинга биоразнообразия экосистем любых климатических зон.

Наиболее существенными теоретическими достижениями популяционной биологии, определяющими формирование новых подходов к исследованию механизмов формирования биоразнообразия, представляются следующие:

а) обоснование **минимального** размера пространства, на котором можно полностью выявить **структурно-динамические** и **вещественно-энергетические** параметры экосистем, определяемые размерами элементарных популяций **ключевых** видов;

б) оценка **собственного** времени формирования климаксовой экосистемы, определяемого длительностью существования поколений, сменяющих друг друга в течение сукцессии **ключевых** видов;

в) выяснение механизмов, определяющих высокий уровень биоразнообразия и **высокую** степень автономности биоты в климаксовых экосистемах;

г) представление автогенной сукцессии как эталона природного процесса восстановления устойчивых потоков поколений в популяциях всех членов биоты и разграничение автогенных сукцессий и остальных способов развития экосистем, в которых **антропогенные** воздействия заменяют полностью или периодически прерывают природные процессы.

Представления о климаксе и автогенных сукцессиях мы рассматриваем как вербальную модель, использование которой дает возможность оценить сукцессионный статус конкретных экосистем и составить прогнозы их развития, как при сохранении существующих условий, так и их изменении, включая изменения климата. Часть этих представлений реализована в книге 2.

3.3. ПОЧВА И БИОРАЗНООБРАЗИЕ ЛЕСОВ

Почва является условием и следствием развития биоты, и поэтому разнообразие почвенных условий и биоразнообразие взаимообусловлены. Хотя влияние биоты, в том числе растительности, на свойства почв давно ни у кого не вызывает сомнений, однако материалы по взаимодействию и механизмам влияния неоднозначны и часто носят противоречивый характер. Сложность исследования влияния биоты на свойства почв обусловлена тем, что этот фактор почвообразования является, как и сама почва, компонентом биогеоценоза. Исследование влияния четырех (внешних) факторов, таких как климат, почвообразующая порода, топография и время, контролирующих состояние почв, не вызывало и не вызывает у большинства ученых значительных методологических трудностей. Пятый фактор, биота, рассматривается как «...существенное препятствие... Как и всякий, я мог наблюдать, что растительность влияет на почву и почва влияет на растительность – настоящий порочный круг, которого я старался избежать..» (Jenny, 1980: цит.по Van Breemen, Finzi, 1998).

Дадим краткую характеристику представлений о развитии почв и о взаимосвязях между развитием почв и растительности.

3.3.1. Представления о развитии почв

Согласно существующим в современной науке представлениям, почва – явление динамичное, развивающееся в пространстве и во времени. Хотя проблема развития почв активно разрабатывается с момента зарождения докучаевского генетического почвоведения, этот вопрос до сих пор остается одним из наиболее дискуссионных.