

УДК 581.9: 581.5

(с) 1998 г. О.В. СМИРНОВА

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ БИОЦЕНОТИЧЕСКОГО ПОКРОВА ЛЕСНЫХ ЛАНДШАФТОВ

Обобщены работы о популяционной организации биоценозов (мозаично-циклической концепции организации экосистем), основанной на представлениях об иерархии популяционных мозаик средообразователей (эдификаторов, ключевых видов), подчиненных видов и специфических характеристиках (собственном времени, собственном пространстве и уровне плотности) их элементарных популяционных единиц. В качестве модельного объекта рассмотрены восточноевропейские лесные ландшафты. Представления о популяционной организации биоценозов и количественная оценка популяционных параметров средообразователей из разных царств (растений, животных, грибов) дали возможность реконструировать потенциальную структуру биоценотического покрова модельных лесных ландшафтов и оценить степень нарушенности лесных и травянистых сообществ. Популяционная концепция в биогеоценологии может рассматриваться как теоретическая основа сохранения биоразнообразия, и ее целесообразно использовать для разработки систем устойчивого природопользования, ориентированных на получение продукции при сохранении максимального уровня биоразнообразия.

ВВЕДЕНИЕ

До недавнего времени попытки сохранить исчезающие остатки природных сообществ, с одной стороны, и необходимость удовлетворять растущие потребности в ресурсах, с другой стороны, оценивались как альтернативные подходы в общении человека с природой. Сейчас проявляется тенденция сближения этих подходов и необходимым условием сохранения биологического разнообразия считается возможно более полное использование природных закономерностей в процессах воспроизводства ресурсов [16, 87, 89, 91]. В качестве теоретической основы поддержания биологического разнообразия могут рассматриваться формирующиеся представления о популяционной организации ненарушенного биоценотического покрова.

Цель данной статьи - дать обзор исследований по популяционной организации биоценотического покрова восточноевропейских лесных ландшафтов и оценить значимость полученных результатов для решения задач сохранения видового разнообразия.

ОБЩИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О ПОПУЛЯЦИОННОЙ ОРГАНИЗАЦИИ БИОЦЕНОТИЧЕСКОГО ПОКРОВА

В настоящее время теоретической основой реконструкции ненарушенного биоценотического покрова можно считать концепцию иерархического континуума [81, 82, 83, 88, 108, 117]

Здесь и далее в связи с ограниченным объемом статьи приводится только часть изученных литературных источников.

С этих позиций биоценотический покров можно трактовать как иерархию популяционных единиц видов разных трофических групп.

Разносторонние исследования в популяционной биологии, в частности анализ популяции как иерархии структурно-функциональных единиц [48, 76, 77, 78], привели к формированию понятия Элементарных популяционных единиц, в которых возможен устойчивый оборот поколений в конкретных экотопических условиях [26, 29, 62]. С этой точки зрения биоценотический покров можно воспринимать 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. Элементарные популяционные единицы могут быть охарактеризованы следующими признаками: собственным временем (время жизни одного поколения), собственным пространством (площадью или объемом, необходимым для устойчивого потока поколений), специфическим уровнем плотности. В демографии растений эти единицы получили название элементарных демографических единиц (ЭДЕ), в популяционной экологии животных - минимальных жизнеспособных популяций (МЖП) [26, 62].

Хорологическая и хронологическая континуальность биоценотического покрова связана с совмещением на одной территории популяционных единиц видов, имеющих разные собственные времена, пространства и уровень плотности. Из-за различий этих параметров на конкретном участке формируется разномасштабная популяционная мозаика фито-, зоо- и микогенного происхождения. Механизмом, интегрирующим эту разномасштабную мозаику и приводящим к формированию биоценозов как популяционных множеств, может быть популяционная жизнь наиболее мощных (для данной территории) средообразователей (эдификаторов, С- и ST-стратегов, ключевых видов - key species) [44, 45, 51, 55, 66, 68, 95, 117].

С позиций популяционной биологии средообразователи (ключевые виды) - это виды, формирующие 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. При таком подходе биоценотический покров - это множество условно выделяемых единиц - биоценозов, представляющих собой совокупность совмещенных разноразмерных популяционных мозаик, объединенных наиболее крупными мозаиками основных средообразователей. Континуальность биоценотического покрова связана с разноразмерностью популяционных мозаик разных видов, а относительная дискретность условно выделяемых единиц (биоценозов) обусловлена тем, что мозаики подчиненных видов могут иметь близкие пространственно-временные характеристики и проявляются как агрегации, включенные в мозаики средообразователей. В связи с тем, что мозаики ключевых видов образуются представителями разных трофических групп (растениями, животными, грибами и др.), для выяснения механизмов устойчивого существования биоценозов и причин происходящих в них смен нельзя анализировать только ключевые виды растений [46, 62, 106, 117].

Отсутствие представлений о собственных временах и пространствах 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. [68]) 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 развитием взрослых деревьев в первом поколении позднесукцессионных или климаксовых видов [85]. Однако сукцессия на этом не заканчивается, так как популяционные мозаики ключевых видов полностью формируются только после смены двух и более поколений особей. Именно тогда создаются условия для устойчивого существования многих подчиненных видов [16]. В связи с этим становится понятным так долго

Параметры ЭДЕ некоторых растений широколиственных лесов [16, с изменениями]

Жизненные формы	Вид	Продолжительность оборота поколений, годы	Площадь ЭДЕ, м ²
I. Травы	1. <i>Geranium robertianum</i>	1	1
	2. <i>Corydalis solida</i>	10	0,25
	3. <i>Lathyrus vernus</i>	20	1
II. Кустарники	1. <i>Corylus avellana</i>	80	$2,5 \times 10^3$
	1. <i>Carpinus betulus</i>	120	$1,2 \times 10^4$
III. Деревья	2. <i>Acer platanoides</i>	180	$1,8 \times 10^4$
	3. <i>Tilia cordata</i>	180	$2,7 \times 10^4$
	4. <i>Fraxinus excelsior</i>	250	$1,3 \times 10^5$
	5. <i>Quercus robur</i>	350	$4,2 \times 10^5$

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ БИОГЕОЦЕНОТИЧЕСКОГО ПОКРОВА
ВОСТОЧНОЕВРОПЕЙСКИХ ЛЕСНЫХ ЛАНДШАФТОВ

Современное разнообразие биоценозов, их пространственная мозаика и направления смен в значительной степени определяются длительной историей использования, существенно изменившей облик природных ландшафтов [16, 102]. Одни средообразователи были полностью уничтожены, а подчиненные виды, существовавшие ранее благодаря наличию популяционных мозаик этих средообразователей, встроились в антропогенно регулируемые сообщества. Другие средообразователи существуют в настоящее время или только благодаря антропогенному поддержанию их популяционных потоков, или вследствие сочетания антропогенных и природных механизмов поддержания популяций. Такое состояние современных лесных ландшафтов и образующих их биоценозов диктует необходимость реконструкции исходного облика ландшафтов. Глубина ретроспективы должна быть такова, чтобы понять, какие естественные мозаики средообразователей вмещали популяционные мозаики подчиненных видов, поддерживаемых сейчас только антропогенно. Ниже изложены результаты натуральных исследований и реконструкции популяционных мозаик средообразователей и некоторых подчиненных видов разных трофических групп.

МОЗАИКИ АВТОТРОФОВ
(ФИТОГЕННЫЕ ПОПУЛЯЦИОННЫЕ МОЗАИКИ)

Анализируя популяционные мозаики лесных территорий, многие исследователи относят леса к экосистемам детритного типа, в которых основными средообразователями являются виды деревьев [10, 49, 85, 117]. Представления о средообразующей роли популяционных мозаик древесных видов оказываются весьма результативными в тех случаях, когда изучаются только лесные сообщества [93], а все нелесные сообщества в пределах лесных ландшафтов считаются автономными образованиями. Как уже отмечалось, при разработке концепции мозаично-циклической организации экосистем в качестве основы использовалась "gap mosaic concept" (концепция мозаики окон возобновления). Она возникла при исследовании лесов, которые не испытывали воздействий, нарушающих естественную смену поколений древесных видов, т.е. развивались в спонтанном режиме [22, 67, 119]. Такие леса многими авторами относятся к климаксовым (девственным, ненарушенным). Подробный обзор "gap mosaic concept" проведен в ряде работ [16, 39, 116]. Ниже изложены основные положения этой концепции.

Вне зависимости от географического положения и флористического состава, леса, существующие в спонтанном режиме, состоят из множества несинхронно развиваю-

щихся элементов мозаично-ярусной структуры. Каждый из элементов представляет собой так называемое "окно возобновления", находящееся на той или иной стадии развития. Маркерами этих элементов являются скопления особей деревьев одного или нескольких видов, имеющих одинаковый онтогенетический или календарный возраст. Скопления молодых деревьев формируются в естественных лесах после эндогенных нарушений (естественная смерть старых деревьев, локальные повреждения деревьев и кустарников животными, грибами и др.), приводящих к образованию прорывов в пологе леса (gaps, "окон возобновления"). Прорывы в пологе леса имеют разные размеры и конфигурацию, что создает в них специфическую микроклиматическую ситуацию. Начальные размеры окон и особенности их развития определяют видовой состав успешно возобновляющихся древесных видов, их количественные соотношения, а также популяционную мозаику подчиненных видов: автотрофов и отчасти гетеротрофов.

Популяционные мозаики к настоящему времени наиболее полно исследованы в широколиственных лесах. Это дало возможность установить количественные характеристики ЭДЕ у многих видов [16, 29, 62]. Отдельные примеры приведены в табл. 1.

Необходимую основу для нахождения главных параметров ЭДЕ растений разной ценотической значимости и, в первую очередь, основных средообразователей - деревьев составила концепция дискретного описания онтогенеза [16, 74, 94, 118]. Детальные исследования популяционной биологии деревьев позволили количественно оценить не только минимальные площади, на которых полностью реализуются потоки поколений, но и площади, на которых успешно развиваются молодые (имматурные, виргинальные) и взрослые (генеративные) деревья (табл. 2). Поскольку молодые деревья развиваются нормально только во вновь образующихся окнах, то к важнейшим параметрам, характеризующим структуру и динамику естественных мозаичных лесов, относятся: пространственное распределение окон, число окон, образующихся в единицу времени, их площади и размеры, время существования окна, которое рассчитывается как разность во времени между двумя последовательными стадиями локального распада древостоя.

Анализ размеров окон в восточноевропейских широколиственных лесах [16, 109] показал, что ни у одного вида деревьев не возможен переход молодых особей к плодоношению в малых окнах площадью до 200 м², соизмеримых с проекциями крон 1-2 взрослых деревьев.

Даже наиболее теневыносливые из них (*Fagus sylvatica*, *Acer campestre*), поселяясь в таких окнах, длительно задерживаются в прегенеративном состоянии. Полный онто-

Таблица 2

Минимальные размеры популяционных мозаик деревьев широколиственных лесов

Элементы популяционной мозаики	Бук	Дуб	Ясень	Липа
Минимальная площадь, необходимая для развития элементов популяционной мозаики – древесных локусов, м ²				
Имматурные локусы	20–50	300–500	50–100	200
Виргинильные локусы	150–200	1000	250–300	300
Генеративные локусы	200–400	1500–2500	1000–1500	400–500
Минимальная площадь, необходимая для развития всей популяционной мозаики, га				
ЭДЕ в целом	1,0–5,4	12,8–42,5	5,0–13,3	1,1–2,7
Элементы популяционной мозаики	Клен остролистный	Клен полевой	Ильм	Граб
Минимальная площадь, необходимая для развития элементов популяционной мозаики – древесных локусов, м ²				
Имматурные локусы	20	10	50	30
Виргинильные локусы	70–100	20	250	100
Генеративные локусы	400–500	100–200	400–500	400–500
Минимальная площадь, необходимая для развития всей популяционной мозаики, га				
ЭДЕ в целом	1,1–1,8	0,4–1,1	1,0–1,8	0,2–1,2

генез теневыносливых деревьев (*Fagus sylvatica*, виды рода *Acer*, *Tilia cordata*) возможен в окнах среднего размера (200–600 м²), а светолюбивых (*Quercus robur*, *Fraxinus excelsior*, *Betula pendula*, *Populus tremula*) – только в больших окнах (1500–2500 м²). Вместе со светолюбивыми видами здесь все онтогенетические этапы могут пройти и менее требовательные к свету виды, поэтому формирующиеся в них микрогруппировки деревьев, как правило, полидоминантные. Разнообразие экологических условий в больших окнах способствует одновременному существованию и развитию видов разной экологии и разных типов стратегий. В окнах площадью более 2500 м² условия лесной среды заметно различаются в разных частях. Такие окна обычно возникают в результате экзогенных по отношению к популяционной жизни деревьев воздействий. Продолжительность периодически повторяющихся циклов развития окон в рассматриваемых лесах соизмерима с длительностью онтогенеза наиболее крупного и самого долговечного вида – дуба черешчатого. Смена видов в цикле развития больших окон показана в табл. 3. Во многовидовых сообществах при каждом прохождении цикла развития окна виды обычно сменяют друг друга, перемещаясь по площади. В результате асинхронного развития популяционных мозаик на ограниченной территории одновременно существует большое число видов. Биологической основой этой асинхронности является не только разнообразие популяционных стратегий видов, но и поливариантность онтогенеза каждого вида, выражающаяся в разнообразии размерных характеристик, темпов развития, способов размножения и пр. [16, 75].

Мозаика окон возобновления и их спонтанное развитие описаны и для хвойно-широколиственных, и для таежных лесов [13, 22, 61, 114]. В хвойно-широколиственных лесах в окнах диаметром 20 м и более четко выделяется три этапа развития травяного покрова. На первом этапе, в течение первых лет после образования окна, господствует крупнотравье: основной вид – *Urtica dioica*, возобновление как хвойных, так и лиственных видов деревьев подавлено. На следующем этапе, в течение первого-

Таблица 3

Количественное участие деревьев и кустарников в окнах разного возраста, % от суммарной биомассы [75]

Виды	Возраст окна, годы				
	5–10	20–40	70–80	110–130	250–300
Деревья					
<i>Acer campestre</i>	0,3	8,6	1,0	Нет	Нет
<i>Acer platanoides</i>	0,3	0,1	0,1	46,8	Нет
<i>Betula verrucosa</i>	Нет	0,1	5,1	Нет	Нет
<i>Fraxinus excelsior</i>	0,2	17,0	3,7	24,3	45,4
<i>Malus sylvestris</i>	0,2	0,4	4,1	Нет	Нет
<i>Padus avium</i>	Нет	6,1	5,6	Нет	Нет
<i>Quercus robur</i>	0,1	6,3	18,1	8,6	54,1
<i>Sorbus aucuparia</i>	0,1	0,1	0,3	Нет	Нет
<i>Tilia cordata</i>	0,2	6,0	51,6	4,7	Нет
<i>Ulmus laevis</i>	Нет	4,7	1,5	2,7	Нет
<i>Ulmus glabra</i>	0,1	3,0	Нет	12	Нет
Кустарники					
<i>Corylus avellana</i>	98,0	47,6	8,3	0,9	0,5
Остальные виды	0,5	0,1	0,1	Нет	Нет

второго десятилетий, доминирование крупнотравья сохраняется, но видовой состав становится более разнообразным. Господство делят такие виды трав и полукустарников, как *Rubus idaeus*, *Calamagrostis arundinacea*, *Aconitum excelsum* и др. На следующем этапе, который длится многие десятилетия, в местах, где господствует вегетативный подрост липы (*Tilia cordata*) или березы (*Betula pubescens*), наибольшее развитие получают обычные неморальные виды (*Aegopodium podagraria*, *Asarum europaeum* и др.). В местах, где развиваются пихта и ель, живут типичные бореальные виды (*Oxalis acetosella*, *Trientalis europea* и др.). Картирование площадей показало, что окна на первом этапе занимают в среднем 6–8% от всей площади, на втором этапе – 50–60%, на третьем – 20–30% (с господством липы) и 10–15% (с господством пихты и ели) соответственно [114].

Более мелким элементом фитогенной мозаики в лесах со спонтанным оборотом поколений деревьев выступает мозаика ветровально-почвенных комплексов – ВПК (tree fall) [13, 35, 61, 86, 97, ПО, 113, 120]. Они возникают в результате падения взрослых или старых деревьев, сопровождающегося выворотом корневой системы, и включают несколько новых микроместообитаний (microsites): вывальную яму, бугор и ствол (валежину), иногда упавшую крону. Эти микроместообитания усиливают дифференциацию почвенного покрова. Так, в широколиственных и хвойно-широколиственных лесах западины часто характеризуются застойным увлажнением и локальным оглеением. В связи с этим в них преобладают виды трав, обычные для пойменных черноольшаников – *Ranunculus repens*, *Lysimachia nummularia*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Filipendula ulmaria*, *Cardamine pratensis*, а среди подростка деревьев: виды – *Fraxinus excelsior*, *Padus avium*, *Ulmus glabra*, также выдерживающие застойное увлажнение. Разложившиеся валежины во всех лесах представляют собой оптимальный субстрат для мхов, многих видов трав, кустарников и деревьев разных стратегий (*Impatiens noli-tangere*, *Urtica dioica*, *Sambucus racemosa*, *Salix carpea*, *Populus tremula* и др.). А в хвойно-широколиственных лесах валежины являются наиболее благоприятным субстратом для возобновления основных средопреобразователей: ели европейской и сибирской (*Picea abies*, *P. obovata*) [114].

Исследования популяционных мозаик как средообразователей (деревьев С- и

СТ-стратегии), так и подчиненных видов (кустарников и трав) показали, что развитие их происходит по типу циклических микро- и наносукцессий [16, 75, 109, 114, 117]. В результате многовидовой фитосоноз функционирует как система мозаичных сукцессии разного ранга. Наличие в спонтанно развивающемся лесном сообществе постоянно протекающих смен значительно повышает общее биоразнообразие вследствие увеличения разнообразия микросайтов.

Рассмотренные мозаики - окна и элементы ВПК - оказывают существенное влияние на жизнь гетеротрофов [92, 103, 11 1-113]. Изменение ресурсов в сукцессионной мозаике окон [90, 105] сказывается на распределении животных по мозаикам разного ранга [71], включая элементы кроны дерева [72], на стратификации животного населения в окнах и в сомкнутом пологе [11].

Природные катастрофы и деятельность человека существенно изменяют размеры и характер эндогенно обусловленных фитогенных мозаик. Элементы антропогенных мозаик в лесных ландшафтах значительно крупнее, чем элементы фитогенных мозаик, поскольку вырубка, выпас, распашка занимают пространства, превосходящие их по площади. Вследствие увеличения размера мозаик падает природное видовое разнообразие, поскольку в антропогенных мозаиках создаются неблагоприятные микроклиматические и почвенные (отсутствие элементов ВПК) условия для приживания подраста многих видов. Кроме того, для видов с малым радиусом распространения семян или вегетативных зачатков крупные антропогенные мозаики - это непреодолимые препятствия для расселения [16, 63, 110, 114].

Обзор исследований о фитогенных популяционных мозаиках позволяет сделать заключение, что одним из путей разрешения существующего противоречия между необходимостью использования лесов и стремлением поддержать максимально возможное биологическое разнообразие (как потенциальный ресурс) может быть имитация природных мозаик. В лесном хозяйстве разных стран используются некоторые эмпирические приемы ведения хозяйства, в той или иной мере учитывающие отдельные аспекты мозаично-ярусной организации экосистем [16, 89]. В настоящее время концепция популяционных мозаик составляет ту теоретическую основу, которая может быть применена для экологически грамотного лесопользования. Создание конкретных экологических моделей, синтезирующих опыт классического лесоводства и концепции "gap mosaic", и их дальнейшая реализация являются актуальными задачами для экологов.

МОЗАИКИ ГЕТЕРОТРОФОВ (ЗООГЕННЫЕ И МИКОГЕННЫЕ ПОПУЛЯЦИОННЫЕ МОЗАИКИ)

Несмотря на крупные достижения "gap mosaic concept", представления о фитогенных мозаиках недостаточны для реконструкции биоценологического покрова лесных территорий в целом. В рамках этой концепции гетеротрофы - это пассивная часть биоценоза, использующая существующие мозаики, но активно их не создающая. В то же время в экологии давно обсуждается активное влияние гетеротрофов на структуру и динамику сообществ [2, 3, 5, 16, 20, 24, 32]. Отчасти это нашло отражение в концепции мозаично-циклической организации экосистем [104, 106, ПО, 114, 115, 117].

Понимание биоценологического покрова как множества популяционных мозаик видов разных трофических групп заставляет заново пересмотреть представления о лесах как экосистемах, где эдификаторная функция принадлежит исключительно деревьям. Необходимость такого подхода становится еще более очевидной, если встает задача оценки возможностей сохранения видового разнообразия не только собственно лесных сообществ, но и лесных ландшафтов в целом (включая нелесные сообщества). Так, анализ изменения флористического разнообразия лесных заповедников европейской России показал, что введение заповедного режима приводит к повсеместной инвазии лесных видов. Аборигенная светолюбивая флора открытых

местообитаний (луговая, опушечная, рудеральная), в настоящее время поддерживаемая только выпасом или сенокосением, исчезает при заповедании [16, 63, 110, 114]. Как установлено при исследовании судьбы светолюбивой флоры, в доагрикультурных ландшафтах ее устойчивое существование определялось крупными фитофагами [2, 3, 15, 16, 52-54]. Особенности питания и территориального поведения этих животных предполагают наличие в непосредственной близости как сомкнутых лесных, так и открытых травяных пространств и экотонов. В связи с этим актуальной задачей является реконструкция природных мозаик гетеротрофов, ответственных за поддержание светолюбивой флоры и фауны подчиненных видов в доагрикультурный период. Анализ литературы свидетельствует о том, что в течение большей части голоцена в европейских лесах наиболее крупные мозаики создавались (и отчасти могут быть найдены сейчас) крупными копытными (зубрами, турами, тарпанами), а также бобрами.

Мозаики, создаваемые зубрами и некоторыми другими копытными. Поскольку в восточноевропейских лесах крупные фитофаги почти полностью уничтожены [15, 36, 37, 52-54, 73], возможна только реконструкция их ареалов (по археологическим и палеозоологическим данным) и популяционных мозаик (по результатам реинтродукции в отдельных заповедниках лесной зоны). Эти данные не так полны, как сведения о популяционных мозаиках деревьев, сохранившихся в естественной среде обитания. В качестве основного примера рассмотрим вид, по которому существует наиболее полная информация: зубр (*Bison bonasus*). В позднем голоцене его ареал охватывал Западную, Центральную, Восточную Европу и Кавказ. На севере Восточной Европы ареал его доходил до Балтийского моря, на юге - до Черного и Азовского морей. До XVI-XVIII веков зубры были обычными обитателями лесов от Прибалтики до Кавказа и во множестве уничтожались во время охот. История уничтожения и реинтродукции зубра подробно изучена, что делает обоснованным заключение о его повсеместном распространении в лесах умеренного пояса в прошлом и о его первостепенном значении в создании зоогенных мозаик [9, 15, 28, 36, 43, 58, 73, 101].

Для образования зоогенных мозаик наиболее значимыми являются следующие поведенческие особенности этих стадных животных: привычки идти друг за другом, валяться на земле, уплотнять почву в местах отдыха, чесаться об одни и те же деревья. Такое поведение зубров обуславливает заметное изменение почвы и растительности мест их обитания. Пространственный консерватизм зубров, в частности постоянство мест отдыха и путей перемещения стад, приводит к набиванию троп, последние соединяют наиболее часто посещаемые места (водопои, солонцы), а также участки, используемые в отдельные сезоны. Для мест обитания зубров весьма характерно наличие участков, где они валяются и утрамбовывают почву. Такие места обычно располагаются на склонах, они лишены растительности, и здесь часто отмечаются эрозионные процессы [42].

Как показывают опыты по реинтродукции зубров в разных заповедниках (Приокско-Террасный, Центральнокавказский, Хоперский, "Беловежская пуща") [36, 40, 41], в местах стоянок этих стадных животных, на водопоях и тропах вследствие уничтожения древесной растительности возникают сообщества лугово-опушечных и лугово-степных видов. Размеры таких зоогенных полей с луговой флорой составляют от 0,1 до 3-5 га. Использование стоянок в течение одного-двух десятков лет приводит к сильному уплотнению почвы и развитию дерновинных злаков. Повреждение зубрами крупных деревьев и использование подраста в качестве корма вызывает гибель деревьев и кустарников. В лесах появляются крупные прогалины, которые соединяются широкими тропами с водопоями и кормовыми участками [6, 14, 33, 36, 42]. В летнем питании зубров преобладают луговые травы: злаки, сложноцветные и бобовые [6, 25, 27, 33, 40, 41]. Анализ списков кормовых растений зубров из "Беловежской пуши" и Приокско-Террасного заповедника [27, 40] и сравнение их с современной флорой сенокосов и пастбищ выявили их значительное экологическое сходство [63].

Примеры фито- и зоогенных мозаик в восточноевропейских широколиственных лесах

Данные о размерах площадей, необходимых для устойчивого существования элементарных популяционных единиц (МЖП) зубра, сильно варьируют. Так, в равнинных условиях стадо зубров, включающее от 5 до 15 особей, имеет стационарный участок площадью от 500 до 1 000 га, в то же время отдельные особи кочуют на большие расстояния — несколько десятков километров. В связи с тем, что зубры существуют сейчас в антропогенно преобразованных ландшафтах, количественные характеристики МЖП этого вида надо рассматривать как сугубо приблизительные. Можно только отметить, что и в восточноевропейских лесах, и на Кавказе они значительно превышают площадь выявления ЭДЕ самых крупных деревьев (табл. 4) и составляют десятки - сотни квадратных километров [14, 25, 42]. Места обитания зубров охватывают разные элементы катен: от мест стоянок на хорошо прогреваемых водоразделах и верхних частях склонов до водопойных приречных полей. В результате лес пронизывается сетью дорог и полей, которые служат каналами миграции луговой и опушечной флоры и фауны.

Сходное распространение и близкие кормовые предпочтения, видимо, были свойственны и другим стадным фитофагам, образующим "зубровый комплекс", в первую очередь турама, тарпанам [15, 52, 53, 54].

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

Сохранившиеся в лесах копытные (лоси, косули, олени и пр.) в связи со значительно меньшими размерами и невыраженной стадностью являются не такими мощными средообразователями, как зубры и подобные им виды. Они не образуют хорошо выраженных зоогенных полей, где могут устойчиво существовать комплексы дерновинных "пастбишных" трав [3, 6, 42]. Их средообразующее влияние отмечается внутри лесных сообществ. Лоси, олени, косули регулируют плотность и видовой состав подроста деревьев и кустарников, видовой состав и биомассу кустарничков, трав, мхов и пр., определяя направление сукцессии современных лесных сообществ [5, 9, 15, 18, 20, 57, 80].

Среди массовых видов копытных с огромным восстановленным ареалом, преобладающим в Европе современный лесной пояс [15, 37, 38], большое влияние на соотношение видов растений, мелких позвоночных и беспозвоночных оказывает также кабан (*Sus scrofa*) [15, 20, 79, 80]. Ландшафты, в которых устойчиво обитает кабан, включают лесные, нелесные сообщества и экотоны. В спонтанно развивающихся лесных сообществах с хорошо выраженной мозаикой окон возобновления и ВПК на перерывных кабаном участках почвы образуются внутриценотические мозаики площадью 20-30 м² и более, где почти полностью уничтожена травянистая растительность и сильно сокращена почвенная мезофауна [15, 20, 79, 80]. Заращение таких мозаик представляет собой микросукцессию. Дополнительные более мелкие мозаики создаются на лежах и тропинках этих зверей. В производных лесных, а также в луговых, опушечных, прибрежно-водных сообществах отмечены и значительно большие по площади мозаики. Четко выраженная мозаичность может и не появляться, если порой имеют площадь менее 0,1 м² или вовсе отсутствуют. В этом случае меняется только плотность и видовой состав растений, мелких позвоночных и беспозвоночных. В частности, поедая желуди, буковые и грабовые орешки, кабаны пре-

Варианты мозаики	Площадь мозаики	Время жизни мозаики	Локальные изменения экотопа в результате образования мозаики	Диагносцирующие группы растений
Мозаики, создаваемые отдельными особями				
Кротовины	До 10 дц ²	Годы	Почвенные пертурбации, улучшение аэрации, увеличение влагоемкости почв	Одно-, малолетние мезофильные травы R-стратегии, всходы деревьев и кустарников
"Лежки" кабанов	До 10 м ²	Годы	Уплотнение почв, ухудшение аэрации, уменьшение влагоемкости	Дерновинные, короткокорневищные мезофильные травы C- и ST-стратегии
Стойла зубров	Сотни м ²	Десятки лет	Уплотнение почв, ухудшение аэрации, уменьшение влагоемкости	Дерновинные, короткокорневищные мезоксерофильные травы C- и ST-стратегии
Бугры ВПК	До 10 м ²	Десятки лет	Почвенные пертурбации, улучшение аэрации, повышение влагоемкости почв	Малолетние мезофильные травы, всходы деревьев и кустарников R-стратегии
Ямы ВПК	До 10 м ²	Десятки лет	Ухудшение аэрации, уменьшение влагоемкости, развитие оглеения	Мезогигрофильные, корневищные травы, деревья и кустарники C- и ST-стратегии
Валежины	Десятки м ²	Десятки - сотни лет	Появление нового хорошо гумусированного, влагоемкого субстрата	Мхи, корневищные мезофильные травы, кустарнички, всходы деревьев и кустарников разных стратегий
Мозаики, создаваемые группами особей				
Окна распада древостоя	Сотни-тысячи м ²	Десятки лет	Обогащение почвы опадом, увеличение влажности, повышение температуры почвы и воздуха	Светолюбивые нитрофильные высокие травы, подрост деревьев и кустарников разных стратегий
Стоянки стад зубров	Тысячи м ²	Десятки лет	Уплотнение почв, ухудшение аэрации, уменьшение влагоемкости	Дерновинные, короткокорневищные мезоксерофильные травы C- и ST-стратегии
Бобровые поляны	Сотни м ²	Десятки лет	Уменьшение древесного опада, увеличение влажности, температуры почвы и воздуха	Светолюбивые, мезоксерофильные травы C- и ST-стратегии

Таблица 4 (окончание)

Варианты мозаики	Площадь мозаики	Время жизни мозаики	Локальные изменения экотопа в результате образования мозаики	Диагностирующие группы растений
Бобровые водоемы	Тысячи – десятки тысяч м ²	Десятки лет	Развитие застойного увлажнения, оглеение, ухудшение аэрации	Гигро- и гидрофильные высокие травы С- и ST-стратегии
Очаги листогрызущих насекомых	Сотни – тысячи м ²	Годы	Обогащение почвы азотом (из экскрементов и трупов насекомых), улучшение аэрации, увеличение влажности, температуры почвы и воздуха	Светлолюбивые нитрофильные высокие травы, подрост деревьев и кустарников разных стратегий

пятствуют возобновлению деревьев-эдификаторов. Наиболее часто кабаны группируются в стада по 4-8 особей, большие скопления образуются только в осенне-зимний период. Площадь МЖП у этого вида (как у всех рассмотренных копытных) выявить чрезвычайно трудно, в первую очередь вследствие обитания в ландшафтах с разной степенью антропогенной нагрузки, а также из-за значительных кочевок и изменения числа особей в стаде по сезонам.

Анализ литературы, посвященной деятельности копытных [16, 46, 56, 79, 80], позволяет выделить практически непрерывные ряды зоогенных мозаик: от самых мелких до крупных. Однако мозаики копытных, сохранившихся в современных лесных ландшафтах, малы по сравнению с таковыми зубров, туров, тарпанов и пр. и не способны поддерживать светолюбивую флору и фауну. Отсутствие природных механизмов поддержания такой флоры и фауны приводит к тому, что европейские лесные заповедники, организованные на давно освоенных территориях, теряют ее быстрее, чем территории с традиционным природопользованием [16, 63].

Мозаики, созданные бобрами. Виды рода *Castor* были самыми мощными средообразователями в доисторических лесах Северной Америки [96, 98-100, 106, 108] и большей части Евразии [15, 23, 36, 60]. Ареал евразийского бобра (*Castor fiber*) в позднем голоцене на севере Восточной Европы доходил до Белого и Балтийского, на юге - до Черного и Азовского морей. На отдельных участках в лесных областях Восточной Европы бобры сохранились на протяжении последнего тысячелетия [7, 8, 23, 36, 58], а в середине XX в. они были реинтродуцированы на большой части доисторического ареала. Средообразующая деятельность этих животных так велика, что места их современного обитания получили название "бобровые ландшафты". Среди всех воздействий как евразийского, так и канадского бобра наибольшую роль играют мелиоративные [7, 23, 84, 98, 99, 100]. Их плотины на ручьях и малых реках существенно преобразуют гидрологический режим лесных ландшафтов. Ручьи и речки превращаются в каскады прудов; площадь затопления в восточноевропейских лесах колеблется от 0,2-0,5 до 20-30, иногда - 50 га [7, 8, 23, 64, 70]. Деятельность бобров обуславливает возникновение и длительное существование в пределах лесных массивов низинных болот [7, 15, 34, 107].

Данные разных исследователей о длительности существования семейства бобров на одной и той же территории очень противоречивы и в первую очередь зависят от предшествующей истории "бобрового ландшафта". В слабо преобразованных североамериканских ландшафтах поселения бобров могут десятилетиями существовать на одном и том же участке реки [84, 98, 107]. В сильно преобразованных восточноевропейских лесных ландшафтах поселения реинтродуцированных бобров очень динамич-

ны и существуют на одном месте сравнительно недолго (5—10 лет). Предельный срок существования бобрового поселения определяется временем, в течение которого они полностью уничтожают деревья, составляющие их кормовую базу на освоенной территории. Размер участка реки, контролируемого одним поселением бобров, по данным разных авторов, колеблется от 1-2 до 10 км и более [7, 23, 59, 60, 64, 70].

Пример деятельности одной семьи (поселения) бобров в хвойно-широколиственных лесах [23]: длина каналов или участка реки, принадлежащих семье, составляет от 10² до 10³ м; протяженность вырытых в земле ходов — от 100 до 200 м; длина плотины равняется 15—30 м, а встречается и плотины длиной до 170 м. Площадь участков леса с поваленными деревьями (порубок) в зависимости от величины семьи и длительности ее жизни на одном месте варьирует от 0,1 до 3,0 га. Особый режим береговой полосы формируется вдоль рек и ручьев, где бобры валят деревья в первую очередь. До 80% бобровых погрызов обычно сосредоточено в 10-20-метровой полосе. Здесь формируются прирусловые поляны размером примерно 25 X 300 м, на которых начинают преобладать лугово-опушечные травы [59, 70]. Вследствие избирательной поедаемости кормов изменяется соотношение древесных видов на освоенной территории [8, 15, 34, 69, 70, 84]. Довольно часто берега, подрытые ходами бобров, оседают и проваливаются, образуя сплавины, русло реки делится на протоки. Каналы, вырытые бобрами, их дорожки на воде используются как транспортные магистрали сухопутными, околотовными и водными животными. Бобровые пруды во время засух служат водоемами для птиц и зверей. Поляны порубок и околицованные деревья дают дополнительный корм диким копытным, зайцам, мышевидным грызунам; зимой некоторые млекопитающие концентрируются вокруг бобровых "лесосек".

Созданный деятельностью бобров особый "бобровый ландшафт" [69] осваивают птицы, ранее здесь не жившие: чирки, крохали, кряквы. Мелководье и пруды обеспечивают отличные условия для нереста рыб и земноводных [7, 15]. Домики (хатки) и многочисленные ходы и норы бобров используются как постоянное жилье или временное убежище от врагов и неблагоприятных условий многими животными. По наблюдениям Барабаш-Никифорова [8] за 190 норами и домиками бобров в Воронежском заповеднике оказалось, что чаще всего в них встречаются: водяная крыса (40% от всех встречаемых животных), прочие мышевидные (16,8%), ужи (17,4%). Обычные обитатели покинутых бобрами нор, ходов, хаток: землеройка, выхоль, кутора, гадюка, веретеница, лесной хорек, медянка, болотная черепаха и др.

Оценивая разнообразную средообразующую деятельность бобров, следует обратить внимание на их роль в динамике растительности [84, 96, 98—100, 106]. Так, исследования в заповеднике "Брянский лес" показали [24], что движущей силой сукцессионных процессов в долинах малых рек в отличие от водоразделов выступает популяционная жизнь бобра. Наиболее значимы здесь: 1) строительство запруд, при котором изменяется почвенно-гидрологический режим территории и создается наиболее крупная мозаика растительного покрова; 2) использование территории по "переложной" системе, определяющее циклическое развитие сообществ и их пространственное перераспределение вдоль реки [24, 59, 69]. При восстановлении популяций бобра на малых водотоках возрождается циклический путь развития растительности - от водно-болотных и опушечных сообществ на месте действующих поселений к луговым и лесным на месте заброшенных поселений. В результате поддерживается высокое ценотическое и видовое разнообразие в долинах ручьев и малых рек.

Мозаики, формируемые листо- и хвоегрызущими насекомыми и грибами. Другая крупная группа видов, ответственная за организацию мозаик в лесах, - хвое- и листогрызущие насекомые. Так, при массовых вспышках численности зеленой дубовой листовертки (*Tortrix viridana*) деревья подвергаются столь сильному повреждению, что это отражается на абиотическом режиме и продукционных процессах. Зоогенная дефолиация и последующее изменение режима и интенсивности биоценотических процессов приводят к изменению состава, ритма развития, продуктивности травяного покрова. Увеличивается интенсивность солнечной радиации на поверхности почвы,

повышается температура воздуха и почвы на несколько градусов [21, 30, 31]. Подстилка в подстилку богатых азотом экскрементов листогрызов влияет на газовый режим припочвенного слоя воздуха. Экскременты - центры массового развития микроорганизмов, поэтому интенсивность выделения углекислого газа в поверхность подстилки увеличивается в 2-3 раза. У деревьев с объединенной кроной резко уменьшается транспирация, расход воды из корнеобитаемого слоя замедляется, что ослабляет конкуренцию трав и деревьев за влагу. В годы массового размножения насекомых усиленно развиваются лесные и опушечные травы. Так, по данным Злотина и Ходашевой [32], в Курском заповеднике на участках, где листовертка создает прорывы в пологе леса, сныть (*Aegopodium podagraria*) и ломонос (*Clematis recta*) цветут обильнее, чем на неповрежденных участках, у них больше высота, средняя масса, суммарная листовая поверхность. Видовое разнообразие трав при повреждении деревьев насекомыми возрастает в основном за счет светолюбивых и нитрофильных видов.

В современных лесах очень трудно найти участки для оценки естественных размеров мозаик листо- и хвоегрызущих насекомых. Вероятно, в доисторических лесах они были сравнимы с размерами окон, возникающих вследствие естественной смерти старых деревьев [110, 114]. Локальное размножение листогрызущих видов и само служит причиной образования окон. В нарушенных лесах с однородной структурой верхнего полога размеры мозаик этих насекомых в первую очередь определяются размерами выровненных участков.

Сходную мозаику образуют древоразрушающие грибы [65]. Исследования на Среднем Урале (заказник Сабарский) позволили получить данные о размерах и роли грибных мозаик в спонтанном развитии разновозрастных хвойно-широколиственных лесов. Причина появления локальных окон площадью от 100-300 м² до 1-3 га - возбудители корневых гнилей: опенок осенний (*Armillariella mellea*) и корневая губка (*Heterobasidium annosum*), образующие комплексные очаги совместно со стволовыми насекомыми-ксилофагами. Эти грибы вызывают массовое усыхание пихты и ели, что приводит к усиленному развитию лиственных видов деревьев: в основном липы, а также вяза, клена остролистного и березы. После формирования лиственного полога активность корневых гнилей сильно снижается. Под лиственными деревьями идет активное возобновление и развитие пихты и ели, которые затем выходят в первый ярус. В результате в массивах разновозрастных хвойно-широколиственных лесов возникает достаточно сложная мозаика популяционных луков лиственных и хвойных деревьев, отражающая различные стадии развития и угасания очагов возбудителей корневых гнилей (неопубликованные данные Е.А. Прудникова). Грибные мозаики, как и мозаики листо- и хвоегрызущих насекомых, в ненарушенных лесах, вероятно, сопоставимы по размерам с окнами, возникающими в результате смерти крупных деревьев от старости; в производных лесах они на порядок больше окон возобновления [65].

Мозаики, образованные мелкими роющими позвоночными. Большое значение в образовании мозаик имеют и роющие виды животных [1-3, 17]. В результате копания нор почва в местах выбросов становится более рыхлой, улучшается ее аэрация, меняется режим влажности, на поверхность выносятся материалы нижних почвенных горизонтов, в них идут активные почвообразовательные процессы; возникает зоогенный микрорельеф [1-4, 12, 19, 47, 50]. Изменения физико-химических свойств почвы способствуют изменению видового состава и обогащению педофауны, в том числе видами позвоночных (роющие амфибии, мышевидные грызуны, ящерицы, желтобрюхи) и беспозвоночных животных. По этим проявлениям деятельность роющих животных в какой-то степени можно сопоставить с образованием вывалов.

Рассмотрим некоторые факты средообразующей деятельности роющих животных: **крота (*Talpa europaea*) и барсука (*Meles meles*).** Порой кротов имеют относительно небольшие размеры: так, в пойменных широколиственных лесах диаметр выброса равен 36 см, а высота - 11 см; за один год на 1 га кроты делают около 3 x 10⁴ выбросов,

что составляет примерно 10 м³; площадь выбросов - 220 м², или около 2% от обследованной территории [1, 4, 50]. Тем не менее в результате ежегодной деятельности кротов в конце концов почти вся территория оказывается перерытой. Несмотря на небольшие размеры порою, на них приживается подрост некоторых деревьев, кустарников и лугово-опушечные травы [47].

Колониальные поселения барсуков в широколиственных и хвойно-широколиственных лесах занимают площадь от 130 до 600 м². Они включают утоптанную площадку с системой входных отверстий, тропы и холмики выброшенного грунта. Число покопок барсука колеблется от 80 до 270 тыс. на 1 га, средний объем - около 400 м³. Наличие разных микроместообитаний, связанных с жизнедеятельностью этого вида, приводит к развитию на них не только обычных для данного сообщества растений, но и рудеральных и зоохорных видов [12, 19].

Кроме перечисленных двух видов в лесных ландшафтах встречается значительное количество различных землероев как среди мелких позвоночных (грызунов и насекомоядных), так и беспозвоночных [56, 79]. Отдельные порою, почвенные ходы и выбросы - это локальные явления, но совокупность их усиливает гетерогенность экопта, что имеет последствия в масштабах всего биоценоза [16, 117].

СРАВНЕНИЕ МОЗАИК АВТОТРОФОВ И ГЕТЕРОТРОФОВ

Представленные примеры показывают, что зоо- и микогенная мозаичность - столь же характерное свойство лесных ландшафтов, как и фитогенная мозаичность. Размеры пространственных изменений, вызванных жизнедеятельностью гетеротрофов, весьма различны и образуют практически непрерывные ряды от сантиметров до сотен - тысяч метров. Для исследований структурно-функциональной организации лесных биоценозов наибольшее значение имеют мозаики, размерно сопоставимые с мозаиками, возникающими в процессе популяционной жизни деревьев. Наиболее близки по размерам и отчасти по средообразующему эффекту: 1) ВПК, с одной стороны, и кротовины, порою кабанов, выбросы барсуков и пр., с другой; 2) окна возобновления, окна, образованные листо- и хвоегрызущими насекомыми и грибами, разные элементы бобрового ландшафта, стояночные зубровые поляны и пр. (табл. 4).

Несомненно, фитогенные и зоогенные воздействия не тождественны. Специфические воздействия животных на почву: выпатывание, унавоживание, уплотнение или разрыхление и т.д. - вызывают иные изменения субстрата, чем при образовании ВПК и окон возобновления. Это приводит к более существенному изменению видового состава растений, набора экологических групп и т.п. Так, деятельность зубров сопровождается появлением лугово-степных растений в местах их обитания, а деятельность бобров - лугово-болотных видов. Кроме того, среди средообразователей мозаики гетеротрофов по размерам значительно больше, чем мозаики фитотрофов (табл. 4). Именно существование крупных популяционных мозаик гетеротрофов определяло в прошлом интеграцию отдельных элементов лесного биоценозического покрова в климакс-мозаику.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Концепция популяционной организации биоценозического покрова позволяет новому решить наиболее существенные теоретические и практические задачи сохранения видового разнообразия. Выявление основного набора популяционных мозаик средообразователей (ключевых видов), их количественная характеристика и определение сопряженных наборов подчиненных видов позволяет реконструировать потенциальный состав и структуру биоценозического покрова модельных ландшафтов. Сравнивая видовой состав и структуру конкретных сообществ и реконструированного, принятого за эталон, можно количественно оценить степень их сукцессионной нарушенности и установить уровень видовых потерь.

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

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

Работа выполнена на средства, выделенные по ГНТП "Биоразнообразие".

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Абатуров Б.Д.* // *Pedobiologia*. 1968. Bd. 8. S. 239.
2. *Абатуров Б.Д.* Биопродукционный процесс в наземных экосистемах. М.: Наука, 1979. 128 с.
3. *Абатуров Б.Д.* II Растительные животные в экосистемах суши. М.: Наука, 1986. С. 7.
4. *Абатуров Б.Д., Карпачевский Л.О.* II Почвоведение. 1965. № 6. С. 24.
5. *Абатуров Б.Д., Смирнов К.А.* II Бюл. МОИП. Отд. биол. 1992. Т. 97. № 3. С. 3.
6. *Александров В.Н., Голгофская К.Ю.* II Тр. Кавказского гос. заповедника. 1965. Вып. 8. С. 129.
7. *Балодис М.М.* Бобр. Рига: Зинатне, 1990. 271 с.
8. *Барабаш-Никифоров И.И.* Бобр и вухоль как компоненты водно-берегового комплекса. Воронеж: Изд-во ВГУ, 1950. 107 с.
9. *Баширов Ив.* II Кавказский зубр. М.: Гл. упр. по заповеди, и зоосадам, 1940. С. 3.
10. *Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.* Экология. М.: Мир, 1989. Т. 1. 666 с; Т. 2. 572 с.
11. Биология охраны природы. М.: Мир, 1983. 234 с.
12. *Бородин П.Н.* II Эколого-фаунистические исследования в нечерноземной зоне РСФСР. Саранск, 1983. С. 5.
13. *Васенов И.И., Таргульян В.О.* Ветровал и таежное почвообразование. М.: Наука, 1995. 245 с.
14. *Вейнберг П.И.* II Роль крупных хищников и копытных в биоценозах заповедников. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1986. С. 131.
15. *Верещагин Н.К., Русанов О.С.* Копытные северо-запада СССР. Л.: Наука, 1979. 308 с.
16. Восточноевропейские широколиственные леса/Под ред. О.В. Смирновой. М.: Наука, 1994. 364 с.
17. *Гиляров М.С.* // Докл. АН СССР. 1951. Т. 79. № 4. С. 69.
18. *Гусев А.А.* II Бюл. МОИП. Отд. биол. 1983. Т. 88. Вып. 6. С. 46.
19. *Дворников М.Г., Дворникова Н.П., Коробейникова В.П.* // Экология. 1994. № 5. С. 108.
20. *Динесман Л.Г.* Влияние диких млекопитающих на формирование древостоев. М.: Лесн. пром-сть, 1961. 165 с.
21. *Домников Г.В.* II Гетеротрофы в экосистемах центральной лесостепи. М.: Наука, 1979. С. 86, 105.
22. *Дыренков С.А.* Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука, 1984. 176 с.
23. *Дьяков Ю.В.* Бобры европейской части Советского Союза. М.: Моск. рабочий, 1975. 480 с.
24. *Евстигнеев О.И.* // Проблемы сохранения разнообразия природы степных и лесостепных регионов. М.: KMK Sci. Press, 1995. С. 116.
25. *Жесткова И.А.* // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1988. Т. 93. Вып. 4. С. 30.
26. Жизнеспособность популяций. Природоохранные аспекты /Под ред. М. Сулей. М.: Мир, 1989. 224 с.
27. *Заблоцкая Л.В.* // Тр. Приокско-Террасн. гос. заповеди. Вып. 17. М., 1957. С. 66.
28. *Заблоцкий М.А.* // Природа. 1948. № 26. С. 40.
29. *Заугольнова Л.Б., Жукова Л.А., Попадюк Р.В., Смирнова О.В.* // Проблемы устойчивости биологических систем. М.: Наука, 1992. С. 51.
30. *Злотин Р.И.* II Средообразующая деятельность животных. М.: Наука, 1970. С. 44.
31. *Злотин Р.И.* // Средообразующая деятельность животных. М.: Наука, 1970. С. 54.
32. *Злотин Р.И., Ходашева К.С.* Роль животных в биологическом круговороте лесостепных экосистем. М.: Наука, 1974. 123 с.
33. *Казьмин В.Л., Смирнов К.А.* // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1992. Т. 97. Вып. 2. С. 26.
34. *Канышев В.Я.* // Экология наземных позвоночных северо-запада СССР. Петрозаводск, 1986. С. 92.
35. *Карпачевский Л.О., Строганова М.Н.* // Почвоведение. 1981. № 5. С. 83.
36. *Кириков С.В.* Изменение животного мира в природных зонах СССР. М.: Наука, 1960. 156 с.
37. *Кириков С.В.* Человек и природа восточноевропейской лесостепи в X - начале XIX вв. М.: Наука, 1979. 181 с.
38. *Киселева Е.Г.* // Тр. Окского гос. заповеди. 1974. Вып. 10. С. 195.
39. *Короткое В.Н.* // Биол. науки. 1991. № 8. С. 7.
40. *Корочкина Л.Н.* // Беловежская пуша. Вып. 3. Минск, 1969. С. 120.
41. *Корочкина Л.Н.* // Беловежская пуша. Вып. 6. Минск, 1972. С. 110.
42. *Корочкина Л.Н.* // Беловежская пуша. Вып. 7. Минск, 1973. С. 148.
43. *Кулагин И.М.* // Изв. Российской акад. наук. 1918. С. 1649.
44. *Миркин Б.М.* Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука, 1985. 136 с.
45. *Миркин Б.М.* // Журн. общей биологии. 1990. Т. 11. № 3. С. 316.
46. Млекопитающие в наземных экосистемах. М.: Наука, 1985. 289 с.
47. *Наумов Н.П.* Экология животных. М.: Сов. Наука, 1955. 533 с.
48. *Наумов Н.П.* // Очерки по истории экологии. М.: Наука, 1970. С. 106.
49. *Одум Ю.* Экология. М.: Мир, 1975. 740 с.
50. *Пахомов А.Е., Булохов В.Л., Бобылев Ю.Л.* // Охрана и рациональное использование защитных лесов степной зоны. Днепропетровск, 1987. С. 106.
51. *Пианка Э.* Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 399 с.
52. *Пучков П.В.* // Вестн. зоологии. 1991. № 5. С. 45.
53. *Пучков П.В.* // Вестн. зоологии. 1992. № 1. С. 58.
54. *Пучков П.В.* // Вестн. зоологии. 1993. № 1. С. 63.
55. *Раменский Л.Г.* Ц Сов. ботаника. 1935. № 4. С. 25.
56. Растительные животные в экосистемах суши. М.: Наука, 1986. 189 с.
57. *Реймерс Н.Ф.* // Охотоведение. 1972. Вып. 1. С. 67.
58. *Русский М.* // Уч. зап. Казан. вет. ин-та. 1898. Т. 15. Вып. 5-6. С. 325.
59. *Синицин М.Г., Русанов А.В.* // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1989. Т. 94. Вып. 5. С. 30.
60. *Скалон В.Н.* Бобры Северной Азии. М.: МОИП, 1951. 208 с.
61. *Скворцова Е.Б., Уланова Н.Г., Басевич В.Ф.* Экологическая роль ветровалов. М.: Лесн. пром-сть, 1983. 192 с.
62. *Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Попадюк Р.В.* // Журн. общ. биологии. 1993. Т. 54. № 4. С. 438.

63. Смирнова О.В., Попадюк Р.В., Заугольнова Л.Б., Ханина Л.Г. //Лесоведение. 1997. № 1. С. 18.
64. Ставровский Д.Д. Бобры Березинского биосферного заповедника. Минск: Ураджай. 1986. 111с.
65. Спороженко В.Г. //Лесоведение. 1992. № 5. С. 64.
66. Сукачев В.Н. Избр. тр. Основы лесной типологии и биогеоценологии. Т. 1. Л.: Наука, 1972. 418 с.
67. Турков В.Г. / Структура и динамика биогеоценозов Урала. Свердловск: Изд-во Урал, унта, 1985. С. 3.
68. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 196 с.
69. Фадеев Е.В. // Природа и сельскохозяйственное районирование СССР. М., 1981. С. 110.
70. Феклистов П.А. //Лесн. журн. 1984. № 6. С. 33.
71. Фридман В.С. К вопросу об экологической истории и родственных связях белоспинного дятла (*Dendrocopos leucotos* Bechst., 1803). М.: КМК Sci. Press. 1995. 52 с.
72. Хлебосолов В.И. //Успехи соврем. биологии. 1995. Т. 115. Вып. 1. С. 75.
73. Цалкин Р.И. //Бюл. МОИП. Отд. биол. 1961. № 1. С. 23.
74. Ценопопуляции растений. М.: Наука, 1988. 184 с.
75. Чистякова А.Л. // Биол. науки. 1991. № 8. С. 30.
76. Шварц С.С. //Зоол. журн. 1967. Т. 66. № 10. С. 1456.
77. Шилов И.А. // Популяционные проблемы в биогеоценологии. Чтения памяти В.Н. Сукачева. VI. М.: Наука, 1988. С. 5.
78. Шилов И.А. // Экология популяций: структура и динамика. Материалы совещания. Ч. 1. М., 1995. С. 3.
79. Экологическая оценка местообитаний лесных животных. Новосибирск: Наука, 1987. 216 с.
80. Экология, морфология, использование и охрана диких копытных. М.: Наука, 1989. 340 с.
81. Acker S.A. //J. Veg. Sci. 1990. V. 1. № 5. P. 683.
82. Allen T.F.H., Starr T.B. Hierarchy: perspectives for ecological complexity. Chicago: Univ. of Chicago, 1982. 216 p.
83. van Andel J. // I Proc. of VI Internat. Ecol. Congr. Manchester, 1994. P. 30.
84. Barnes W.J., Dibble E. //Canad. J. Bot. 1986. V. 66. P. 40.
85. Borman F.H., Likens G.E. Pattern and process in forested ecosystem: disturbance, development and steady state based on the Hubbard Brook ecosystem study. N.Y.: Springer, 1979. 253 p.
86. Brokaw N.V.-L. //The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Orlando etc.: Acad. press, 1985. P. 53.
87. Colic D.N., Landers P.B. //Ecol. applications. 1996. V. 6. № 1. P. 168.
88. Collins S.L., Glenn S.M., Roberts D.W. //J. Veg. Sci. 1993. V. 4. № 2. P. 149.
89. Debussche M., Lepart J. // Landscape Ecology. 1992. V. 6. № 3. P. 133.
90. Denslow J.S. //Annual Rev. Ecol. and System. 1987. V. 18. P. 431.
91. Everett R.L., Lehmküh J.F. //Wildlife Soc. Bull. 1996. V. 24. № 2. P. 1.
92. Falinski J.B. //Vegetatio. 1978. V. 38. № 3. P. 175.
93. Forest Succession: Concept and Application. Berlin, N.Y.: Springer, 1981. 517 p.
94. Gatzuk L.E., Smirnova O.V., Vorontiova L.I., Zaugolnova L.B., Zhukova L.A. // J. Ecol. 1980. V. 68. P. 675.
95. Grime J.P. Plant strategies and vegetation processes. N.Y., 1979. 222 p.
96. Hammerson G.A. // Nature Areas J. 1994. V. 14. № 1. P. 44.
97. Hartshorn G.S. //Tropical trees as living systems. Cambridge: Univ. press, 1978. P. 617.
98. Ives R.L. //J. Geomorphology. 1942. V. 5. P. 191.
99. Johnston C.A., Naiman R.J. // Landscape Ecology. 1987. V. 1. № 1. P. 47.
100. Johnston C.A., Naiman R.J. //Ecology. 1990. V. 71. № 4. P. 1617.
101. Krasinski Z.A., Bunevich A.N., Krasinska M. // Parki Narodowe i Rezerваты Prrody. 1994. T. 13. № 4. S. 25.
102. Lepart J., Debussche M. // Landscape boundaries. Consequences for biotic diversity and ecological flows. N.Y.: Springer-Verlag, 1992. P. 76.
103. Levey D.J. // Ecology. 1988. V. 69. № 4. P. 1076.
104. Van der Maarel E. //J. Veg. Sci. 1993. V. 4. P. 733.
105. Mladenoff D.J. // Ecology. 1987. V. 68. P. 1171.
106. Naiman R.J. // BioScience. 1988. V. 38. № 11. P. 750.
107. Naiman R.J., Johnston C.A., Kelley J.C. // BioScience. 1988. V. 38. № 11. P. 753.
108. Naiman R.J., Pinay G., Johnston C.A., Kelley J.C. //Ecology. 1994. V. 75. № 4. C. 905.
109. O'Neill R.V., De Angelis D.L., Waide J.B., Allen T.F.H. A hierarchical concept of the ecosystem. Princeton, New Jersey: Princeton Univ. Press, 1986. 196 p.
110. Popadyouk R.V., Smirnova O.V., Evsligneev O.I., Yanitskaya T.O., Chumatchenko S.I., Zaugolnova L.B., Korotkov V.N., Chistyakova A.A., Chanina L.G., Komarov A.S. Current state of broad-leaved forests in Russia, Belorussia, Ukraine: historical development, biodiversity, structure and dynamic. Pushchino, 1995. 74 p.
111. Schaefer R.I. // Canad. J. Forest. Res. 1989. V. 19. № 3. P. 1.
112. Schowalter T.D. //The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Orlando etc.: Acad. press, 1985. P. 235.
113. Schupp E.W., Howe H.F., Augspurger C.K. // Ecology. 1989. V. 70. № 3. P. 562.
114. Smirnova O.V., Popadyouk R.V., Evstigneev O.I., Minaeva T.Yu., Shaposhnikov E.S., Morozov A.S., Yanitskaya T.O., Kuznetsova T.V., Ripa S.I., Samokhina T.Yu., Romanovskii A.M., Komarov A.S. Current state of coniferous-broad-leaved forests in Russia and Ukraine: historical development, biodiversity, dynamic. Pushchino, 1995. 77 p.
115. Stumpel A.H.P., Kalkhoven J.T.R. //Vegetatio. 1978. V. 37. P. 163.
116. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Orlando etc.: Acad. press, 1985. 472 p.
117. The mosaic-cycle concept of ecosystems //Ecol. studies. 1991. V. 85. 105 p.
118. The population structure of vegetation. Handbook of vegetation science. Dordrecht, Boston, Lancaster, 1985. 362 p.
119. Watt A.S. //J. Eco. 1925. V. 13. P. 27.
120. Whittaker R.H., Lewin A.S. //Theor. Popul. Biol. 1977. V. 12. № 2. P. 117.

Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов
РАН, Москва

O.Y. SMIRNOVA

POPULATION ORGANIZATION OF BIOCECENOSIS DESIGN OF FOREST LANDSCAPES

Center on Problems of Forest Ecology and Productivity,
Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

In according to the population paradigm the biogeocenosis design of the Earth is presented as a multitude of coexisting populations. An elementary population unit (minimum viable population) consists of some individuals which supports a complete regeneration cycle in the minimum area. This unit of any taxon has specific features, such as the time of the complete regeneration cycle (or time of turnover), minimum space and density level. An ecosystem is a part of multispecies population mosaics; its size is that of elementary population units of key species. The main parameters of the population mosaics in East European forest landscapes have been well investigated only for tree key species. The population mosaics of animal and fungi key species should be investigated in details. It is important to reconstruct the population mosaics of the species exterminated by human activity. The mosaic-cycle concept for an ecosystem (the concept of climax as hierarchy of population mosaics of key species) causes determining the correlation between structural and taxonomic diversity. The maximum taxonomic diversity in a climax landscape develops due to the structural diversity of population mosaics in all key species of the biota and spatial-temporal heterogeneity of this mosaics. This approach permits to reconstruct climax landscapes in destroyed areas and elaborate models of ecosystem management for conservation of biodiversity.