

УДК 573*57.07*581*591.5

КОНЦЕПЦИЯ КОМПЛЕМЕНТАРНОСТИ КАК ОСНОВА МОДЕЛЬНЫХ И НАТУРНЫХ РЕКОНСТРУКЦИЙ ПОТЕНЦИАЛЬНОЙ БИОТЫ В УСЛОВИЯХ СОВРЕМЕННОГО КЛИМАТА

О.В. Смирнова, А.П. Гераськина, А.А. Алейников

*Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, 117485, Россия, г.
Москва, ул. Профсоюзная, 84/32*

E-mail: ovsinfo@gmail.com

«Far more than any other species in the history of life on Earth, humans alter their environments by eliminating species and changing ecosystem function, thereby affecting the very future of evolution»... «This is at least in part because the ecological consequences of the historical losses are unknown and even unimagined» [1].

Аннотация. С позиций экологии экосистем обоснована огромная роль понятия «комплементарность» в познании механизмов устойчивого существования природной (доантропогенной) Биоты. Проведено сопоставление структурно-функциональной организации палеобиоты Северной Евразии и сохранившихся до настоящего времени ее фрагментов – современных Биот – в основных типах заповедников. Показана неполночленность современных Биот ООПТ и ее основная причина: непосредственное или опосредованное уничтожение ключевых видов, определявших возможность существования больших групп подчиненных видов.

Установлено, что по мере усиленного антропогенного освоения Северной Евразии фрагменты («осколки») Биоты всё в меньшей степени способны поддерживать экосистемные функции Биосферы.

Сделано заключение о необходимости развития в настоящее время принципиально нового направления в охране природы: «*Pleistocene Rewilding*»,

сформированного на мировом уровне в результате осознания необходимости активного восстановления биосферных функций живого покрова Земли.

Ключевые слова: комплементарность, ключевые виды, биота, палеоэкология, историческая экология, заповедники, Pleistocene Rewilding.

ФОРМИРОВАНИЕ КОНЦЕПЦИИ КОМПЛЕМЕНТАРНОСТИ И ЕЕ СВЯЗЬ С ОСНОВНЫМИ КОНЦЕПЦИЯМИ ЭКОЛОГИИ БИОСИСТЕМ

Современное состояние Биоты Земли вызывает серьезные опасения в отношении возможностей поддержания устойчивого гидрологического режима, климата и других экосистемных функций Биосферы, необходимых для выживания человечества [2]. Именно поэтому особо значимыми становятся уникальные фрагменты живого покрова Земли, которые рассматриваются как природные образования – эталоны полноценной реализации экосистемных функций.

История создания «особо охраняемых природных территорий» – ООПТ длительная и сложная. Наиболее четко задача охраняемых природных территорий в нашей стране сформулирована в книге: Н.Ф. Реймерса и Ф.Р. Штильмарка «Особо охраняемые природные территории» (1978 г.)

«Так или иначе, сегодня можно со всей определенностью сказать, что стержневая линия в создании заповедников, национальных парков утвердилась, их прямые цели определились: это - сохранение ранее не нарушенного природного комплекса для обозрения, изучения и контроля за его изменениями во времени, стр.2» [3]. Приведенная выше формулировка целей и задач ООПТ позволяет заключить, что Биота этих «заповедных» участков рассматривалась как природная или как способная восстановить природное состояние в условиях заповедного режима. Эти вполне четкие указания способствовали широкому распространению научных исследований в особо охраняемых природных территориях.

Однако, появление и бурное развития исторической экологии [4-10] и большие достижения палеоэкологии в реконструкции позднеюрмского периода развития Биоты Северной Евразии [11-26] внесли и постоянно вносят существенные изменения в оценки природного состояния ООПТ. Установлено, что существенные изменения Биоты Северной Евразии произошли на начальных этапах развития присваивающего хозяйства, в эпоху «охотников на мамонтов» [18-20, 23-26].

Однако до настоящего времени еще недостаточно сведений, которые позволили бы однозначно решать, какие параметры заповедных территорий целесообразно оценивать как природные, а какие являются результатом антропогенных воздействий, предшествующих заповеданию. В рамках этой идеологии открытым остается и вопрос о доле поверхности Земли, которую необходимо исключить из природопользования для восстановления и устойчивого поддержания экосистемных функций Биосферы.

По мере накопления палеоэкологических и исторических данных формируется представление, что в настоящее время на Земле нет территорий (кроме полярных пустынь), Биота которых не была бы в той или иной мере преобразована человеком, и что эти преобразования привели к изменениям климата, гидрологического режима, биологической продуктивности и видового разнообразия [4,7,9].

В результате осознания биотических потерь, предшествовавших созданию ООПТ, формируется представление, что решение проблем устойчивого существования живого покрова Земли должно основываться не только на сохранении «осколков» природного Биоразнообразия, но и на его восстановлении [1,2,9,10]. При этом на современном уровне знаний задачи восстановления природной биоты не могут ограничиваться реинтродукцией отдельных видов, они должны быть ориентированы на возможно полное воссоздание доантропогенной Биоты на модельных полигонах в ООПТ и подобных организациях.

В качестве примера такой деятельности целесообразно рассматривать Плейстоценовый парк С.А. Зимова: www.pleistocenepark.ru/ru/news

Теоретические основы оценки степени сохранности Биоты заповедных территорий менялись по мере смены парадигм в экологии. Существенное влияние на формирование современных представлений о потенциальном покрове заповедных территорий оказали классические концепции: «gar-mosaic», «mosaic-cycle concept», «natural disturbunce», «key species» и «ecosystem engineer», «facilitation model», «potentielle naturliche vegetation» [27-36]. Все эти концепции в той или иной мере посвящены проявлениям мутуалистических взаимоотношений между организмами и популяциями, поскольку, по представлениям многих исследователей, именно эти отношения характерны для «климаксных» по Ю. Одуму [37] экосистем. При этом в последние десятилетия в экологии, именно в этом отношении, широко используется термин «комплементарность», ранее получивший распространение в химии, молекулярной биологии и генетике.

Анализируя экологические работы предшествующего времени, можно выделить два направления исследований по сути посвященных комплементарности (без использования этого термина):

1) *сменяемость во времени групп особей или популяций разных видов в процессе использования одних и тех же ресурсов среды.* Самые ранние из известных в нашей стране исследований посвящены изменениям времени и интенсивности ростовых и продукционных процессов широколиственных деревьев [38]; изменениям потребностей в ФАР по мере развития подроста разных видов широколиственных деревьев [39,40] изменениям темпов ростовых процессов в синузиях эфемероидов и летневегетирующих трав широколиственных лесов [41, 42].

2) *создание особями и популяциями одних видов благоприятных условий (ресурсов, местообитаний), необходимых для устойчивого существования особей и популяций других видов.*

Этот тип взаимоотношений отражен во всех перечисленных выше классических концепциях современной экологии экосистем; наиболее яркие примеры приведены при описании исследований популяций животных, рассматриваемых как ключевые виды: «key species», «ecosystem engineer» [28,29, 32-35].

Аккумуляцию исследований посвященных комплементарности в экологии биосистем, переосмысленную в соответствии с концепцией «ключевых видов» мы рассматриваем как основу вербальных реконструкций потенциального живого покрова анализируемых территорий [2,43].

РЕКОНСТРУКЦИИ ДОАНТРОПОГЕННЫХ ЭКОСИСТЕМЫ СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ

К настоящему времени в палеоэкологии, археологии и исторической экологии накопился огромный материал, который в совокупности позволяет реконструировать состав и структуру природных экосистем Северной Евразии конца плейстоцена (поздний вюрм). Реконструкция доантропогенных ландшафтов этого времени проведена исследователями второй половины XX века на основе синтеза данных палеоэкологии о составе и структуре тундро-степей позднего вюрма [11-16, 19-21, 24-26, 44-49], палеодатировок этого времени и натурных исследований саванн Палеотропиков [32-36].

На начальном этапе реконструкции выявлен и продемонстрирован экологический параллелизм фауны тундро-степей Северной Евразии и Африканских саванн [21]. Исследователи визуализировали его в виде «биотической пирамиды», которая состоит из групп видов, предпочитающих те или иные условия обитания.

На первом уровне - виды, обитающие в открытых травяных пространствах; модельная группа в северной Евразии – лошади, в африканских саваннах – зебры. В их корме значительную долю составляют злаки, обладающие способностью отрастать после скусывания вследствие развития интеркалярных меристем, что делает эту группу растений эволюционно наиболее значимой в формировании пастбищных экосистем.

На втором уровне – виды, обитающие в лесо-лугово-степных комплексах сообществ; потребляющие как древесный, так и травяной корм. В качестве модельных обозначены наиболее мощные ключевые виды растительоядных животных: в северной Евразии – мамонты, в африканских саваннах – слоны.

На третьем-пятом уровнях – плотоядные животные, обитающие как в открытых травяных пространствах, так и в лесо-лугово-степных комплексах сообществ. Среди них на третьем уровне – мелкие и среднеразмерные хищники (хорьки, песцы, россомахи, волки и пр.); на четвертом уровне, как в северной Евразии, так и в африканских саваннах львы; на пятом – падальщики – на обеих территориях модельные виды – гиены.

По представлениям цитируемых авторов *«...экологические параллели в структуре мамонтовой фауны Евразийских тундро-степей и африканских саванн являются следствием сходных требований к ландшафтным условиям»*. При этом в характеристику «ландшафтных условий входит и тип кормов [21]

В результате дальнейших исследований палеонтологов [36-43]: была создана вербальная реконструкция живого покрова тундро-степей позднего вюрма Северной Евразии – «мамонтовых экосистем». Существенную роль в этой реконструкции сыграли углубленные исследования средообразующей деятельности экологически сходных «ключевых видов» африканских саванн. Основные особенности ландшафтов этого времени передают следующие фрагменты из статьи П.В. Пучков, 1992 №1 стр.28.

«...В плейстоцене фитоценозы «мамонтовых и прочих экосистем» характеризовались большими, чем в голоцене, производительностью и мозаичностью, повышенным удельным весом ценных для крупных фитофагов растительных ассоциаций, и в местностях с древесным покровом большей ролью парковых лесов и саванн по сравнению со сплошными лесами...».

«..Основные плейстоценовые сообщества растений часто напоминали не современные «климаксные» зональные формации, а участки их контакта (эктоны) и сообщества, находящиеся на разных стадиях растительной

сукцессии. Отсюда – повышенное локальное разнообразие биоты и большая, чем в голоцене, плотность и разнообразие крупных млекопитающих...»

...«фитоценозы с перечисленными признаками существовали на всех материках с различными типами климата, не утрачивая эти признаки при всех доюрмских климатических колебаниях (кроме местностей, покрывавшихся ледником или превращавшихся в пустыни).

Факторами, улучшавшими среду для крупных зверей, были сами крупные, особенно крупнейшие звери...». «Деятельность гигантов корректировала климатогенные изменения ценозов, делая их менее губительными для ряда животных...». «Эта деятельность была защитным механизмом сообществ от климатогенных преобразований, эффективность которого видна по отсутствию массовых некомпенсированных вымираний мегафауны при доюрмских сменах аридов и плювиалов, оледенений и межледниковий.

Устранение гигантов из экосистем в конце вюрма (или стойкое снижение их численности) в результате охотничьей деятельности вызвало ухудшение среды, нетерпимое для ряда животных, вымерших вслед за гигантами...»

Эти палеорекострукции живого покрова Северной Евразии, проведенные в 90-х годах прошлого века, постоянно подтверждаются данными находок костных остатков животных с радиоуглеродными датировками и пыльцы растений, которые позволяют детализировать облик доисторических ландшафтов в тот или иной этап истории Биоты [44-49].

Представление о Биоте доисторических ландшафтов дают также результаты исследований палеолитических поселений позднего вюрма. Так, в позднепалеолитическом поселении Сунгирь [50] в самый «холодный период позднего вюрма список костных остатков животных включал более 20 видов. Среди них: мамонт, лошадь, бизон, северный олень, бурый медведь, волк, пещерный лев, пищуха, заяц, суслик, копытный лемминг, лесная куница, песец, росомаха, сайга; тетерев и др. Очень интересна одновременная находка дикой курицы – вида, который в настоящее время обитает только в Юго-Восточной Азии.

Список растений включал ольху, дуб, липу, лещину, берёзу, ель, сосну, карликовую березку; представителей семейств злаков, сложноцветных, ирисовых и многие других цветковых растений, а также папоротники и зеленые мхи [50].

ЗНАЧЕНИЯ ПАЛЕОРЕКОНСТРУКЦИЙ ДЛЯ РЕШЕНИЯ СОВРЕМЕННЫХ ПРОБЛЕМ СОХРАНЕНИЯ ПРИРОДЫ

С позиций современной экологии палеорекострукции «мамонтных экосистем» Северной Евразии представляют огромную ценность, поскольку они характеризуют состояние Биоты этой территории до начала антропогенных преобразований. Несомненно, что оценка степени антропогенного преобразования природной Биоты необходима для совершенствования методов её сохранения, восстановления и разумного использования.

Основные достижения палеоэкологии конца 80-х – начала 90-х годов XX века, позволяющие оценить значимость концепции комплементарности для создания модельных реконструкций природного покрова, состоят в следующем:

1) авторы применяли понятие «комплементарность» в экологии (не используя этот термин) и прекрасно его проиллюстрировали, сопоставив состав и структуру экосистем «мамонтных тундро-степей» и африканских саванн Палеотропиков на популяционном и экосистемном уровнях. Надо особо отметить, что существенное увеличение полученных к настоящему времени палеоданных о составе и структуре позднеюрмских экосистем Северной Евразии («мамонтных тундро-степей») делают вполне обоснованным сопоставление их состава с составом сохранившихся до настоящего времени экосистем африканских саванн [11-15,19-26];

2) в анализируемых работах изложены представления о ключевых видах животных; показаны их основные способы преобразования среды, создающие необходимые условия жизни для сопутствующих видов. В них продемонстрирована абсолютная необходимость группы ключевых видов, в

первую очередь, самых мощных средообразователей (слонов, мамонтов), для стабильного существования Биоты в целом и, следовательно, для полноценной реализации её экосистемных функций [8-12,36,37, 48,49, 54 -57].

3) в анализируемых работах даны вербальные реконструкции доантропогенных ландшафтов: единых лесо-лугово-степных комплексов со всем их населением, организуемым гигантами, крупными фитофагами мамонтового комплекса. Эти реконструкции ставят под сомнение представления о «природных зонах» Северной Евразии, таких как сплошные сомкнутые леса, степи и пустыни [8-12,36,37, 48,49, 52 -59];

4) в них заложены научные основы современной природоохранной деятельности в национальных парках (*Pleistocene Rewilding*), где проводят эксперименты по восстановлению плейстоценовой мегафауны и возможно полного восстановления экосистем позднего плейстоцена в целом [1];

5) в них сформулирована определяющая роль БИОТЫ в формировании условий жизни на Земле. Это позволяет объяснить «парадокс доисторических пастбищ», т.е. высочайшую, по сравнению с современной, продуктивность пастбищ позднего вюрма в климатически неблагоприятных (по представлениям многих исследователей) условиях. Это также позволило объяснить «смешанный характер флоры и фауны» в вюрме, опираясь на данные о климато- и рельефообразующей роли гигантов-фитофагов мамонтового комплекса [57-59].

б) их данные о широком распространении в плейстоцене «мамонтовых экосистем», отличавшихся высочайшей продуктивностью, большим количеством и разнообразием ключевых видов животных, способствовали подтверждению представлений выдающихся геологов: И.Г. Пидопличко [51, 52], и В.Г. Чувардинского[53], «об отсутствии сплошных покровных оледенений в конце кайнозоя». В настоящее время эти представления подтверждены огромным количеством радиоуглеродных датировок находок мамонтов и сопутствующих им видов [54-55], живших (по представлениям гляциалистов) под многокилометровыми толщами льдов.

Недоучет этих глобальных по значимости представлений о составе, структуре и функционировании вюрмских (доантропогенных) ландшафтов препятствует полноценному развитию Биоты заповедных систем, несмотря на неоднократно предпринимаемые меры по частичному восстановлению (реинтродукции) их природного видового разнообразия [63].

Необходимо четко осознавать, что основу восстановления природного разнообразия заповедных территорий должно составлять представление об определяющей роли доантропогенной Биоты в поддержании оптимального гидрологического режима и климата, максимальной продуктивности и биоразнообразия [2].

СОВРЕМЕННАЯ ЗОНАЛЬНОСТЬ СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ КАК РЕЗУЛЬТАТ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ПОЗДНЕПЛЕЙСТОЦЕНОВОГО КОМПЛЕКСА КЛЮЧЕВЫХ ВИДОВ.

Существенные изменения флор и фаун на большей части Северной Евразии происходили постепенно, их современный состав полностью сформировался в позднем голоцене [4,5,51,55, 59 65-73].

Конец плейстоцена и древний голоцен (поздний и финальный палеолит)

Для этого периода характерен смешанный характер флоры и фауны, доминирование крупных фитофагов, ограниченное распространение видов деревьев и господство трав, что позволило исследователям проводить прямые аналогии между продуктивностью "мамонтовых" пастбищ и современных африканских саванн [13-15,23,41]. Карты точечных ареалов ключевых видов свидетельствуют об отсутствии членения живого покрова на зоны, аналогичные современным, рассматриваемым как элементы природной зональности [4,59,61,62].

Ранний голоцен (мезолит) К концу этого периода почти полностью уничтожены ключевые виды мамонтового комплекса, развивается охота на более мелких животных и рыболовство. Деградация мамонтового комплекса

приводит к трансформации пастбищных экосистем плакоров в детритные экосистемы [4, 59,61,62].

Средний голоцен (неолит и бронза). В этот период заметно сокращаются ареалы крупных фитофагов: тура, зубра, кулана и лошади [64-66]. Однако лесной покров еще насыщен открытыми пространствами, достаточными для сосуществования таких животных как северный олень, лось, зубр, сайга. Одновременно оформляется новый мощный фактор воздействия на живой покров, по своей силе соизмеримый с воздействиями ключевых видов – производящее хозяйство [67]. В остеологическом материале все большую долю в них составляет домашний скот [68,69]; в споропыльцевых спектрах появляется пыльца культурных злаков [70,71]. К концу среднего голоцена в результате выпаса домашнего скота, а также осенних и весенних палов для отрастания молодой травы, формируется степная зона.

Поздний голоцен (эпоха железа) завершается расчленение на «природные» зоны: тундр, лесов, степей и полупустынь в соответствии со способами природопользования: стадного оленеводства на севере; подсечно-огневого земледелия и выпаса скота на большей части современного лесного пояса; земледелия и скотоводства на юге в современном поясе степей и полупустынь [5, 68,69,71].

Наиболее значимые для современности особенности позднего голоцена:

1. оформление лесного пояса и членение его путем формирования антропогенных полей – результата выпаса домашнего скота и рубок леса; падение видового разнообразия. [61,62];

2. массовое сведение лесов для целей подсечно-огневого земледелия, оподзоливание почв, распашки лугово-степных территорий [4-10];

3. антропогенно инициированное изменение климата: «малый ледниковый период» как результат великой распашки: XII-XIII века в Западной Европе и XVI-XVIII века в Восточной Европе [4,5,72,73].

4. «холерический» (непредсказуемый) характер климата [72-74] в результате уничтожения большей части природной Биоты и масштабной замены естественной растительности сельхозугодьями.

Таким образом, в течение голоцена ключевые виды животных Северной Евразии – гиганты-фитофаги мамонтовых пастбищ и регулирующие их численность хищники были уничтожены [4,5,7,59-62], а единые биотические комплексы видов распались на фрагменты, управляемые человеком – практически единственным ключевым видом Земли.

Можно предположить, что уничтожение огромной части ключевых видов травоядных животных, которые в процессе пастьбы стимулировали транспирационную активность злаков (основной группы видов пастбищных экосистем), используя их свойства многократно отрастать после скусывания, принципиально изменило соотношение долей природных травяных и лесных экосистем и это могло существенно повлиять на изменения гидрологического режима Земли.

ПРОЯВЛЕНИЯ КОМПЛЕМЕНТАРНОСТИ В ЗАПОВЕДНИКАХ (ООПТ):

Большинство заповедников Северной Евразии в границах современного лесного пояса полностью или частично лишено ключевых видов животных, а леса частично преобразованы вследствие разных способов сельхозпользования (выборочные рубки, выпас домашнего скота в лесу) и пожаров. Наиболее долгая жизнь деревьев в основной части заповедников составляет не более, чем несколько сотен лет, – длительность одного реже двух поколений деревьев

На современном уровне знаний решение проблем восстановления максимально возможного в современных условиях биологического и структурного разнообразия Биоты заповедников должно быть основано на исследованиях палеоистории, исторической экологии, оценки соответствия ландшафтных особенностей территории потребностям устойчивого существования сохранившихся и/или реинтродуцируемых видов растений и животных, в первую очередь ключевых. Как правило, это требует

существенного увеличения размеров и ландшафтного разнообразия территорий заповедников и активных мер по восстановлению Биоты, что было запланировано в Биосферных заповедниках [63].

ЛЕСНЫЕ ООПТ

Комплементарные отношения в лесах, развивавшихся без вмешательства человека и природных нарушений в течение жизни нескольких поколений деревьев, аккумулированы в концепции («gap-mosaic») – мозаики окон возобновления, формирующихся в результате смерти одного или нескольких старых деревьев [4,5, 27-29]. Оконная мозаика естественных лесов создает: 1. *мозаичный режим ФАР*, что определяет возможность жить в одном и том же сообществе светолюбивым и теневыносливым видам деревьев, 2. *мозаичный режим увлажнения*, обусловленный разным распределением осадков; в сомкнутых участках леса значительная часть влаги задерживается на кронах и стекает по стволам, в окнах она попадает на подрост и травяной покров, быстрее просачивается в почву, создавая мозаики разных по увлажнению участков, что определяет разнообразие видов напочвенного покрова.

Мозаика окон возобновления и их спонтанное развитие описаны в хвойно-широколиственных и таежных восточноевропейских лесов. Так, например, в хвойно-широколиственных лесах в окнах диаметром 20 метров и более четко выделяется три этапа развития травяного покрова. На первом этапе, в течение первых лет после образования окна, господствует крупнотравье, где основным видом является *Urtica dioica*, а возобновление как хвойных, так и лиственных видов деревьев подавлено. На следующем этапе, в течение первого - второго десятилетий, господство крупнотравья сохраняется, но видовой состав становится более разнообразным. Господство делят такие виды трав и полукустарников, как *Calamagrostis arundinacea*, *Aconitum excelsum*, *Rubus idaeus*, др. На следующем этапе, который длится многие десятилетия в местах, где господствует вегетативный подрост липы (*Tilia cordata*) или береза (*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 europaea* L.). Картирование площадей размером 1-1.5 га показало, что окна, находящиеся на первом этапе, занимают 6-8% от всей площади, на втором этапе – 50-60%, на третьем – 20-30% (окна с господством липы) и 10-15% (окна с господством пихты и ели) соответственно [4,5,33-35,75,77].

Смена видового состава растений в окнах демонстрирует первый вариант комплементарности – *сменяемости во времени групп особей или популяций разных видов в процессе использования одних и тех же ресурсов среды* или пространственно-временное разделение в использовании ресурсов.

Смерть старого крупного дерева сопровождается сломом у основания ствола или «вывалом» – выдергиванием части корневой системы с почвенным комом, что создает новые структуры – элементы ветровально-почвенного комплекса (ВПК): бугры, западины и валежины [24, 74-77].

Это проявление комплементарности второго типа – *создания одними особями и популяциями благоприятных условий (ресурсов, местообитаний), необходимых для устойчивого существования других особей и популяций*. Каждый из этих элементов отличается экологическими режимами: температурой, влажностью, плотностью и порозностью, химическим составом и пр., что определяет существование специфических наборов видов живых существ в ВПК каждого типа [80-85]. Микроместообитания, возникающие в результате вывалов крупных деревьев, усиливают дифференциацию почвенного покрова. Так, исследования в заповеднике “Калужские засеки” показали, что западины 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 подроста деревьев преобладают виды (*Fraxinus excelsior*, *Ulmus glabra*), также выдерживающие застойное увлажнение. Бугры отличаются наибольшей сухостью почвы и только здесь встречаются *Carex pilosa*, доминирующая в более сухих широколиственных лесах. Разложившиеся валежины представляют

собой оптимальный субстрат для мхов, многих видов трав, кустарников и деревьев пионерной стратегии (*Impatiens noli-tangere*, *Urtica dioica*, *Sambucus racemosa*, *Salix caprea*, *Populus tremula* и др.)

Необходимо отметить, что даже при самом большом разнообразии элементов *gap mosaic* в исследуемых заповедных лесах, видовое разнообразие значительно сокращается при прекращении локального выпаса домашних животных в соответствии с правилами заповедного режима [76, 77].

Вывалы создают мозаику сред обитания и в почвенном покрове, что - значительно усиливает экологическое разнообразие почвенной биоты [80-85]. Проявление комплементарности в Биоте лесных почв исследованы на примере деятельности «экосистемных инженеров» – дождевых червей разных групп [86], усиливающих мозаичность почвенной среды:

1. Подстилочные виды обитают в подстилке и в гниющей древесине; они обеспечивают первичную деструкцию опада, подвергнутого выщелачиванию или предварительному разрушению микроорганизмами полифенольных и других химически стойких соединений.

2. Почвенно-подстилочные виды обитают в подстилке и в почве на небольших глубинах, они перерабатывает слаборазложившийся опад, активно перемешивают его с почвой.

3. Норные виды обитают в толще почв, в результате вертикальных миграций они перемешивают почвенные слои и формируют ходы от 1 до 8 м., создавая порозную воздушно-водную структуру почв, определяющую ее плодородие. Они питаются растительными остатками на поверхности почвы, поэтому норных дождевых червей вместе с подстилочными и почвенно-подстилочными относят к первичным гумусообразователям.

4. Собственно почвенные виды обитают внутри почвы, чаще всего до глубины 30-40 см. Они активно разрыхляют почву в ходе горизонтальных и вертикальных миграций. Они питаются растительными остатками, прошедшими через пищеварительный тракт подстилочных и почвенно-

подстилочных видов, и смешанными с почвенными частицами. Собственно почвенные виды относятся к вторичным гумусообразователям.

Разделение во времени и пространстве средообразующей деятельности дождевых червей разных функциональных групп обеспечивает необходимые условия для других групп почвенных обитателей почв: растений, животных, грибов и других организмов: корней растений, грибов, беспозвоночных (доступность элементов минерального питания, порозность среды обитания).

В свою очередь валеж, особенно последних стадий разложения или с развитым моховым покровом создает благоприятные условия для выживания дождевых червей во время засух. В валеже, как правило, обитают постилочные виды, часть жизненного цикла могут проходить почвенно-подстилочные и собственно почвенные виды, норные виды могут использовать валеж временное убежище [87-91].

Кроме дождевых червей валеж сильной степени деструкции благоприятствует развитию и других групп мезофауны (насекомых, пауков, многоножек и др.) [83].

ЛЕСНЫЕ ООПТ С РЕИНТРОДУЦИРОВАННЫМИ ЗУБРАМИ

Зубр, вместе с туром, тарпаном и другими копытными, входил в состав фауны «плейстоценовых ландшафтов»; его ареал занимал большую часть Голарктики [17,51]. В экологической структуре ключевых видов «мамонтной фауны» он занимает первый уровень вместе с большой группой фитофагов [21], питании которых преобладал травяной корм, в первую очередь злаки, обладающие способностью отрастать после скусывания в результате деятельности интеркалярных меристем

В позднем голоцене ареал зубра охватывал западную, центральную и восточную Европу и Кавказ; на севере он доходил до Балтийского, на юге – до Черного и Азовского морей [64; 92, 93]. До XVI-XVIII веков зубры – обычные обитателями лесов во множестве уничтожавшиеся во время охот. [94-102]. Полное истребление к XVI-XIX векам зубров и других мощных фитофагов

привело к серьезным изменениям живого покрова: крупные зоогенные мозаики исчезли, лесная растительность теневого типа начала доминировать. Светолюбивая флора и фауна была вытеснена из леса на антропогенные местообитания: опушки, пастбища, сенокосы, обочины дорог. В результате некогда единый живой покров распался на фрагменты, которые в настоящее время рассматриваются как самостоятельные сообщества или экосистемы.

С 1927 г. зубров начали разводить в заповедниках и национальных парках; в настоящее время самое многочисленное равнинное стадо обитает в заповеднике «Беловежская пуша», а горное – в «Кавказском заповеднике».

Анализ списков кормов зубра позволяет реконструировать облик ландшафтов, необходимых для его существования.

Во всех исследованных заповедниках совокупная доля числа видов деревьев и кустарников в корме зубров не более 20%, трав – 80% и более, среди них преобладают луговые, лугово-степные, неморальные и околородные виды, причем 60% относятся к светолюбивым видам. Сравнение списков кормовых трав зубров со списком трав сенокосных полей и пастбищ домашних животных выявил их значительное экологическое и эколого-ценотическое сходство [103-114].

Как показал опыт реинтродукции зубров на водопоях, тропах, стоянках этих животных, вследствие уничтожения древесной растительности, возникают сообщества лугово-опушечных и лугово-степных видов [112-115]. 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. Одновременно повреждение крупных деревьев и использование подроста в качестве корма вызывает гибель деревьев и кустарников. Появляются крупные прогалины в лесах, которые соединяются широкими трапами к местам водопоя и к кормовым участкам [116-118].

Сведений о размерах площадей, необходимых для устойчивого существования популяций этого вида, пока недостаточно из-за краткости

периодов наблюдений и малых площадей заповедных территорий. Кочевки зубров в течение дня по протяженности могут составлять несколько десятков км. В результате лес пронизывается сетью дорог и полян, которые служат каналами миграции луговой и опушечной флоры и фауны [98,103-105, 112, 119, 120]. Размеры полян с луговой и лугово-степной флорой составляют от 0,1 до 3-5 га. Использование стоянок в течение одного двух десятков лет приводит к сильному уплотнению почвы и развитию дерновинных злаков. Одновременно повреждение крупных деревьев и использование подростка в качестве корма вызывает гибель деревьев и кустарников. Появляются крупные прогалины в лесах, которые соединяются широкими тропами к местам водопоя и кормовым участкам [116-120].

Постоянное присутствие зубров и других крупных фитофагов определяло в доагрикультурный период принципиально иную структуру живого покрова: собственно лесные участки со свойственной им мозаикой окон возобновления и ветровально-почвенных комплексов чередовались с зоогенными полянами, очень широко были представлены экотонные сообщества. Каналами миграции для светолюбивой флоры и фауны служили тропы животных [120-122].

Копытные (лоси, косули, олени, и пр.), сохранившиеся до настоящего время в лесах, в связи с меньшими размерами и предпочтением древесных кормов, не выступают такими мощными средообразователями как зубры и подобные им виды, хотя и они вносят мозаичность в древесный полог [120-125]. Так, лоси, олени и косули, выборочно объедая верхушечные побеги у подростка деревьев и кустарников, регулируют плотность и видовой состав подростка деревьев и способствует развитию трав [124-127].

Оценка средообразующей деятельности сохранившихся до настоящего времени копытных [120-125] показывает, что формируемые ими мозаики малы, по сравнению с таковыми мозаиками зубров, и не способны поддерживать в лесах светолюбивую флору. Отсутствие природных механизмов поддержания такой флоры в лесах приводит к тому, что лесные заповедники, организованные на давно освоенных территориях с целью сохранения биоразнообразия, теряют

светолюбивую флору быстрее, чем территории с традиционным природопользованием [84,85].

Уничтожение зубров и снижение численности более мелких фитофагов в лесах отрицательно сказывается на численности и видовом разнообразии населения почвенной биоты. Как показали исследования, отсутствие экскрементов зубров препятствует развитию группы собственно почвенных дождевых червей – вторичных гумусообразователей, поддерживающих не только почвенное богатство, но и порозную структуру почв [128].

Опыты в США по удобрению высокотравной прерии жидкими экскрементами бизонов показали существенное увеличение в составе растительности злаков – предпочитаемого корма бизонов [127].

Опыты по реинтродукции зубров в заповедниках и сопоставление развития почвенной биоты на местах выпаса зубров и выпаса домашнего скота на лесных и луговых пастбищах показывает, что некоторые элементы комплементарных отношений преемственно сохранились при одомашнивании животных. Так, согласно многочисленным исследованиям на лугах и пастбищах с умеренным выпасом биомасса червей в несколько раз выше, чем на лугах и в лесах без выпаса [128-130]. После прекращения выпаса на лугах в центральных Альпах понизилось обилие и биомасса почвенно-подстилочных видов, значительно сократилось обилие собственно почвенных видов, а увеличение численности мелкого подстилочного вида *D. octaedra* оказалось не достаточным для разложения подстилки [130].

Повышение численности червей в почве на пастбищах, в особенности собственно почвенных и норных видов препятствует уплотнению почвы, которое происходит в ходе выпаса [131]. Прямая связь биомассы дождевых червей с содержанием органических веществ в почве установлена и в горных буковых лесах на севере Германии [132]. Повышение обилия дождевых червей на лугах, с выпасом зубров, показана в заповеднике «Калужские Засеки» [133]. В заповеднике «Орловское Полесье» разнообразие и биомасса дождевых червей выше на участках лесах, подверженных воздействию зубров, по

сравнению с участками леса без выпаса зубров, при этом непосредственно в разложении навоза участвуют подстилочные черви и почвенно-подстилочные черви (неопубл. данные).

ЛЕСНЫЕ ООПТ С РЕИНТРОДУЦИРОВАННЫМИ БОБРАМИ

Поскольку огромное значение в палеореконструкциях имеет полный учет ключевых видов, необходимо отметить отличие состава экологических групп «мамонтовых экосистем» плейстоцена Северной Евразии и Африканских саванн. Оно состоит в отсутствии в последних представителей семейства Бобровые (*Castoridae*). Палеоданные показывают, что, начиная с олигоцена, бобры были распространены по всей Голарктике [134]. Современный вид – *Castor fiber* в конце плейстоцена был распространен от Атлантического побережья до Прибайкалья и Монголии. На отдельных участках в лесных областях Восточной Европы бобры сохранялись на протяжении последнего тысячелетия [135-139]. В последние годы, в результате успешной реакклиматизации и последующего расселения, популяции бобра восстанавливаются на значительной части доисторического ареала, а, следовательно, постепенно усиливается значимость этого вида в преобразовании лесных ландшафтов [130-141]. Значимость комплементарных взаимоотношений бобров с другими видами настолько велика, что ее можно сопоставить с взаимоотношениями слонов и мамонтов с подчиненными видами; территории, преобразованные ими, получили название: «бобровые ландшафты» [142- 143].

ВЛИЯНИЕ БОБРОВ НА ГИДРОЛОГИЧЕСКИЙ РЕЖИМ ТЕРРИТОРИИ И ГЕОХИМИЮ ЭКОТОПОВ

Среди всех воздействий бобров на места их обитания наиболее значимы мелиоративные. Бобровые плотины на ручьях и малых реках преобразуют гидрологический режим территории: ручьи и речки превращаются в каскады прудов; значительно увеличивается водное зеркало; повышается и стабилизируется уровень почвенно-грунтовых вод; сокращается размах их колебаний при смене засушливых и влажных лет. Зарегулирование стока малых

рек при строительстве плотин бобрами увеличивает поемность долин притоков малых рек, что приводит к стабилизации температурного режима, атмосферного давления, влажности. Существенно сокращается или практически исчезает возможность природных пожаров [144-146]. Заселение бобрами различных водоемов, их активная строительная деятельность влияют на население малых рек и на биогеохимические процессы в водных экосистемах [147-149]. Исследования показали, что в результате подтопления в верхнем 15 см слое почвы содержание кальция, магния, железа и сульфата увеличились на 82-169%, общего азота, нитрата аммония на 72-295%, общего фосфора на 43%, калия на 20%. Почвы, образовавшиеся после обмеления пруда, значительно богаче лесных почв [144-151].

ВЛИЯНИЕ БОБРОВ НА РЕЛЬЕФ МЕСТНОСТИ

Деятельность бобров – один из наиболее существенных зоогенных факторов рельефообразования в долинах малых рек. Воздействие бобров на рельеф проявляется при выкапывании нор, строительстве хаток, плотин, каналов, туннелей. [141, 142, 144-146, 150-154]. В некоторых бобровых поселениях могут быть десятки нор разных типов с общей протяженностью в сотни метров. Это меняет температурный и водный режим почв, влияет на направление и скорость почвообразовательных процессов, способствует формированию микро- и нанорельефа [136, 142, 143, 151-158].

ВЛИЯНИЕ БОБРОВ НА ПОЗВОНОЧНЫХ И БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ.

Бобровые плотины на малых реках, каналы, вырытые бобрами, их дорожки на воде используют как транспортные магистрали сухопутные, околородные и водные животные. Бобровые пруды во время засухи служат водопоями для птиц и зверей; «бобровые лесосеки» и окольцованные деревья дают дополнительный корм копытным, зайцам, мышевидным грызунам; зимой некоторые млекопитающие концентрируются вокруг "бобровых лесосек". Созданный деятельностью бобров особый – "бобровый» ландшафт осваивают птицы, ранее здесь не жившие: чирки, крохали, кряквы. Мелководье и пруды на

водоразделах обеспечивают условия для нереста рыб и земноводных. Домики (хатки) и многочисленные ходы и норы бобров использует как постоянное жилье или временное убежище от врагов и неблагоприятных условий множество животных [138, 158-161]. Исследования на мелководном Киевском водохранилище показали, что деятельность бобров привела к увеличению видового состава зоопланктона. Было установлено 16 видов-индикаторов, положительно реагирующих на деятельность бобров в водоеме. Общая масса зоопланктона в бобровых прудах была в 2 – 345 раз больше, чем в контрольных. Кратность увеличения общей биомассы зоопланктона в бобровых прудах на малых реках, по сравнению с контролем, составляет 3 – 1247 раз [147,149].

ФОРМИРОВАНИЕ БОБРОВЫХ ЛАНДШАФТОВ

Все разнообразие местообитаний, формирующихся в результате топической и трофической деятельности бобров, аккумуляровано в комплекс экосистем, который включает затопленный или заболоченный лес, пруд, травяное болото, болото с подростом деревьев и кустарников [162-165]. Вся эта система местообитаний есть результат средообразующей (топической и трофической одновременно) деятельности одной семьи бобров. Затопленный лес образуются в первый год после возведения плотины. Обычно черная ольха погибает на следующий год после затопления. После гибели древостоя образуется пруд с водными и прибрежно-водными растениями, где доминируют те же виды, что и в затопленных лесах. Если плотина не ремонтируется бобрами, длительность стадии пруда составляет 2-5 лет. На реках с неглубоко врезанным руслом пруды существуют значительно дольше, максимальный срок существования пруда на реке Речица в заповеднике Брянский лес 8 лет. После оставления пруда бобрами плотина разрушается. Пруд мелеет и превращается в низинное травяное болото. Длительность стадии травяного болота – 5 и более лет. По мере дальнейшего иссушения в травяное болото начинают внедряться кустарники. Длительность этой стадии составляет

20-30 лет. По мере дальнейшего развития подростка деревьев и кустарников на территории бывшего пруда формируются черноольховые леса. Длительность формирования древесного яруса и составляет не менее 40-50 лет. Ориентировочно весь цикл развития составляет 60-80 лет. Комплексы экосистем в долинах малых рек занимают площади в десятки – сотни тысяч м²; они поддерживаются при условии непрерывного обитания бобров и использования территории по «переложной системе». Исследования, которые проводятся в заповеднике Брянский лес [166-170], составляют необходимую основу для определения размеров, состава и структуры элементов ландшафта, необходимых и достаточных для восстановления локальных популяций бобра – одного из наиболее значимых для реализации экосистемных функций Биоты ключевого вида Северной Евразии.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ работ, посвященных концепции комплементарности, позволил осознать ее интегрирующую роль в реконструкции потенциального живого покрова (потенциальной биоты) Земли на основе обобщения палеоданных, исторических данных и современных экологических исследований комплементарных взаимоотношений на примере сохранившихся ключевых видов Биоты Северной Евразии.

Сопоставление основных особенностей Биоты палеоландшафтов и БИОТ ландшафтов современных заповедников (ООПТ) демонстрирует функциональную неполноценность последних. Единые плиоцен-плейстоценовые комплексы распались на фрагменты разной степени антропогенной преобразованности, причем наибольшую роль в первичном преобразовании живого покрова Земли сыграло уничтожение крупнейших фитофагов на большей части территории Северной Евразии.

По мере антропогенного освоения Северной Евразии фрагменты («осколки») Биоты всё в меньшей степени стали способны поддерживать экосистемные функции Биосферы и наиболее актуальной становится новое направление «*Pleistocene Rewilding*», сформировавшееся на мировом уровне в

результате осознания необходимости активного восстановления природных Биот и, в первую очередь, их ключевых видов. Реализация этого нового направления, принципиально важного для природы Северной Евразии, возможна только при осознании на государственном уровне необходимости существенной помощи заповедникам в оснащении современным оборудованием, в значительном увеличении квалифицированных специалистов и в организации биосферных полигонов для экспериментальных исследований.

Исследование выполнено в рамках темы государственного задания ЦЭПЛ РАН № 0110-2018-0005, при финансовой поддержке РФФИ (16-04-00395 А)

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Donlan, J. C. Pleistocene rewilding: an optimistic agenda for twenty-first century conservation /J. C. Donlan, J. Berger, C. E. Bock, J. H. Bock, D. A. Burney, J. A. Estes, D. Foreman, P. S. Martin, G. W. Roemer, F. A. Smith, M. E. Soule, H. W. Greene // *The American Naturalist*. – 2006. – № 168 (5). – P. 660–681. [DOI:10.1086/508027](https://doi.org/10.1086/508027). [PMID 17080364](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/17080364/)
2. Smirnova, O. V. Potential ecosystem cover – a new approach to the conservation biology / O.V. Smirnova, N. A. Toropova // *Russian journal of ecosystem ecology*. – 2016. – Vol. 1 (1). – P. 1–20. DOI: 10.21685/2500-0578-2016-1-1/
3. Реймерс Н.Ф.,Штильмарк Ф.Р. Особо охраняемые природные территории/ Редакция геогр. Лит./ . 1978 г.151 с
4. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / отв. ред. О. В. Смирнова. – М.: Наука, 2004. – Кн. 1. – 479 с.
5. Восточноевропейские широколиственные леса / отв. ред. О. В. Смирнова. – М.: Наука, 2004. – Кн. 1. – 364.
6. Бобровский, М. В. Лесные почвы европейской России: биотические и антропогенные факторы формирования / М. В. Бобровский. – М. : КМК, 2010. – 359 с.

7. Реконструкция истории биоценотического покрова Восточной Европы и проблема поддержания биологического разнообразия / О. В. Смирнова, С. А. Турубанова, М. В. Бобровский и др. // Успехи совр. биологии. – 2001. – № 2. – С.144–159.
8. Бобровский, М. В. Антропобиотическая концепция в применении к эволюции почв лесной зоны / М. В. Бобровский // Проблемы эволюции почв: материалы IV всероссийской конференции. – Пущино : ОНТИ ПНЦ РАН, 2003. – С. 221–227.
9. Кульпин, Э. С. Решающий опыт / Э. С. Кульпин, В. И. Пантин // Генезис кризисов природы и общества в России. Вып. 1. – М. : Московский лицей, 1993. – 102 с.
10. Антипина, Е. Е. Некоторые проблемы изучения истории взаимодействия хозяйственной деятельности человека с природными биоценозами / Е. Е. Антипина, С. П. Маслов // Эволюционная и историческая антропоэкология. – 1994. – С. 111–120
11. Owen-Smith, N. Megafaunal extinctions: the conservation message from 11000 Years B.P. / N. Owen-Smith // *Conserv. Biology*. – 1989. – Vol. 3 (4). – P. 405–412.
12. Owen-Smith, N. Pleistocene extinctions: the pivotal role of megaherbivores / N. Owen-Smith // *Paleobiology*. – 1987. – Vol. 13. – P. 351–162.
13. Пучков, П. В. Некомпенсированные вюрмские вымирания. Сообщение 1. Крупнейшие растительоядные: эври- или стенобионты? / П. В. Пучков // *Вестник зоологии*. – 1991. – № 5. – С. 45–53.
14. Пучков, П.В. Некомпенсированные вюрмские вымирания. Сообщение 2. Преобразование среды гигантскими фитофагами / П. В. Пучков // *Вестник зоологии*. – 1992. – № 1. – С. 58–66.
15. Пучков, П. В. Некомпенсированные вюрмские вымирания. Сообщение 3. Перепромысел, «недопромысел» и другие факторы / П. В. Пучков // *Вестник зоологии*. – 1992. – № 4. – С. 73–80.

16. Верещагин, Н. К. Почему вымерли мамонты? / Н. К. Верещагин. – Л.: Наука, 1979. – 195 с.
17. Верещагин, Н. К. Ареалы копытных фауны СССР в антропогене / Н. К. Верещагин, Г. Ф. Барышников // Млекопитающие Восточной Европы в антропогене. – Л. : Изд-во ЗИН АН СССР, 1980. – С. 3–19.
18. Калякин, В. Н. Млекопитающие в экосистемах южного Ямала / В. Н. Калякин // Млекопитающие в наземных экосистемах: сб. научн. тр. – М. : Наука, 1985. – С. 67–99.
19. Пучков, П. В. Некомпенсированные вюрмские вымирания. Сообщение 4. Старый Свет: смягченный кризис / П. В. Пучков // Вестник зоологии. – 1993. – № 1. – С. 63–70.
20. Пучков, П. В. Некомпенсированные вюрмские вымирания. Сообщение 5. Кризис в Палеарктике / П. В. Пучков // Вестник зоологии. – 1993. – № 4. – С. 59–66.
21. Verechagin, N. K. The ecological structure of the “Mammoth Fauna” in Eurasia / N. K. Verechagin, G. F. Baryshnikov // Ann. Zool. Fennici. – 1992. – Vol. 28. P. – 253–259.
22. Алексеева, Л. И. Териофауна верхнего плейстоцена Восточной Европы (крупные млекопитающие) / Л. И. Алексеева. – М. : Наука, 1989. – 109 с.
23. Алексеева, Л. И. Конечная фаза развития позднеледниковой териофауны (по материалам центральных районов Русской равнины) / Л. И. Алексеева, С. В. Тихомиров // Материалы по мамонтовой фауне Северной Евразии. Тр. ЗИН АН СССР. – 1989. – Т. 198. – С. 111–118.
24. Верещагин, Н. К. Вымирание млекопитающих в четвертичном периоде Северной Евразии / Н. К. Верещагин, Г. Ф. Барышников // Тр. ЗИН АН СССР. – 1985. – Т. 131. – С. 3–38.
25. Верховская, Н. Е. Условия обитания мамонтовой фауны на северо-востоке Сибири (по палеоботаническим данным) / Н. Е. Верховская // Биогеография Берингийского сектора Субарктики: матер. X всерос.

симпозиума, 1983 г., Магадан. – Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1986. – С. 194–203.

26. Верховская, Н. Б. Мамонтовые экосистемы и причины их исчезновения / Н. Б. Верховская // Журн. общ. биол. – 1988. – Т. 49 (1). – С. 70–83.

27. Watt, A. S. Pattern and Process in plant communities / A. S. Watt // *Journal of Ecology*. – 1947. – Vol. 35 – P. 1–22.

28. Коротков, В. Н. Новая парадигма в лесной экологии / В. Н. Коротков // Биологические науки. – 1991. – № 8. – С. 7–20 –

29. The mosaic-cycle concept of ecosystem / H. Remmert (ed.) / *Ecological studies. Analysis and synthesis*. – Springer, 1991. – Vol. 85. – 168 p.

30. Чумаченко, С. И. Базовая модель динамики многовидового разновозрастного лесного ценоза / С. И. Чумаченко // Вопросы экологии и моделирования лесных экосистем: сб. науч. тр. Вып. 248. – М. : МГУЛ, 1993. – С. 147–180.

31. Чумаченко, С. И. Моделирование динамики многовидовых разновозрастных лесных ценозов / С. И. Чумаченко // Журн. общ. биол. – Т. 59. (4). – 1998. – С. 363–376.

32. Yamamoto, S. Forest gap dynamics and tree regeneration / S. Yamamoto // *J. For. Res.* – 2000. – Vol. 5. – P. 223–229.

33. Kuuluvainen, T. Gap disturbance, ground microtopography, and the regeneration dynamics of boreal coniferous forests in Finland: a review / T. Kuuluvainen // *Ann. Zool. Fennici*. – 1994. – Vol. 31. – P. 35–51.

34. The ecology of natural disturbance and patch dynamics / S. T. A. Pickett, P. S. White (ed.). – N.Y.: Academic Press, 1985. – 472 p.

35. Pattern and process in forested ecosystem: disturbance, development and steady state based on the Hubbard Brook ecosystem study / F. H. Bormann, G. E. Likens. – N.-Y. : Springer, 1979. – 253 p.

36. The afterlife of tree / A. Bobiec (ed.), B. Jaroszewicz, A. Szymura, K. Zub. – Warszawa-Hajnowka, 2005.– 252 p.

37. Одум, Ю. Экология / Ю. Одум. – М. : Мир, 1986. – Т.1. – 328 с.; Т. 2. – 376 с.
38. Лавриненко, Д. Д. Взаимодействие древесных пород в различных типах леса / Д. Д. Лавриненко. – М.: Лесная промышленность, 1965. – 247 с.
39. Евстигнеев, О. И. Особенности развития широколиственных деревьев под пологом леса при разной освещенности / О. И. Евстигнеев // Бот. журн. – 1988. – Т. 73 (12). – С. 1730–1736.
40. Евстигнеев, О. И. Отношение лиственных деревьев к свету / О. И. Евстигнеев // Биол. науки. – 1991. – № 8. – С. 20–29.
41. Горышина, Т. К. Экология травянистых растений лесостепной дубравы / Т. К. Горышина. – Л. : Изд-во ЛГУ, 1975. – 126 с.
42. Горышина, Т. К. Ранневесенние эфемероиды лесостепных дубрав Т. К. Горышина. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1969. – 321 с.
43. Смирнова, О. В. Сукцессии и климакс как экосистемный процесс / О. В. Смирнова, Н. А. Торопова // Успехи совр. биологии. – 2008. – Т. 128. (2). – С. 129–144..
44. Калякин, В. Н. О причинах и последствиях распада мамонтовых фаун / В. Н. Калякин // Успехи современной биологии. – 2014. – № 1. – С. 81–96.
45. Kalyakin, V. N. Some features of the transformation of mammal faunas of the palearctic and nearctic in the terminal cenozoic / V. N. Kalyakin // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2016. – Vol. 1 (3). DOI: 10.21685/2500-0578-2016-3-1
46. Леви, К. Г. Радиоуглеродная хронология природных и социальных феноменов Северного полушария / К. Г. Леви, Н. В. Задонина, С. А. Язев. – Иркутск : Изд-во Иркутского гос. ун-та, 2009. – Т. 1. – 715 с.
47. Леви, К. Г. Радиоуглеродная хронология природных и социальных феноменов Северного полушария / К. Г. Леви, Н. В. Задонина, С. А. Язев. – Иркутск: Изд-во Иркутского гос. ун-та, 2011. – Т. 2. – 527 с.

48. Леви, К. Г. Радиоуглеродная хронология природных и социальных феноменов Северного полушария / К. Г. Леви, Н. В. Задонина, С. А. Язев. – Иркутск : Изд-во Иркутского гос. ун-та, 2011. – Т. 3. – 847 с.
49. Late Pleistocene Distribution and Diversity of Mammals in Northern Eurasia (Paleofauna, Database) / А. К. Markova, Н. G. Smirnov, A.V. Kozharinov et al. // *Paleontologia i Evolucio*. – 1995. – Vol. 28-29. – P. 5–143.
50. Позднепалеолитическое поселение Сунгирь (погребения и окружающая среда) / ред Н. О. Бадер, Ю. А. Лаврушин. – М. : Научный мир, 1998. – 272 с.
51. Пидопличко, И. Г. О ледниковом периоде. История четвертичной фауны европейской части СССР. Вып. 3. / И. Г. Пидопличко, А. П. Макаревич (ред.) – Киев: Изд-во АН УССР, 1954. – 221 с.
52. Пидопличко, И. Г. О ледниковом периоде. Происхождение валунных отложений. Вып. 4. / И. Г. Пидопличко. – Киев : Изд-во АН УССР, 1956. – 336 с.
53. Чувардинский, В. Г. О ледниковой теории. Происхождение образований ледниковой формации / В. Г. Чувардинский. – Апатиты : Изд-во КНЦ РАН, 1998. – 302 с.
54. Skufyyn, P. K. Chuvardinsky's antiglacial (generalized geological) conception / P. K. Skufyyn, Yu. N. Golubchikov, P. Evdokimov, A. A. Predovsky // *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. – 2016. – Vol. 1 (4). – P. 1–17.
55. Kalyakin, V. N. Was there an ice-age in the end of the cenozoic? / V. N. Kalyakin // *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. – 2017. – Vol. 2 (4). – P. 1–15. DOI: 10.21685/2500-0578-2017-4-1
56. Anderson, E. Who's who in the Pleistocene: a Mammalian Bestiary / P. S. Martin, R. G. Klein (eds.) // *Quaternary Extinction: A Prehistoric Revolution*. – Tucson : University of Tucson Press, 1984. – P. 41–89.
57. Martin, P. S. Prehistoric Overkill / P. S. Martin, H. E. Wright (eds.) // *Pleistocene Extinctions: The Search for a Cause*. – New Haven : Yale University Press, 1967. – P. 75–120.

58. Martin, P. S. Prehistoric Overkill: The Global Model / P. S. Martin, R. G. Klein // Quaternary Extinctions. – Tucson, Arizona : Univ. Arizona Press, 1984. – P. 354–403.
59. Калякин, В. Н. О динамике распада мамонтовой фауны севера Евразии / В. Н. Калякин, С. А. Турубанова // Бюлл. МИОП. отд. биол. – 2003. – Т. 108 (4). – С. 10–19.
60. Пидопличко, И. Г. О ледниковом периоде / И. Г. Пидопличко. – Вып. 2. – Киев : Изд-во АН УССР, 1951. – 262 с.
61. [Kalyakin, V. N. The origin and development of the eastern european taiga in late cenozoic](#) / V. N. Kalyakin, S.A. Turubanova, O. V. Smirnova // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2016. – Vol. 1 (1). DOI: 10.21685/2500-0578-2016-1-2
62. Смирнова, О. В. Современная зональность Восточной Европы как результат преобразования позднеплейстоценового комплекса ключевых видов / О. В. Смирнова, В. Н. Калякин, С. А. Турубанова, М. В. Бобровский // Мамонт и его окружение: 200 лет его изучения. – М. : Геос, 2001. – С. 200–208.
63. Соколов, В. Е. Экология заповедных территорий России / В. Е. Соколов, В. Н. Тихомиров (ред.). – М. : Янус-К, 1997. – 575 с.
64. Гептнер, В. Г. Млекопитающие Советского Союза. Т.1. Парнокопытные и непарнокопытные / В. Г. Гептнер, А. А. Насимович, А. Г. Банников. – М. : Высш. школа, 1961. – 776 с.
65. Нейштадт, М. И. История лесов и палеогеография СССР в голоцене / М. И. Нейштадт. – М. : АН СССР, 1957. – 404 с.
66. Серебрянный, Л. Р. Древнее оледенение и жизнь / Л. Р. Серебрянный. – М. : Наука, 1980. – 127 с.
67. Хотинский, Н. А. Голоцен Северной Евразии / Н. А. Хотинский. – М. : Наука, 1977. – 198 с.
68. Мерперт, Н. Я. Древнейшие скотоводы Волжско-Уральского междуречья / Н. Я. Мерперт. – М. : Наука, 1974. – 152 с.

69. Цалкин, В. И. Материалы для истории скотоводства и охоты в Древней Руси / В. И. Цалкин // Матер и исследов. по археологии СССР. – 1956. – № 51. – С. 7–185.
70. Алексеева, Л. И. Археозоологическая коллекция из раскопок Дьякова городища в Москве / Л. И. Алексеева, В. Н. Калякин, Н. А. Кренке // Археологические памятники Москвы и Подмосковья. Тр. Музея истории г. Москвы. – 1996. – С. 24–44.
71. Крупенина, Л. А. Признаки антропогенного влияния на растительный покров центральной части Среднерусской возвышенности в голоцене / Л. А. Крупенина // Палинология голоцена и маринология. – 1973. – С. 91–97.
72. Климанов, В. А. Цикличность и квазипериодичность климатических колебаний в голоцене / В. А. Климанов // Палеоклиматы позднеледниковья и голоцена. – М. : Наука, 1989 – С. 29–33.
73. Климанов, В. А. Изменение климата на северо-востоке Европы за последние 2000 лет / В. А. Климанов, Л. Д. Никифорова // Доклады АН СССР. – 1982. – Т. 267. (1). – С. 164–167.
74. Current state of coniferous-broad-leaves forests in Russia and Ukraine: historical development biodiversity, dynamic / O. V. Smirnova, R. V. Popadyouk., O. I. Evstigneev. – Pushchino: PRC RAS, 1995. – 77 p.
75. Георгиевский, А. Б. Фаза окон в коренных еловых лесах южной тайги / А. Б. Георгиевский // Ботан. журн. – 1992. – Т. 77. – № 6. – С. 52–62.
76. Micromosaic Structure and Phytomass of Ground Vegetation in Main Types of Dark Conifer Forests in the Pechora–Ilych State Nature Reserve / D. L. Lugovaya, O. V Smirnova., M. V. Zaprudina et al. // Russian Journal of Ecology. – 2013. – Vol. 44 (1). – P. 3–10.
77. Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия / под ред. О. В. Смирновой, Е. С. Шапошникова. – СПб. : РБО, 1999. – 549 с.

78. Scheu, S. Linkages between tree diversity, soil fauna and ecosystem processes / S. Scheu // *Forest Diversity and Function* / ed: M. Scherer-Lorenzen, E. D. Schulze. – Springer Berlin Heidelberg, 2005. – P. 211–233.

79. Fischer, B. M. Community structure, trophic position and reproductive mode of soil and bark-living oribatid mites in an alpine grassland ecosystem / B.M. Fischer, H. Schatz, V. Maraun // *Exper. and applied acarology*. – 2007. – Vol. 52. (3). – P. 221–237.

80. Dechene, A. D. Decomposing logs increase oribatid mite assemblage diversity in mixedwood boreal forest / A. D. Dechene, C. M. Buddle // *Biodiversity and Conservation*. – 2010. – Vol. 19. (1). – P. 237–256.

81. Гончаров, А. А. Структура трофических ниш в сообществах почвенных беспозвоночных (мезофауна) лесных экосистем: дисс. ...канд. биол. наук / А. А. Гончаров. – М. : Институт проблем экологии и эволюции им. АН Северцова РАН, 2014. – 177 с.

82. Persson, T. Which macroarthropods prefer tree stumps over soil and litter substrates? / T. Persson, L. Lenoir, B. Vegerfors // *Forest Ecology and Management*. – 2013. – V. 290. – P. 30–39.

83. The indicator side of tree microhabitats: a multi-taxonomic approach / Y. Paillet, D.P. Solène, F. Archaux et al. // *1-st International Conference on Community Ecology: book of abstracts*. Budapest, Hungary, 2017. – P. 69–70.

84. Смирнова, О. В. Оценка потерь флористического разнообразия в лесной растительности (на примере заповедника «Калужские засеки») / О. В. Смирнова, Р. В. Попадюк, Л. Б. Заугольнова, Л. Г. Ханина // *Лесоведение*. – 1997. – № 2. – С. 27–42.

85. Смирнова, О. В. Оценка потерь флористического разнообразия в основных типах темнохвойных лесов в верховьях реки Печоры / О. В. Смирнова, Н. Е. Шевченко, Н. С. Смирнов // *Труды Печоро-Илычского заповедника*. – 2015. – Вып. 17. – С. 147–153.

86. Перель, Т. С. Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР. / Т. С. Перель. – М. : Наука, 1979. – 272 с.

87. Гераськина, А. П. Люмбрикофауна темнохвойных лесов в верховьях реки Печора / А. П. Гераськина // Труды Печоро-Илычского заповедника. – 2015. – Вып. 17. – С. 48–57.
88. Гераськина, А. П. Проблемы количественной оценки и учета фаунистического разнообразия дождевых червей в лесных сообществах / А. П. Гераськина // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2016. – Т. 1. (2). – С. 1–9.
89. Малевич, И. И. Собрание и изучение дождевых червей – почвообразователей / И. И. Малевич. – М.–Л. : Изд. АН СССР, 1950. – 39 с.
90. Стриганова, Б. Р. Исследование роли мокриц и дождевых червей в процессах гумификации разлагающейся древесины / Б. Р. Стриганова // Почвоведение. – № 8. С. 85–90.
91. Гераськина, А. П. Дождевые черви (Oligochaeta, Lumbricidae) окрестностей пос. Домбай Тебердинского заповедника (Северо-Западный Кавказ, Карачаево-Черкессия) / А. П. Гераськина // Труды зоологического института РАН. – 2016. – № 4. – С. 450–466.
92. Кириков, С. В. Человек и природа восточноевропейской лесостепи в X - начале XIX в. / С. В. Кириков. – М. : Наука, 1979. – 181 с.
93. Соколов, В. Е. Млекопитающие: копытные. Позвоночные Кавказа / В. Е. Соколов, А. К. Темботов (отв. ред.) Э. В. Ивантер. – М. : Наука, 1993. – 528 с.
94. Рузский, М. Д. Зубр как вымирающий представитель нашей фауны / М. Д. Рузский // Ученые зап. Казан. ветер. ин-та. – 1898. Т. XV. Вып.1. – С. 3–13. – Вып. 2. – С. 97–106. – Вып. 5/6. – С. 325–352.
95. Кулагин, Н. М. К истории распространения зубров в России / Н. М. Кулагин // Изв. Российской акад. наук. – 1918. – С. 1649–1658.
96. Башкиров, И. Кавказский зубр / И. Башкиров // Кавказский зубр. М. : Гл. упр. по заповедникам и зоосадам. 1939. – С. 3–72.
97. Заблоцкий, М. А. Зубр – национальная собственность СССР / М. А. Заблоцкий // Природа. – 1948. – № 2. – С. 40–45.
98. Заблоцкий, М. А. Восстановление зубра в СССР и за границей / М. А. Заблоцкий // Охрана природы и заповедное дело в СССР. – 1960. – № 4.

99. Корочкина, Л. Н. Предварительные данные о вольном разведении зубров в Беловежской пуце / Л. Н. Корочкина // Первая зоологическая конференция Белорусской ССР. – Минск, 1958. – С. 111-113.
100. Кириков, С. В. Изменение животного мира в природных зонах СССР (XIII–XIX вв.). Лесная зона и лесотундра / С. В. Кириков – М. : АН СССР, 1960. – 157 с.
101. Зубр: морфология, систематика, экология / под ред. В. Е. Соколова. – М. : Наука, 1980. – 496 с.
102. Krasinski, Z. Charakterystyka populacji zubra nizinnego w polskej i bialoruskiej czeci Puszczy Bialowieskiej / Z. Krasinski, A. Bunevich, M. Krasinska // Perki Narodowe i Reserwaty Przyrody. – 1994. – Vol. 13. – № 4. – P. 25–67.
103. Заблоцкая, Л. В. Питание и естественные корма зубров / Л. В. Заблоцкая // Труды Приокско-Тerrasного гос. заповедника. – 1957. – Вып. 17. С. 66–143.
104. Калугин, Г. С. Зубры в естественных условиях Кавказского заповедника / Г. С. Калугин // Труды Кавказск. гос. запов. – 1958. – Вып. 4. – С. 4–36.
105. Александров, В. Н. Кормовые угодья зубров Кавказского заповедника / В. Н. Александров, К. Ю. Голгофская // Труды Кавк. запов. – 1965. – Вып. 8. – С. 129–154.
106. Корочкина, Л. Н. Древесная растительность в питании зубров Беловежской пуцы / Л. Н. Корочкина // Беловежская пуца. – Минск : Ураджай, 1969. – Вып. 3. – С. 121–126.
107. Корочкина, Л. Н. Влияние зубров на подрост древесной растительности Беловежской пуцы / Л. Н. Корочкина // Беловежская пуца. – Минск: Ураджай, 1971. – Вып. 4. – С. 167–176.
108. Корочкина, Л. Н. Травянистая растительность в питании зубров Беловежской пуцы / Л. Н. Корочкина // Беловежская пуца. – Минск : Ураджай, 1972. – Вып. 6. – С. 110–124.

109. Жесткова, И. А. Об экологии и поведении зубров в Хоперском заповеднике / И. А. Жесткова // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1988. – Т. 93. – Вып. 4. – С. 30–37.
110. Казьмин, В. Д. Зимнее питание, кормовые ресурсы и трофическое воздействие зубра на лесные фитоценозы Цетрального Кавказа / В. Д. Казьмин, К. А. Смирнов // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1992. Вып. 2. – С. 26–35.
111. Шевченко, Н. Е. Роль *Bison Bonasus* Linnaeus, 1758) в формировании мозаики природного лесного покрова Восточной Европы. Сообщение первое. Динамика ареала и особенности трофической и топической деятельности европейского зубра в позднем голоцене на территории Восточной Европы / Н. Е. Шевченко // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2016. – Vol. 1 (2). P. 1–41. DOI: 10.21685/2500-0578-2016-2-3
112. Евстигнеев О. И. Зубр и поддержание биоразнообразия лугов (на примере заповедника «Брянский лес» / О. И. Евстигнеев, О. В. Солонина // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. – 2016. – Т. 121. (2). – С. 59–65
113. Александров, В. Н. Кормовые угодья зубров Кавказского заповедника / В. Н. Александров, К. Ю. Голгофская // Труды Кавказского заповедника. –1965. – Вып. 8. – С. 129–154.
114. Корочкина, Л. Н. Вопросы реакклиматизации зубров и емкость кормовых угодий Беловежской пуши / Л. Н. Корочкина // Беловежская пуца. – Минск : Ураджай, 1974. – Вып. 8. – С. 118–133.
115. Киселева, Е. Г. Использование зубрами древесно-кустарниковой растительности при загонном содержании / Е. Г. Киселева // Флора и растительность Окского государственного заповедника. – 1974. – Вып. X. – С. 195–213.
116. Буневич, А. Н. Итоги расселения зубров по территории Беловежской пуши / А. Н. Буневич // Заповедники Белоруссии. – 1991. – Вып 15. – Минск : Ураджай. – С. 98–109.

117. Буневич, А. Н. Динамика численности и структура популяции зубров Беловежской пуши / А. Н. Буневич, Ф. П. Кочко // Популяционные исследования животных в заповедниках. – М., 1988. – С. 96–114.
118. Корочкина, Л. Н. Район обитания и стациональное поведение зубров в заповеднике Беловежской пуши / Л. Н. Корочкина // Беловежская пуши. – Минск : Ураджай, 1973. – Вып. 7. – С. 148–165.
119. Вейнберг, П. И. Влияние зубров на древесную растительность широколиственных лесов Северо-Осетинского заповедника и заказника «Цейский» / П. И. Вейнберг // Роль крупных хищников и копытных в биоценозах заповедников : сб. науч. тр. – М., 1986. – С. 131–138.
120. Динесман, Л. Г. Влияние диких млекопитающих на формирование древостоев / Л. Г. Динесман. – М. : АН СССР, 1961. – 166 с.
121. Голгофская, К. Ю. К вопросу о зоогенных сменах лесных сообществ в Кавказском заповеднике / К. Ю. Голгофская // Средообразующая деятельность животных : материалы к совещ. 17-18 дек. 1970. – М. : Изд-во МГУ, 1970. – 101 с.
122. Соколов, В. Е. Млекопитающие в наземных экосистемах / под ред. В. Е. Соколова, Г. В. Кузнецова. – М. : Наука, 1985. – 288 с.
123. Абатуров, Б. Д. Важнейшие особенности взаимодействия животных-фитофагов и растительности в наземных экосистемах / Б. Д. Абатуров // Растительоядные животные в экосистемах суши. – М. : Наука, 1986. – С. 7–12.
124. Экологическая оценка местообитаний лесных животных / под ред. Д. В. Владышевского, Е. С. Петренко. – Новосибирск : Наука, 1987. – 216 с.
125. Экология, морфология, использование и охрана диких копытных. – М. : Наука, 1989. – 340 с.
126. Бородин, П. Н., Потапов С. К. Влияние лося на возобновление в Мордовском заповеднике // Роль крупных хищников и копытных в биоценозах заповедников М. : ЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1986. – С. 105–131.

127. Steinauer, D. F. Feedback loops in ecological hierarchies following urine deposition in tallgrass prairie / D. F. Steinauer, S. L. Collins // *Ecology*. – 2001. – № 5 (82). – P. 1319–1329.
128. Антощенко, В. Ф. Дождевые черви в луговых почвах как показатели режима использования пастбищ / В. Ф. Антощенко, В. Ф. Василевский, Л. Ф. Насекина // *Экология*. – 1980. – № 3. – С. 77–82.
129. Leon, Y. S. D. Recovery of native earthworms in abandoned tropical pastures / Y.S.D. Leon, X. Zou., S. Borges, X. Ruan // *Conservation Biology*. – Vol. 17 (4). – P. 999–1006.
130. Seeber, J. Abundance and trophic structure of macro-decomposers on alpine pastureland (Central Alps, Tyrol): effects of abandonment of pasturing / J. Seeber, G.U.H. Seeber, W. Kössler et al. // *Pedobiologia*. – 2005. – V. 49. (3). – P. 221–228.
131. Curry, J. P. Relationships between earthworm populations and management intensity in cattle-grazed pastures in Ireland / J. P. Curry, P. Doherty, G. Purvis, O. Schmidt // *Applied Soil Ecology*. – 2008. – Vol. 39 (1). – P. 58–64.
132. Scheu, S. The soil food web of two beech forests (*Fagus sylvatica*) of contrasting humus type: stable isotope analysis of a macro-and a mesofauna-dominated community / S. Scheu, M. Falca // *Oecologia*. – 2000. – V. 123. (2). – P. 285–296.
133. Иванова, Н. В. Трансформация растительности и населения дождевых червей при вольном выпасе зубров *Bison Bonasus* в широколиственных лесах заповедника “Калужские Засеки / Н. В. Иванова, В. Э. Смирнов, Л. Г. Ханина и др. // *Известия Российской академии наук. Серия биологическая*. – 2018. – №. 1. – С. 113-122.
134. Кэррол, Р. Палеонтология и эволюция позвоночных / Р. Кэррол : пер. с англ. М. : Мир, 1993. – Т. 3 – 310 с.
135. Скалон, В. Н. Бобры Северной Азии / В. Н. Скалон. – М. : МОИП, 1951. – 208 с.

136. Дьяков, Ю. В. Бобры Европейской части Советского Союза / Ю. В. Дьяков. – М. : Московский рабочий, 1975. – 480 с.
137. Лавров, Л. С. Бобры Палеарктики / Л. С. Лавров. – Воронеж: Изд-во ВГУ, 1981. – 270 с.
138. Дежкин, В. В. Бобр / В. В. Дежкин, Ю. В. Дьяков, В. Г. Сафронов. – М. : Агропромиздат, 1986. – 256 с.
139. Сафронов, В. Г. Бобр / В. Г. Сафронов. – М. : Агропромиздат, 1986. – 256 с.
140. Фадеев, Е. В. Влияние речных бобров на окружающую среду / Е. В. Фадеев // Труды Воронежского гос. заповедника. – 1976. – Вып. XXI. Том 2. – С. 112–116.
141. Фадеев, Е. В. Бобр и ландшафт / Е. В. Фадеев // Природа и сельскохозяйственное районирование СССР. М. : Изд-во Моск. ун-та, 1981. – С. 110–113.
142. Ставровский, Д. Д. Влияние деятельности бобра на состояние окружающей среды / Д. Д. Ставровский, Л. А. Ставровская, В. А. Филиппов // Проблемы охраны генофонда и управления экосистемами в заповедниках лесной зоны: тез. докл. Всесоюз. совещ. 23-25 сентября 1986 г., Березинский заповедник. – М., 1986. – С. 205–207.
143. Ставровский, Д. Д. О размножении и структуре популяции бобров в Березинском заповеднике / Д. Д. Ставровский // Заповедники Белоруссии. – Минск, 1982. – Вып. 6. – С. 131–134.
144. Сеницын, М. Г. Влияние деятельности речного бобра на рельеф долин и русел малых рек Ветлужско-Унженского полесья / М. Г. Сеницын, А. В. Русанов // Геоморфология. – 1990. – № 1. – С. 85–91.
145. Сеницын, М. Г. Воздействие речного бобра на фитоценозы и почвы долин малых рек Ветлужско-Унженского полесья / М. Г. Сеницын, А. В. Русанов // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1989. – Т. 94 (5). – С. 30–40.

146. Завьялов, Н. А. Влияние речного бобра на экосистемы малых рек / Н. А. Завьялов, А. В. Крылов, А. А. Бобров, В. К. Иванов, Ю. Ю. Дгебуадзе. – М. : Наука, 2005. – 186 с.
147. Крылов, А. В. Зоопланктон равнинных малых рек / А. В. Крылов. – М. : Наука, 2005. – 263 с.
148. Завьялов, Н. А. Влияние бобровых плотин на почвенный покров (на примере Дарвинского заповедника) / Н. А. Завьялов, С. С. Зуева // Лесоведение. – 1998. – № 5. – С. 38–47.
149. Отюкова, Н. Г. Некоторые аспекты гидрохимического режима малой реки в условиях зоогенного нарушения / Н. Г. Отюкова // Водные ресурсы. – 2009. – Т. 36 (5). – С. 633–638.
150. Завьялов, Н. А. Влияние бобровых плотин на почвенный покров (на примере Дарвинского заповедника) / Н. А. Завьялов, С. С. Зуева // Лесоведение. – 1998. – №5. – С. 38–47
151. Butler, D. R. The geomorphologic influences of beaver dams and failures of beaver dams / D. R. Butler, G. P. Malanson // Geomorphology. – 2005. – № 5. – 25–39.
152. Толкачев, В. И. Мелиоративная роль бобра в условиях юго-востока Белорусского полесья / В. И. Толкачев // Структура и функциональная роль животного населения в природных и трансформированных экосистемах: тез. I Межд. конф., Днепрпетровск, Украина, 17-20 сентября 2001. – Днепрпетровск : ДНУ, 2001. – С. 223–224.
153. Большов, С. И. Биогенное рельефообразование на суше. Том 2. Зональность / С. И. Большов. – М.: ГЕОС, 2007. – 466 с.
154. Воронин, А. А. Средообразующая деятельность бобров на водоемах Калужской области / А. А. Воронин // Средообразующая деятельность животных. – М.: МГУ, 1970. – С. 84–94.
155. Барабаш-Никифоров, И. И. Бобр и выхухоль как компоненты водно-берегового комплекса / И. И. Барабаш-Никифоров // Тр. Воронежского гос. ун-та, Воронеж. – 1950. – С. 54–56.

156. Данилов, П. И. Роль речного бобра в биоценозах / П. И. Данилов // Среодообразующая деятельность животных. – М. : Изд-во МГУ, 1970. – С. 80–82.
157. Балодис, М. М. Лесозоологические аспекты бобрового хозяйства в антропогенном ландшафте / М. М. Балодис // Лесоведение. – 1990. – № 1. – С. 29–37.
158. Дежкин, В. В. Роль речного бобра в поймах / В. В. Дежкин // Среодообразующая деятельность животных: материалы к совещанию 17-18 декабря 1970 г. – М. : Изд-во МГУ, 1970. – С. 80–82.
159. Завьялов, Н. А. Влияние трофической деятельности бобра на состав и структуру прибрежных лесов Дарвинского заповедника / Н. А. Завьялов // Лесоведение. – 2002. – № 5. – С. 61–66.
160. Коробейникова, В. П. О влиянии кормодобывающей деятельности речного бобра (*Castor fiber*) на травянистую растительность прибрежных фитоценозов / В. П. Коробейникова, Н. П. Дворникова // Экология. – 1983. – № 6. – С. 70–72.
161. Евстигнеев, О. И. Влияние деятельности бобра на динамику растительности малых рек (на примере заповедника “Брянский лес”) / О. И. Евстигнеев, К. В. Беляков // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1997. – Т. 102. Вып. 6. – С. 34–41.
162. Бородина, М. Н. О некоторых особенностях летнего питания окских бобров / М. Н. Бородина // Труды Воронежского гос. Заповедника. – 1960. – Вып. XI. – С. 85–93.
163. Никулина, В. А. О летнем питании бобра древесно-кустарниковыми кормами / В. А. Никулина, Б. Н. Тюрнин // Ученые записки РГПИ. Зоология. 1971. – Т. 105. – С. 91–94.
164. Феклистов, П. А. Влияние речного бобра на древесно-кустарниковую растительность в бассейне реки Уфтюги // Лесн. журн. – 1984. – № 6. – С. 33–35.

165. Дворникова, Н. П. Влияние жизнедеятельности речного бобра на прибрежные фитоценозы Ильменского заповедника / Н. П. Дворникова, В. П. Коробейникова // Грызуны: мат. VI Всесоюз. совещ., Ленинград, 25 -28 января, 1983. – Л. : Наука, 1983. – С. 486–488.

166. Биогеоценотический покров Неруссо-Деснянского полесья: механизмы поддержания биологического разнообразия / О. И. Евстигнеев, В. Н. Коротков, К. В. Беляков, Т. Ю. Браславская, А. М. Романовский, Г. Е. Рубашко, Е. П. Сарычева, Ю. П. Федотов., О. В. Смирнова (ред.). – Брянск, 1999. – 176 с.

167. Щербакова, А. Ю., Влияние локального подтопления, вызванного строительной деятельностью бобра, на почвы лесной зоны / А. Ю. Щербакова, Н. А. Завьялов // Почвенные исследования в заповедниках. Проблемы заповедного дела. – 1995. – Вып. 7.– С. 177–193.

168. Алейников, А. А. Роль бобров в формировании ценоценозического разнообразия Неруссо-Деснянского полесья / Изучение и охрана биологического разнообразия Брянской заповеднике «Брянский лес» и его охранной зоне: материалы по ведению Красной книги Брянской области. – Вып. 6. – Брянск, 2011. – С. 82–93.

169. Алейников, А. А. Состояние популяции бобров в Брянской области / А. А. Алейников // Изучение и охрана биологического разнообразия Брянской области: материалы по ведению Красной книги Брянской области. – Трубчевск, 2006. – Вып. 2. – С. 95.

170. Алейников, А. А. Динамика растительного покрова долин малых рек в результате строительной деятельности бобров / А. А. Алейников // Вестник МГУЛ - Лесной вестник. – 2010. – № 3. – С. 165–168.