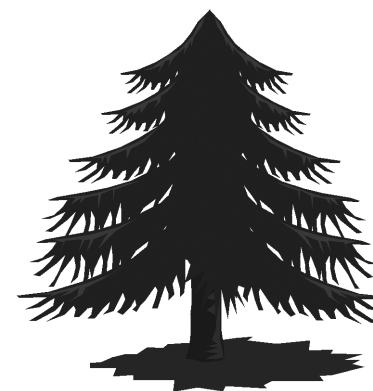


АКТУАЛЬНЫЕ ПРОБЛЕМЫ ГЕОБОТАНИКИ Лекции

АКТУАЛЬНЫЕ ПРОБЛЕМЫ ГЕОБОТАНИКИ



III ВСЕРОССИЙСКАЯ ШКОЛА-КОНФЕРЕНЦИЯ

Лекции

Петрозаводск
2007

АКТУАЛЬНЫЕ ПРОБЛЕМЫ ГЕОБОТАНИКИ

III ВСЕРОССИЙСКАЯ ШКОЛА-КОНФЕРЕНЦИЯ

ЛЕКЦИИ

ПЕТРОЗАВОДСК
2007

УДК 581.55

АКТУАЛЬНЫЕ ПРОБЛЕМЫ ГЕОБОТАНИКИ. III Всероссийская школа-конференция. Лекции. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2007. 410 с.

Материалы школы-конференции представлены в 3 частях. 1 и 2 части содержат материалы докладов, посвященных исследованию разнообразия, структуры и динамики растительных сообществ. Лекции и некоторые пленарные доклады изданы отдельной книгой, которая может быть использована как учебно-методическое пособие. Книга представляет интерес для ботаников, специалистов в области охраны природы, лесного и сельского хозяйства.

Школа-конференция «Актуальные проблемы геоботаники» организована институтами биологии и леса Карельского научного центра РАН и Петрозаводским государственным университетом при непосредственном участии Отделения биологических наук РАН и Русского ботанического общества.

Школа-конференция проведена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, Отделения биологических наук РАН, Президиума РАН (программа поддержки молодых ученых) и Центра окружающей среды Финляндии.

Ответственный редактор: д. б. н. А. М. Крышень

ISBN 978-5-9274-0291-5

© Карельский научный центр РАН, 2007
© Коллектив авторов, 2007

ВВЕДЕНИЕ

В 1989 г. в живописном местечке на турбазе «Косалма» в окрестностях Петрозаводска состоялась I Всесоюзная геоботаническая школа, организованная Всесоюзным ботаническим обществом и Институтом биологии КарНЦ РАН по инициативе д.б.н. В.Д. Лопатина. В 2001 г. после долгого перерыва в Петрозаводске была проведена II Всероссийская геоботаническая школа-конференция, организованная Петрозаводским и Санкт-Петербургским университетами и Ботаническим институтом РАН, собравшая около 200 участников со всей страны. Опыт проведения ее был признан удачным и петрозаводчане решились на проведение очередной школы-конференции «Актуальные проблемы геоботаники», посвятив ее памяти известного ученого-ботаника Валентина Даниловича Лопатина (1908–1997), заложившего традицию проведения подобных мероприятий в Карелии.

Материалы школы-конференции изложены в трех томах. В первом представлены лекции и некоторые пленарные доклады. Организаторы не ограничивали приглашенных лекторов объемом публикации. Мы также понимаем, что очень сложно добиться единой формы представления материалов, мало того единообразие лишило бы сборник одного из его основных достоинств – авторского взгляда на различные проблемы фитоценологии.

Все лекции и доклады этого тома имеют не только обучающую направленность, но и представляют интерес как значимые результаты многолетних исследований. Мы попытались представить материалы, сгруппировав их по различным аспектам и расположив по принципу – от общего к частному. Методический аспект так или иначе присутствует во всех статьях этого сборника, но надо отметить, что большое внимание многими авторами уделялось вопросу динамики растительных сообществ. И, конечно, место проведения школы-конференции не могло не отразиться на тематике докладов – значительное их число посвящено методам и результатам исследования лесных сообществ.



ВАЛЕНТИН ДАНИЛОВИЧ ЛОПАТИН – ВЫДАЮЩИЙСЯ ГЕОБОТАНИК РОССИИ

В.Ф. Юдина, В.К. Антипин, П.Н. Токарев

10 августа 2008 г. исполнилось бы 100 лет одному из основателей Карельской школы болотоведения, доктору биологических наук, заслуженному деятелю науки Карелии Валентину Даниловичу Лопатину.

В. Д. Лопатин родился 10 августа 1908 г. в д. Лопатиха Нолинского р-на Кировской (б. Вятской) обл. в крестьянской семье. В 1918 г. семья переехала в Петроград, где он прожил до 1956 г. В 1931 г. В.Д. Лопатин окончил географический факультет Ленинградского госуниверситета (ЛГУ), в 1932 г. поступил в его аспирантуру. В числе преподавателей факультета были академик В.Н. Сукачев, член-корр. Н.И. Кузнецов, профессора Ю.Д. Цинзерлинг, А.П. Шенников, Р.И. Аболин, Б.Н. Городков и А.А. Корчагин. На научный кругозор Валентина Даниловича большое влияние оказали лекции академиков Л.С. Берга, А.Е. Ферсмана, Б.Б. Польнова, профессоров С.П. Кравкова и Я.С. Эдельштейна. С 1934 г.

В.Д. Лопатин работал ассистентом Саблинской научно-учебной станции географического факультета ЛГУ, а с 1938 г. – одновременно ассистентом кафедры ботанической географии. В 1937 г. он защитил кандидатскую диссертацию, в которой впервые были разработаны и обоснованы на материалах по Тесовскому болоту **политипная классификация растительности и фациальная структура болот**, а также метод определения промышленных свойств торфяника путем установления связи комплексов растительности со строением торфяной залежи.

Позднее В. Д. Лопатин обследовал ряд болот северо-запада России, в том числе находящихся на территории будущего Рыбинского водохранилища, с целью определения возможностей всплывания торфа. Одновременно он продолжал стационарное изучение Гладкого болота в Ленинградской области, где впервые были поставлены эксперименты с пересадкой сфагновых дернин в другие экологические условия. Эти материалы В. Д. Лопатин намеревался использовать для докторской диссертации. Но началась Великая Отечественная война. В 1942 г., после окончания Военного пехотного училища, В. Д. Лопатин воевал на Воронежском фронте, где был ранен. В конце 1943 г. после длительного лечения он возвратился в ЛГУ и продолжил работу в должности ассистента на кафедре ботанической географии, а с 1946 г. – доцента той же кафедры. Наряду с преподаванием он активно занимался исследованиями по проблемам болотоведения, опубликовал ставшие классическими работы по растительности и фациальной структуре Гладкого болота.

С 1956 по 1958 г. В. Д. Лопатин заведовал лабораторией Сахалинского комплексного НИИ СО АН СССР. В 1958 г. он переезжает в Петрозаводск, где до 1974 г. был заведующим лабораторией геоботаники Института биологии Карельского филиала АН СССР, а затем до 1987 г. – научным консультантом лаборатории болотоведения. В 1972 г. по совокупности опубликованных работ на тему **«Закономерности развития лугов и болот и их связи с режимом влажности почвы»** В. Д. Лопатину была присуждена ученая степень доктора биологических наук.

Велико и разнообразно научное наследие Валентина Даниловича Лопатина:

1) он ввел понятие «болотной фации» как основной структурной единицы пространственной организации болотного массива; 2) теоретически обосновал разделение торфяной залежи естественных болот на деятельный и инертный гидрологические горизонты; 3) опубликовал работы по экологии и опытам введения в культуру интродуцированного из Северной Америки зернового и кормового злака цицании водяной *Zizania aquatica* L.; 4) создал ряд монографических описаний болот Северо-Запада России; 5) выяснил причины безлесия болот; 6) постоянно в своих

работах делал акцент о неприемлемости понятия «избыточное увлажнение и переувлажнение» при анализе экологических условий в природе.

В своей научной деятельности В. Д. Лопатин всегда стремился найти нетрадиционные подходы к изучению природных объектов. В частности, им был сделан физико-географический анализ крупносельгового ландшафта в Карелии, результаты этой работы были высоко оценены ландшафтоведами. В 1954 г. он был награжден дипломом лауреата премии ЛГУ первой степени. Развивая учение Л. Г. Раменского о фитоценотипах, В. Д. Лопатин наполнил это учение новым содержанием, установив взаимосвязь между цено типами растений-эдификаторов и их географическими, экологическими и экоцено тическими ареалами. Он выделил новый цено тип – псевдовиоленты, высказал оригинальные мысли по объему ассоциации и фитоценоза, предложил новые принципы классификации торфов, установил общие закономерности возникновения, развития и распространения микрокомплексности растительного покрова.

В Петрозаводске под руководством и при непосредственном участии В. Д. Лопатина были организованы широкие биогеоценологические исследования лугов, где велись наблюдения за растительностью, почвой, микроорганизмами и беспозвоночными в естественных условиях и под влиянием минеральных удобрений. Широкий кругозор и большая научная эрудиция позволили В. Д. Лопатину работать в самых различных направлениях геоботаники и экологии. Под его руководством проводились работы по изучению прибрежно-водной растительности Карелии как кормовой базы для разведения уток, по созданию и рациональному использованию культурных пастбищ и др. При участии В. Д. Лопатина составлена карта растительности болот Карелии, получившая высокую оценку специалистов.

Ряд работ В. Д. Лопатина посвящен вопросам водного режима и его влияния на растительность. На основе применения разработанной им классификации типов режимов увлажнения почвы обоснованы инверсии растительных поясов в горах и микропоясное распределение растительности на карельских сельгах.

В. Д. Лопатин одним из первых в геоботанике использовал математические методы для обработки данных. Он предложил оригинальную формулу для определения коэффициента сходства сообществ, разработал метод разногодичных посевов. С их помощью установлены закономерности формирования луговых ценозов в процессе сингенеза, обоснована возможность создания и хозяйственной эксплуатации сеяных лугов постоянного пользования. Предложенный им метод экоцено тических координат дает графическое представление о динамике растительных сообществ лугов, болот, лесов и направлениях их смен.

За свою долгую плодотворную научную жизнь В. Д. Лопатиным опубликовано свыше 140 научных работ. Список трудов опубликован в «Бот. журнале» за 1979 г. (т. 64, № 2) и 1994 г. (т. 79, № 1). Одними из его наиболее крупных и основополагающих работ являются «Основные выводы из геоботанического изучения Тесовского болотного массива» (1947) и «Гладкое болото (торфяная залежь и болотные фации)» (1954). Много сил и времени Валентин Данилович отдавал редактированию монографий, сборников и научных статей. Под его редакцией вышли 24 книги.

Неутомимый труженик В. Д. Лопатин уделял большое внимание воспитанию молодых ученых. Он прививал молодежи любовь к избранной специальности, будил творческую мысль и инициативу, помогал правильному формированию научного мировоззрения, учил принципиальности, настойчивости и научной этике. Удивительно тактично и доброжелательно Валентин Данилович умел вовремя поддержать начинающего ученого. Он щедро делился своими знаниями со всеми, кто приходил к нему за советом. У него можно было получить исчерпывающую консультацию по любому вопросу – от общих теоретических разработок геоботаники до детальных сведений по самым разнообразным специальностям. Под руководством Валентина Даниловича подготовили и защитили кандидатские диссертации Г.А. Елина, В.В. Ершов, В.Ф. Юдина, Н.П. Ларионова, Т.А. Максимова, А.И. Максимов и В.К. Антипин.

Большую научную работу В. Д. Лопатин успешно совмещал с общественной деятельностью. Он в течение 23 лет возглавлял Карельское отделение Всесоюзного (ныне Российского) ботанического общества. В. Д. Лопатин награжден орденом Отечественной войны I степени и 10 медалями, в том числе «За оборону Ленинграда», «За Победу над Германией», был Почетным членом Всесоюзного ботанического общества.

Жизнь В. Д. Лопатина – это ярчайший пример беззаветной преданности науке, он являл собой образ настоящего ученого и педагога, воспитавшего целое поколение карельских болотоведов и луговедов. Огромное научное наследие Валентина Даниловича Лопатина всегда будет востребовано благодарными потомками, избравшими в жизни путь служения науке.

ГЕОБОТАНИКА И ФИТОГЕОГРАФИЯ: СФЕРА ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ И ПРОБЛЕМЫ РАЗВИТИЯ

Р. В. Камелин

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург

I. В сложной иерархии объектов разных уровней организации живого вещества на Земле объекты трех наиболее сложно организованных уровней – популяционно-видового, ценотического и биотического – являются объектами познания двух смежных биологических наук – геоботаники (в широком понимании) и фитогеографии (ботанической географии). Фитогеография, объективно важнейшая часть биогеографии, одна из первых междисциплинарных наук (на стыке биологии, т.е. совокупности наук о живом, и геономии – совокупности наук о Земле). В своем разделе флористики она начала развиваться еще в античной науке, а как особая дисциплина выделилась в XVIII веке (И. Г. Гмелин, К. Линней, Л. Тревиранус, К. Вильденов). Геоботаника – тоже стыковая наука, сформировалась в XIX веке (Ф. И. Рупрехт, А. Грizeбах, И. Г. Борщов, А. Кернер, Э. Варминг), а вполне осознана как наука, имеющая свои объекты познания, в трудах С. И. Коржинского, П. Н. Крылова, И. К. Пачоского.

Как и все биологические, эти науки имеют два основных метода познания – исторический (эволюционный) и экологический. Соответственно они должны опираться на данные двух метанаук – систематики и экологии, но доля их методов в фитогеографии и геоботанике объективно различна. Однако и фитогеография, и геоботаника всегда синтезируют данные и систематики, и экологии. Более дифференцировано отношение этих наук к совокупности наук о Земле (геологии и географии). В фитогеографии (в первую очередь во флористике) широко используются 4 основных метода географии: в анализе – хорологический и страноведческий, в анализе и синтезе – картографический и районирование, а также данные таких пограничных наук, как палеобиология и палеогеография. В геоботанике широко используются картографический метод и методы районирования, и особо тесны связи с такой пограничной наукой, как почвоведение (в разделе болотоведения – также с палеогеографией).

II. Уже в конце 40-х гг. XX века выявилось различие в подходах к объекту геоботаники у разных исследователей. Прежде всего это было связано с выходом на более высокий теоретический уровень экологии, а в нашей стране – с развитием В. Н. Сукачевым и его последователями особой науки (синэкологической по содержанию) – биогеоценологии. Важно было и то, что геоботаника сама теоретически и практически дифференцировалась (фитоценология и экспериментальная геоботаника, частные

дисциплины – лесоведение, луговедение, болотоведение и др., картография растительности). Именно тогда состоялась и первая дискуссия по проблемам и методам изучения геоботаники и ботанической географии (статьи А. А. Корчагина, 1947, А. П. Шенникова, 1948, и ответ на них В. Б. Сочавы, 1948). А. А. Корчагин стремился определить объем содержания курса ботанической географии, включавшего, по его представлениям, два важнейших раздела – географию растений (хорологию видов) и географию растительного покрова (включающую флористику и географию растительности), отделяя от этих наук фитоценологию (геоботанику). А. П. Шенников обсуждал соотношение в геоботанике двух методов – географического и биологического, считая, что именно последний и должен быть основным (по аргументации автора ясно, что он ограничивал объем геоботаники преимущественно фитоценологией). В. Б. Сочава, по существу, был более прав, защищая широкое понимание геоботаники как науки на стыке биологии и географии. Но некоторые его положения были весьма сомнительными. «Современная геоботаника – наука с новыми задачами, она **поглотила** и должна переработать старую географию растений, ботаническую географию и фитоценологию». «Существенной задачей геоботаники является проблема ареала». «Что такое ботаническая география этого автора [Корчагина]?.. это и есть геоботаника, но взятая не во всем объеме, а с произвольно ограниченным содержанием». Но в последние годы жизни В. Б. Сочава все более определенно включал геоботанику в сферу собственно географии.

Совпадение объектов познания геоботаники и фитогеографии (флористики) вновь стало очевидным в 80–90-е гг. XX века. Связано это было в первую очередь с развитием методов сравнительной флористики на базе представлений А. И. Толмачева о конкретных (элементарных) флорах. В курсе лекций А. И. Толмачев (1974) определял *конкретную* флору как «вполне однородную, дифференцированную только экологически (но не географически) флору весьма ограниченной (минимальной) части земной поверхности». «Район... должен быть достаточно мал, чтобы обеспечить **действительную универсальность** для него данной флоры, и... достаточно велик, чтобы охватить все возможные в данных географических условиях частные условия местообитаний, притом в некоторой повторности, обеспечивающей **полное выявление всех видов, связанных с той или иной растительной ассоциацией**». Элементарная флора – важный объект флористики, обеспечивающий достоверность сравнения однородных выделов как в ряду близко расположенных территорий, так и в рядах удаленных флор, выявляемых в разных зонах, секторах, на разных континентах. Но в определении А. И. Толмачева предполагается, что одновременно следует корректно изучать и разнообразие ценозов. Лишь немно-

гие флористы занимались этим, в лучшем случае они даже в бедных по составу флор странах выделяли некоторые наборы видов (по А. И. Толмачеву – «одинаковые комбинации видов») на определенных типах биотопов. Так поступал и сам А. И. Толмачев. Отчасти это оправдано тем, что далеко не всегда растительность представлена сформированными ценозами, в Арктике (а еще более в аридных странах) немало и открытых группировок, есть и совершенно асоциальные виды. А. И. Толмачев отлично знал и то, что в горных странах с разными типами высотной поясности выделение элементарных флор очень затруднено. Именно поэтому и я предлагал для южных гор совершенно другой подход к выделению элементарных естественных флор (Камелин, 1973), да и иной метод геоботанического анализа состава флор (выявления фитоценоцикла видов). Более того, я весьма сомневался в возможностях применения тех же критериев выделения элементарных флор и в условиях тропиков (даже на равнинах).

Эти идеи А. И. Толмачева, причем именно в отношении сближения методов сравнительной флористики и фитоценологии, развивал во многих работах Б. А. Юрцев, и две из них наиболее связаны с обсуждаемой нами темой (Юрцев, 1988 а, б). Но справедливости ради скажем, что на воззрения Б. А. Юрцева немало повлияли и работы В. Б. Сочавы, и общение с геоботаниками школы В. Б. Сочавы.

III. Прежде чем говорить о тех разделах науки о растительном покрове (геоботаники), которые развиваются и в рамках фитогеографии, следует определить важнейшие термины и понятия, основополагающие для этих наук.

Растительный покров – совокупность растений всех видов (как организующих, так и входящих в фитоценозы, но и не входящих в них) на той или иной территории (площади суши региональной размерности геосистем в смысле В. Б. Сочавы, 1978). Понятие о растительном покрове исходно ботанико-географическое; это – обобщение качественных характеристик, не имеющее мерных (счетных) единиц. Точный подсчет всех особей растений на территории региональной размерности невозможен. Некоторые счетные единицы можно получить именно в частных науках, взаимодействию которых и посвящена наша работа. Единый растительный покров любой территории они рассматривают с разных сторон.

Основное понятие флористики как раздела фитогеографии – **флора**. Это исторически сложившаяся на той или иной территории совокупность видов растений (входящих или не входящих в ценозы, длительно развивающихся здесь или недавно проникших), способная в течение длительного времени без катастрофических изменений среды обитания самовозобновляться на этой территории. Счетные единицы флоры – количество

видов (и других эйдологических единиц), которые выявляются во флорах территорий любой размерности, начиная с площади выявления элементарной флоры и выше, а также число элементарных флор, если на данной территории представлены две или более элементарные флоры. Естественно, что флору (или ее крупные части) изучают биологи-ботаники. Но флора – это не обособленная система организации живого на данной территории. Это подсистема биоты, другими подсистемами которой являются микробиота, микобиота и фауна этой территории. Конечно, флора в известной мере – базовая и организующая часть биоты, основной ее автотрофный блок, но и состав флоры, и все процессы жизнедеятельности составляющих ее видов определяются также и составом остальных частей биоты данной территории (которые изучают биологи – специалисты по другим живым организмам). Следовательно, фитогеография – лишь часть биогеографии, но в первую очередь как науки биологического, а не географического цикла наук.

Другую сторону организации растительного покрова изучает геоботаника. Основное понятие этой науки – **растительность**. Это совокупность всех фитоценозов, развитых на той или иной территории (классифицированных в той или иной системе). Конечно, и совокупность фитоценозов исторически обусловлена, но она значительно более динамична. Растительность – сложная система взаимодействующих в ценозах особей, групп особей (для одного вида иногда рассматриваемых как ценопопуляции) разных видов. Те множества видов, которые образуют ценозы (число видов от двух до нескольких десятков) на любой территории изменчивы (конкретные фитоценозы по составу всегда индивидуальны). Численность особей для большинства видов в ценозе установить непросто. Многие виды могут длительное время храниться только в виде семян в почве; немало особей многолетних трав, да и геоксилых кустарников, могут в данный сезон находиться в покое; у дерновинных злаков одну дернину могут образовывать как одна мощная особь, так и несколько; у длиннокорневищных и корнеотпрысковых растений число особей может быть существенно меньшим, чем видимое число побегов, и т.д. Все это более точно выявляется лишь в стационарных геоботанических работах. Но фитоценозы – это лишь узловой природный объект ценотического уровня организации живого. На деле объектами геоботаники (более строго – фитоценологии) являются и проще организованные объекты внутри ценозов – ценоячейки, различные микрогруппировки, синузии и др., и более сложные объекты из разных ценозов, занимающие фации, урочища, ландшафты внутри территорий, – это комбинации ценозов и их фрагментов, топологические и экологические ряды в пространстве и сукцессионные ряды (в пространстве и времени). Таково поле исследований фитоценологов, а в условиях взаимодействия с космой

и биотической средой – синэкологов (биогеоценологов), экофизиологов и др., в вопросах продуктивности, устойчивости и динамики фитоценозов – и экоморфологов, и антэкологов, и карпологов, и многих других специалистов-ботаников. К сожалению, надежных счетных единиц в этом случае даже на территориях локальной размерности почти нет. Огрубленно можно подсчитать (и отобразить на картах крупного масштаба) число основных фитоценозов (ведущих ценозов и их комбинаций) и площади, занятые ими. Весь комплекс подобных фитоценологических работ очень сложен и более детально может быть выполненным лишь на стационарах, работающих длительное время. И можно лишь подивиться тому, с какой «легкостью мыслей» подобные проблемы пытаются обсуждать географы (и даже – биогеографы). Но есть другое не менее сложное поле деятельности геоботаников, где они выходят на проблемы организации растительности на территориях региональной и – выше – субглобальной и глобальной размерностей. На этом поле давно и достаточно плодотворно работают и биогеографы (не только флористы, но и зоогеографы, в меньшей мере – микробиологи и микологи), здесь особенности природной среды изучает весь комплекс наук физической географии, здесь работают специалисты многих стыковых наук – почвоведения, геохимии и биогеохимии, здесь динамику геологических процессов, преобразующих территории во времени, изучают геологи (в том числе палеобиологи и палеогеографы). Ими вместе вскрыто уже немало важных закономерностей, которые далеко не полностью освоены геоботаникой, хотя призывов к этому было достаточно.

IV. Попробуем особо выделить некоторые положения учения о растительном покрове земной суши, которые именно биогеография (и флористика) приносит в геоботанику в целом.

1. Современный растительный покров Земли организован по преимуществу согласно с современным распределением материковой суши в Мировом океане (ее асимметрией, объемными характеристиками материков и окружающих их водных масс океанов, температурным режимом океанических течений, распределением материковых и океанических ледовых покровов в приполярных областях земли), т.е. теми физико-географическими (геофизическими) характеристиками, которые и определяют распределение основных типов климата на геоиде (Brockmann-Jerosch, Ruebel, 1932; Прозоровский, 1936; Wissman, 1939; Сочава, 1947; Troll, 1961 и др.).

2. Основные закономерности, выделяемые в растительном покрове Земли, – широтная зональность, секторная (меридиональная) упорядоченность (Комаров, 1921 и др.), вертикальная поясность. Но действуют они на растительный покров Земли только взаимосвязанно, совместно. Их совокупное проявление в растительном покрове материковой суши, хотя и определяет-

ся солярными факторами, едиными для всей Земли, но значительно детальнее отражает характер местных климатов разных регионов на всех континентах (биоклиматические особенности территорий).

3. Современный растительный покров земной суши сформировался в течение длительного в геологическом масштабе времени в тесной связи не только с формированием основных морфоструктур земной суши, но и меняющихся во времени условий среды. В разных частях Земли он и сохраняет древние элементы, и обогащен новыми и новейшими элементами. Древнее ядро растительного покрова значительно полнее отображает флора, чем растительность.

4. Эволюция живого на Земле идет на разных уровнях организации, поэтому в эволюции растительного покрова сочетаются филогенез, филоценогенез и биотогенез (его часть – флорогенез). Нам известны очень разнообразные у растений эволюционирующие единицы популяционно-видового уровня организации и процессы, определяющие эту сторону эволюции (мутации, отбор, дрейф генов, различные механизмы изоляции, но и гибридизация у сосудистых растений и т.д.). Мы знаем и то, что канализование процессов филогенеза идет и на ценотическом и на биотическом уровнях организации.

5. Однако процессы филоценогенеза (Сукачев, 1942, 1944; Овчинников, 1947 и др.) мы знаем меньше. Процессы эти сложны. Преобразование ценотических систем – от фитоценозов до фитоценохор разного уровня размерности или до типов растительности (как фитоценомер) – идет на базе изменений факторов и косной, и биотической среды. Собственно филоценогенезом В.Н. Сукачев называл преобразования фитоценозов, связанные с филогенетической сменой эдификаторных видов. Хорошими примерами тому, по-моему, являются ценозы полидоминантных мелкодерновинно-злаковых степей Сибири и Монголии (с господством *Stipa krylovii*, *Festuca lenensis* и др.). Но чаще мы признаем возможность относительно недавних изменений фитоценозов в результате разных вариантов селектогенеза (Сукачев, 1944) – инкубации и декубации синузий (в том числе ярусообразующих), конъюгации фрагментов локальных фитоценохор или еще чаще – различных ценозов в тополого-сукцессионных рядах. В них новые конкурентные взаимоотношения формируются перестройкой изменяющихся в новых условиях панмиктических одновидовых или гибридогенных популяций или гибридных комплексов разной природы. Еще более частыми случаями филоценогенеза, которые, однако, мы не можем строго оценить по конечным результатам, являются все процессы сингенеза.

6. Изменения растительного покрова во времени всегда включают и автохтонные (ограниченные данной территорией), и миграционные (иду-

щие извне) преобразования. В геологических масштабах времени автохтонное развитие преобладает. Миграции на занятые растительностью территории весьма осложнены и идут, как правило, несопряженно. На территории, свободной от растительности, они могут идти сопряженно (особями связанных ценотически видов), но и здесь огромное значение имеют факторы случайности (например, правило первопоселенца) и диапазон толерантности расселяющихся видов. Ограниченное число выделяемых нами на территории Земли флористических царств и подцарств объясняется именно преимущественно автохтонным преобразованием растительного покрова.

7. На территориях, занятых определенной (всегда ограниченной по составу, недонасыщенной по отношению к флоре всей Земли) флорой, автохтонно развиваются и типы растительности. Замечательно то, что ценозы одного типа растительности нередко развиваются конвергентно на отнюдь не сходной основе флор разных континентов. Таковы, например, «парамос» тропических горных стран Южной Америки, Восточной Африки и Юго-Восточной Азии, тропические колочелесья Южной Америки, Африки и юго-запада Мадагаскара. На еще более несходной основе конвергентно возникли тропико-субтропические и умеренные боры, настоящие саванны (не саванновые леса), высокогорные травяные ковры (матты), подушечники, торфяники и т.д. В. Б. Сочава (1948) называл это явление изоморфией растительных формаций, но, правильно объясняя его принадлежностью эдификаторов к определенным биоморфам и экологическим типам, почему-то считал это направление филогенеза частным, ограниченно применимым. А ведь связь этого явления именно с ограниченным числом типов эковиоморф у высших растений совершенно очевидна. П. Н. Овчинников (1947 и др.) с других позиций предложил именно так и строить классификацию высших таксонов растительности – «генетических» типов растительности – флороценотипов.

8. В любом флористическом выделе, начиная с элементарной флоры, всегда развиваются фитоценозы двух – нескольких флороценотипов. Но число флороценотипов на Земле ограничено (менее 100). При этом на территориях субглобальной размерности число флороценотипов не прямо пропорционально богатству состава флор. Число флороценотипов на равнинах Амазонии или в бассейне Конго (без гор) сравнимо или даже меньше, чем в беднейших по флоре регионах Арктики или Сахаро-Аравийских пустынь. Оно несколько возрастает в экотонных регионах (лестепь Евразии, лесоперии части Северной Америки), но особенно сильно растет в горах.

9. На территориях региональной размерности фитоценозы разных типов растительности связаны в сукцессионные (пространственно-времен-

ные) системы, территориально проявляющиеся в разных комбинациях – фитоценозах. При этом можно выделять современные (и, видимо, кратковременные) тополого-сукцессионные ряды и варианты типов (Овчиников, 1947 и др.). Но можно связывать и фитоценохоры крупных региональных и субглобальных территорий в системы, видимо, развивавшиеся в течение длительного времени (в геологическом масштабе), – фратрии растительных формаций (Сочава, 1945 и др.). Фратрии растительных формаций – типологическое понятие, которое в зависимости от особенностей территории имеет разное филогенетическое содержание. Для одних территорий все ценозы потенциально представляют лишь одну фратрию, для других территорий (той же размерности) типично сочетание фитоценозов (и сукцессионных систем) разных фратрий.

К сожалению, эти теоретические построения именно на стыке ботанической географии и геоботаники в современной отечественной науке почти не используются и не обсуждаются.

V. Есть, однако, и такие общие для геоботаники и ботанической географии «узловые» проблемы, которые в последнее время интенсивно обсуждались с разных позиций.

Остановимся, например, на соотношении площади выявления элементарных флор и фитоценохор разного уровня организации. Выше я говорил о том, что очень важное для сравнения флор понятие элементарной (конкретной) флоры А. И. Толмачев (1974) связывал с анализом состава ассоциаций на одинаковых экотопах. Но в своих ранних работах он более подчеркивал все же именно охват типичных экотопов (Толмачев, 1931, 1941) и при этом опирался на работы А. Пальмгрена, который предложил некоторый алгоритм выявления «минимум-ареала» флоры, идейно связанный с геоботаническими методиками того времени (Palmgren, 1925 и др.). Как известно, при расширении площади исследования флористы всегда замечают непрерывный рост числа видов, а затем этот рост снижается (кривая роста выходит на плато), и лишь при дальнейшем очень существенном росте территории вновь начинается более резкий прирост новых видов. А. И. Толмачев полагал, что в арктических флорах площадь выявления элементарных флор составляет примерно 300 км^2 , но поздние работы флористов Ленинградского университета под руководством В. М. Шмидта было установлено, что в таежной зоне и хвойно-широколиственной полосе Северо-Запада России эта площадь увеличивается до $600\text{--}700 \text{ км}^2$. В то же время стало ясно, что в лесостепи и степи она вновь уменьшается, но в пустынях может вырасти и до десятков тысяч км^2 . Но в своем курсе лекций 1974 г. А. И. Толмачев высказал предположение, что площадь выявления элементарной флоры может быть приравнена к геоботаническому району. Тезис этот, однако, сомнителен, так как геобо-

танические районы выделяются в первую очередь по преобладанию на территориях ценозов одного типа растительности (одной формации) и совершенно не могут и не должны охватывать какое-либо типичное разнообразие экотопов. Между тем это предположение А. И. Толмачева было принято Б. А. Юрцевым (1982, 1988), который, однако, в известной мере справедливо отождествлял геоботанический район с такой единицей разделения географической среды, как ландшафт. Строго говоря, определение ландшафта в разных школах ландшафтоведов очень различно, но геоботанический район действительно чаще всего характеризуется ландшафтным единством. Исходя из этого в своих теоретических работах Б. А. Юрцев и в дальнейшем приводит такую точку зрения, что элементарной флорой следует считать флору ландшафта (наименьшей территории, полно отражающей особенности природы данного региона). Подобной точки зрения придерживались ранее А. Н. Лукичева и Д. Н. Сабуров (1969).

Я в своих работах (Камелин, 1973 и др.) придерживался другой точки зрения. Элементарной естественной флорой я считал такую флору, которая отличается хотя бы одним прямым свидетельством ее оригинальности (отличия от соседних флор) – эндемичным видом (или видами) растений, но при этом флора выявляется на территории (которая тоже индивидуальна, неповторима), имеющей естественные природные рубежи. Таковой я полагал территорию бассейна любой реки, где удовлетворяется требование флористической оригинальности. Б.А. Юрцев подчеркивал, что такая территория является территорией регионального уровня размерности, и это совершенно справедливо. Причем на флористически бедных равнинах площади их будут на два-три порядка больше, чем в горах. Но территории до 50 000 км² в таежных регионах (или до 150–200 тысяч км² в пустынях) – это по меньшей мере геоботанические округа (а то и больше). В нашей совместной работе (Юрцев, Камелин, 1991) мы согласованно отразили различие наших подходов к элементарным флорам, и всех различных подходов к выделению флористических комплексов на выделах топологического уровня (фации, урочища, местности...), т.е. по площади локальной размерности. Их Б.А. Юрцев (1982) еще ранее называл «парциальными флорами». Но флора ландшафта – региональная по площади выявления, а по признакам состава – элементарная (значит, ее части – парциальные **флоры** – таковыми не являются). Это противоречие не устранено до сих пор. Мало того, что ландшафты понимаются по-разному (а сравнение их в разных трактовках некорректно), фактически одни и те же ландшафты могут повторяться на значительном удалении друг от друга. Следовательно, их очень сходные флоры будут считаться разными? Или все же одной флорой, но не на одной территории?

Ведь мы знаем, что элементарные флоры, выделяемые по алгоритму, описанному у А.И. Толмачева (но не элементарная естественная флора в моем понимании), в сравнении их в ряду непосредственно соседствующих территорий – очень близки друг к другу (уровни сходства до 75–80%). В то же время парциальные флоры в рамках одной элементарной флоры (а они, как правило, выделяются по господствующим комплексам растительности на тех или иных топологических выделах – и фациях, и урочищах) всегда отличаются друг от друга более резко, чем опять-таки при сравнении парциальных флор одинаковых фитоценозов в ряду соседних элементарных флор. Флоры ландшафтов тоже зачастую резко контрастны в пределах территории выявления элементарной флоры (скажем, в таежной зоне – ландшафты коренных берегов рек и водоразделов или луговых пойм крупных рек и лесных пойм долин мелких рек, впадающих в крупную). Но в ряде случаев они более выровнены (например, ландшафты березовой лесостепи юга Сибири и Северного Казахстана значительно менее контрастны по отношению к долинным ландшафтам рек, кроме случаев, когда в долинах есть крупные массивы пойменных лугов или на верхних террасах развиты боры). Знаем мы и то, как резко отличаются элементарные флоры территорий, включающих морское побережье, и территорий без выхода к морю. Но кто же будет всерьез рассматривать как элементарную флору узкую полосу влияния Финского залива (до уступа глинта).

Поэтому мы вправе, видимо, говорить о том, что в данном случае объекты флористики как части ботанической географии и геоботаники (как учения о фитоценозах – частного раздела фитоценологии, также как и симфитоценологии в смысле Р. Тюксена (Tuexen, 1978; Наумова и др., 1987) разделены ненадежно, нестрого и, кроме того, они недоизучены. Следовательно, анализировать на этих уровнях организации растительного покрова активность видов на тех или иных типах экотопов, состав так называемых местных популяций видов на этих выделах, возрастной состав видов в сообществах до того, как все сообщества детально описаны и хорошо классифицированы, это значит работать как любознательный эколог, а не как геоботаник или ботанико-географ (флорист).

Следует сказать в связи с обсуждаемой темой и о последних работах одного из наших выдающихся геоботаников В. Б. Сочавы. Это книги «Введение в учение о геосистемах» (1978) и посмертная «Географические аспекты сибирской тайги» (1980). Оригинальный склад ума В. Б. Сочавы хорошо проявился еще в его работах 40–50-х гг., где он выступает как геоботаник, ботанико-географ и флорогенетик. Для В.Б. Сочавы характерны, с одной стороны, исключительно широкий подход к объектам и процессам в природе, а с другой – логико-классификационная пере-

стройка теории любых изучаемых явлений. Таковы и его последние собственно географические работы. Если в 40-х гг. его «современная геоботаника поглотила ... старую географию растений, ботаническую географию и фитоценологию», то в конце 70-х гг. он разрабатывает «учение о геосистемах – синтетическую географическую науку, комплексную физическую географию», по его словам, «поглотившее ландшафтоведение». Но ладно бы еще только ландшафтоведение. Однако частным научным направлением этого учения, по В. Б. Сочаве, является и биогеография, связанная с тремя частными науками – геоботаникой, географией животного населения (зоогеографией) и экологией человека. Относительно ландшафтоведения В. Б. Сочава пишет: «Немало прежних представлений о ландшафтах потеряли свое значение». Но ведь потеряно и само понятие «ландшафт», которое он заменяет термином «макрогеохора» («самая крупная градация природной среды топологической размерности, которая одновременно может рассматриваться как регион», кроме того, это геохора, образованная **территориально** примыкающими геомерами, и, наконец, «по объему соответствует природным округам во многих схемах районирования!»). А геомеры В. Б. Сочавы – это элементарная ячейка – биогеоценоз, мельчайшая – фация, а высшая на топологическом уровне – геом. И дается пример классификации геомов: геом – елово-пихтовая тайга дренированных участков равнины; группа геомов – темнохвойная обь-иртышская тайга; класс геомов – Евразийский равнинный; тип природной среды – таежный. Но в таежный тип природной среды (Сочава, 1980) входят и темнохвойная, и светлохвойная тайга, боры и болота, туда же как класс геомов – горные тундры. Сюда же относится и подтайга, которая, по В. Б. Сочаве, «часто приобретает переменные (?) степные черты, которые сказываются в растительности, животном мире, почвах **и местном климате**» (!). Кстати, выделение на европейской части России (СССР) крупных выделов подтайги – совершенно ошибочное обобщение этого собственно континентально-североазиатского природного феномена. Таковы принципиальные подходы В.Б. Сочавы как географа к растительному покрову и территориям, где он развивается.

Вероятно, что-то все же остается и в геоботанике, уже как биологической науке, но в последних работах В. Б. Сочавы это совершенно не ясно. Конечно же, и эти работы В. Б. Сочавы очень оригинальны. На Б. А. Юрцева большое влияние оказали идеи В. Б. Сочавы в работе 1978 г., я же с огромным удовольствием и постоянным сопротивлением автору проработал его «таежное завещание» и часто возвращаюсь к нему. Но ни классификационные схемы, ни нововведения в терминологию, ни постоянное стремление В. Б. Сочавы к синтезу всех возможных наук меня не увлекают. Я не могу принять ни его представлений о ти-

пах растительности (Сочава, 1957), ни его концепцию типов природной среды (Сочава, 1978, 1980). Я полагаю, что в своих последних работах В. Б. Сочава отдает на откуп физико-географам («комплексным») важнейшие разделы наук о жизни, о природе, где первое слово всегда было за геоботаниками, ботанико-географами (да и зоогеографами). Эволюция взглядов В. Б. Сочавы на природу парадоксальна. И некоторое оправдание ей – лишь то, что это следствие опережающего развития экологии, превращения ее в метанауку, проникновения ее идей в географию, которая таким образом стремится отграничить себя от геологии (в том числе и от геоморфологии). Но для биологии экологические идеи органичны, они в ней и возникли и, вполне используя их, биологи (прежде всего ботаники) всегда умели отличать объекты и проблемы разных уровней организации, а главное – понимать, что кроме взаимоотношений живых объектов разных уровней с косной средой есть и взаимоотношения живых объектов друг с другом во времени и пространстве, разные на разных уровнях их организации.

Общая беда современных отечественных геоботаники и флористики – не востребованность их практикой хозяйства. Усугубляется это и тем, что, сдав на вечное хранение большую часть разработанных теоретических достижений, геоботаники и флористы пытаются приспособиться к теоретическим разработкам других наук. Но, как демонстрирует нам история, на этом пути даже крупные оригинальные ученые рискуют либо «выплеснуть с водой ребенка», либо заново открывать давно открытое. Замечательным примером этого является пропаганда якобы новой науки «экологической флористики», открыватели которой забыли (или не знали), что во всех курсах географии растений (включающих и флористику) ранее были большие разделы экологической географии растений. Ныне же, когда география развивается преимущественно как геоэкология (в чем немалая заслуга, в том числе и В.Б. Сочавы), подобные разделы в ботанической географии – науке, развивавшейся всегда на грани наук о живом и наук о Земле, всегда провозглашавшей экологический метод одним из основных методов познания и обобщения, – в лучшем случае анахронизм, а в худшем – уход от проблем именно нашей науки.

Поэтому следует еще раз подчеркнуть, что только на биотическом уровне познания (и организации) растительного покрова одни и те же объекты – участки растительного покрова, организованные и ограниченные территорией (частью земной суши) – изучают и флористика, и геоботаника. Задачи обеих наук здесь пересекаются (и взаимно дополняют друг друга). Они дают факты, которые характеризуют и территории (причем такие факты, которые никакой географ не может получить самостоятельно, но воспользоваться ими для характеристики территорий он дол-

жен). Но, подходя к выделам растительного покрова с разных сторон, получая независимые характеристики его, обе наши науки должны синтезировать их в общем знании. И тогда не будут заново открываться давно открытые истины. Например, то, что флора любой территории Земли (антропогенно измененной или практически не подвергавшейся прямому антропогенному воздействию) недонасыщена. Или то, что, несмотря на ограниченное количество типов растительности, любая фитоценохора на территории большей, чем территория выявления элементарной естественной флоры (выделяемой именно по оригинальным элементам флоры), будет уникальна по растительности, и в том числе потому, что растительность значительно более динамическое явление, чем флора. Но ведь в отличие от флористики, уже способной дать геоботанике некоторую систему теоретических обобщений (частью выделенных выше), геоботаника таких постулатов на собственных материалах по фитоценохорам пока не сформулировала. И этим следует заняться.

ЛИТЕРАТУРА

Камелин Р. В. Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л., 1973. 356 с.

Комаров В. Л. Меридиональная зональность организмов // Дневник I съезда русских ботаников в Петрограде. Петроград, 1921.

Корчагин А. А. Объем и содержание ботанической географии // Вестник ЛГУ. 1947. № 5.

Лукичева А. Н., Сабуров Д. Н. Конкретная флора и флора ландшафта // Ботан. журн. 1969. Т. 54, № 12. С. 1911–1920.

Наумова Л. Г., П. А. Гоголева, Б. М. Миркин. О симфитосоциологии // Бюл. МО-ИП, отд. биол., 1987. Т. 92, № 6. С. 60–72.

Овчинников П. Н. О принципах классификации растительности // Сообщ. Тадж. фил. АН СССР, 1947. Вып. 11. С. 18–23.

Прозоровский А. В. Причины горизонтальной зональности растительного покрова // Сов. ботаника. 1936. № 1. С. 51–75.

Сочава В. Б. Фратрии растительных формаций СССР и их филогенез // Докл. АН СССР. 1945. Т. 45, № 1. С. 60–64.

Сочава В. Б. Схемы распределения растительности на идеальном континенте и существование аналогичных типов растительности в разных зонах // Сов. ботаника, 1947. № 6. С. 360–364.

Сочава В. Б. Различные пути геоботанического разделения земной поверхности и их самостоятельное значение // Ботан. журн. 1948. Т. 33, № 1. С. 156–157.

Сочава В. Б. Пути построения единой системы растительного покрова // Тез. докл. делегатского съезда ВБО, 1957. Вып. 4, 2. С. 41–50.

Сочава В. Б. Введение в учение о геосистемах. Новосибирск, 1978. 319 с.

Сочава В. Б. Географические аспекты сибирской тайги. Новосибирск, 1980. 256 с.

Сукачев В. Н. Идея развития в фитоценологии // Сов. ботаника. 1942. Вып. 1–2. С. 5–17.

Сукачев В. Н. О принципах генетической классификации в биоценологии // Журн. общ. биол. 1944. Т. 5, № 4. С. 213–227.

Толмачев А. И. К методике сравнительно-флористических исследований. 1. Понятие о флоре в сравнительной флористике // Журн. Русск. БО, 1931. Т. 16, № 1. С. 11–124.

Толмачев А. И. О количественной характеристике флор и флористических областей. М.; Л., 1941. 40 с.

Толмачев А. И. Введение в географию растений. Л., 1974. 244 с.

Шенников А. П. Географический и биологический методы в геоботанике // Ботан. журн. 1948. Т. 33, № 1. С. 3–12.

Юрцев Б. А. Флора как природная система // Бюл. МОИП. Биол. 1982. Т. 87, № 4. С. 3–22.

Юрцев Б. А. Основные направления современной науки о растительном покрове // Ботан. журн. 1988. Т. 72, № 10. С. 1380–1395.

Юрцев Б. А. Флористический и фитоценологический подходы к растительному покрову: соотношение, проблемы синтеза // Журн. общ. биол. 1988. Т. 49, № 4. С. 437–449.

Юрцев Б. А., Р. В. Камелин. Основные понятия и термины флористики. Пермь, 1991. 81 с.

Brockmann-Jerosch H., Ruebel E. Der ideale Kontinent // Bericht über d. geobotanische Forschungsinstitut Ruebel (Zuerich). Zuerich, 1932. S. 10–15.

Palmgren A. Die Artenzahl als pflanzengeographischer Charakter sowie die Zufall und die saekulare Landhebung als pflanzengeographische Faktoren // Acta Bot. Fennica, 1925. Vol. 1. S. 1–142.

Troll C. Klima und Pflanzenkleide der Erde in dreidimensionaler Sicht // Naturwissenschaften, 1961. Hf. 9. S. 321–348.

Tuxen R. Grundlagen der Synsoziologie. Assoziationkomplexe (Sigmeten) und ihre praktische Anwendung. Vaguz. 1978.

Wissman G. Das Klima und Vegetationsgebiete Eurasiens // Zeitschr. Ges. Erdkunde. Berlin. 1939. Bd. 1–2.

ИСТОРИЯ ГЕОБОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ В КАРЕЛИИ

А.М. Крышень*, О.Л. Кузнецов**, Е.Ф. Марковская ***

* Институт леса Карельского научного центра РАН

** Институт биологии Карельского научного центра РАН

*** Эколого-биологический факультет Петрозаводского государственного университета

Историю геоботанических исследований в Карелии можно условно разбить на три периода: первый – исследование растительного покрова в рамках биогеографических исследований XVIII – начала XX веков; второй – исследования растительного покрова, проводимые в основном ленинградскими и московскими учеными, инициированные активным хозяйственным освоением территории; начало третьему периоду, который продолжается и до настоящего времени, положено организацией в Карелии Петрозаводского государственного университета и базы Академии наук СССР, т.е. формированием исследовательских коллективов на территории Карелии.

1-й период. Изучение растительного покрова Карелии было начато во второй половине XVIII в. в рамках общегеографических исследований И.И. Лепехина, Э. Лаксмана, В.М. Севергина, Н.Я. Озерецковского. Начало собственно ботанических исследований отмечено публикацией в 1838 г. первого для Карелии списка растений, составленного К.А. Триниусом для книги К.Ф. Бергштрессера «Опыт описания Олонецкой губернии». Первые исследования были сосредоточены прежде всего в районе Онежского и Ладожского озер. А.К. Гюнтер (1867; 1880) на основании собственных исследований, а также обобщая материалы экспедиций финских ботаников и энтомологов Нюландера, Норлина, Залберга, приводит кроме списка растений и характеристику растительности Обонежья. Примерно в это же время появляются и другие ботанические работы, описывающие территорию Приладожья. В 1913 г. в Олонецкой губернии по инициативе ее вице-губернатора А.Ф. Шидловского открылось Общество изучения Олонецкой губернии, выпускавшее журнал «Известия Общества изучения Олонецкой губернии», в котором публиковались многие работы о природе края, в т.ч. и по растительности, такие как статья В. Дробова о типах леса Вытегорского уезда и о распространении лиственницы, Ф. Дингельштедта о растительности долины р. Свирь, А. Бернацкого о состоянии и ценности лесов Карельской республики и др. В 1917 г. Общество фактически прекратило свою деятельность (возобновив ненадолго в 1923 г.).

2-й период. С началом строительства в 1916 г. Мурманской железной дороги начинаются комплексные исследования территории Карелии, свя-

занные с ее хозяйственным освоением. Активную работу проводили и многие известные ботаники, среди которых В.Л. Комаров, А.П. Шенников, Ф.И. Дингельштедт, К.Ю. Линкола и др. В начале 20-х гг. работала Олонецкая комплексная научная экспедиция Гидрологического института Российской академии наук под руководством Г.Ю. Верещагина. В ней принимал участие Отдел прикладной ботаники Главного ботанического сада (в настоящее время БИН РАН). В составе экспедиции работали ботаники – М.М. Ильин, В.Н. Савич, В.Н. Петров и А.В. Врублевский, выполнившие большое число геоботанических описаний. В это же время вышла работа Н.Я. Овчинникова «Леса Олонецко-Мурманского края» (1923), где приведена типология карельских лесов и дана достаточно подробная их характеристика. В районе Шуерецко-Сорокской лесной дачи геоботанические исследования проводил С.Я. Соколов (Соколов, 1926). В лесозономической экспедиции АН СССР, руководимой С.Н. Недригайло, участвовал лесовод В.И. Рутковский, составивший подробную типологическую схему (34 типа коренных и производных лесов) северных лесов Карелии (Рутковский, 1933) с учетом динамики и подробным описанием почв, рельефа, геологии.

В 1928–1932 гг. экспедиции по изучению колонизационных фондов Карелии проводили Главный ботанический сад (БИН) и Географо-экономический НИИ. Общее руководство осуществляли Н.И. Кузнецов и Ю.Д. Цинзерлинг. Работу экспедиции по лесному опытному делу возглавил С.П. Усков, составивший схему типов лесов Карелии (Усков, 1930) для лесоустройства, которое в это время проводилось. В начале 1930-х гг. в составе геоботанического отряда Карело-Мурманской экспедиции БИН АН СССР Ю.Д. Цинзерлинг, Е.А. Галкина, Н.Г. Солоневич исследовали районы южной и средней Карелии, в том числе прилегающие к Беломорско-Балтийскому каналу (Уросозеро), в северной Карелии работали Г.А. Благовещенский, Л.А. Соколова и В.Д. Лопатин. Результаты этих исследований опубликованы в сборнике трудов БИНа (серия «Геоботаника», выпуск 3, 1936). Леса Беломорского района (к северу и востоку от оз. Выгозеро) изучали М.И. Пряхин. Исследования Ю.Д. Цинзерлинга Северо-Запада европейской части СССР были высоко оценены научным сообществом: в 1930 г. Географическое общество наградило его малой золотой медалью за исследования флоры и растительности Карелии – побережий Онежского и Ладожского озер, а в 1935 г. ему присуждена степень д.б.н. без защиты диссертации. Особое внимание Ю.Д. Цинзерлинг уделял изучению болот СССР, в том числе и Карелии. По результатам этих исследований в 1932 г. им была опубликована обобщающая монография «География растительного покрова Северо-Запада европейской части СССР», которая широко используется ботаниками и поныне. Он также подготовил

уникальную обзорную главу «Растительность болот» в первом томе книги «Растительность СССР» (1938), в которой представил эколого-фитоценотическую классификацию растительности болот, типологию болотных массивов СССР. В этой работе впервые были выделены основные географические типы болот и болотных массивов Карелии (карельские кольцевой и бескольцевой аапа типы, поморский грядово-озерковый и др.). Эти классификации применяются и современными болотоведами.

С 1935 г. именно в Карелии в окрестностях ст. Уросозеро начались методические работы по возможности использования аэровизуальных наблюдений и материалов аэрофотосъемки для геоботанических исследований, первые результаты которых опубликованы в 1937 г. в книге «Применение самолета в геоботанических исследованиях». У истоков применения этих методов в болотоведении стоит Е.А. Галкина, которой позднее (1949) за разработку аэроаэрозольного метода исследования болот была присуждена Государственная премия СССР.

Следует также упомянуть и о том, что в 1930-е гг. на территории Приладожья проводили исследования финские ботаники и лесоводы В. Пентюнен, Е.К. Калела, Р. Каллила (Виликайнен, Сбоева, 1978). Во время войны на оккупированных территориях в 1942–1944 гг. по инициативе Географического общества Финляндии проводились специальные исследования природных ресурсов, в ботанических исследованиях принимали участие 34 человека, в том числе известные финские ботаники. По результатам исследований тех лет финскими авторами опубликован ряд крупных флористических и геоботанических (болотоведческих) работ (Кравченко, Уотила, 1995).

3-й период. Несмотря на то что в Карелии еще в 1927 г. была создана Болотная станция, которая изучала не только болота, но и заболоченные леса с целью использования их ресурсов в хозяйстве, а при Наркомземе республики тогда же было организовано Лесное опытное дело (Карельская лесная опытная станция), на базе которых позднее создаются – Карельский научно-исследовательский институт (1931 г.) и Карельский филиал Института механизации и энергетики лесной промышленности (1933 г.). Об организации масштабных исследований растительного покрова территории республики можно говорить лишь с основания в 1940 г. Карело-Финского государственного университета. В его состав входил биологический факультет, одной из кафедр которого была кафедра геоботаники. Первым заведующим кафедры был избран Е.С. Степанов, известный ленинградский геоботаник, луговед, проработавший до начала войны (умер в блокадном Ленинграде).

В 1945 г. возобновивший после войны работу университет сразу включился в восстановление народного хозяйства разрушенной респуб-

лики. В 1946 г. к Карело-Финской республике были присоединены пограничные территории (Сортавальский и Суоярвский районы) и для оценки их ресурсов была организована Западно-Карельская экспедиция, начальником которой стал зав. каф. геоботаники КФГУ доцент В.Н. Чернов, а научным консультантом – н.с. БИНа, к.б.н. геоботаник В.С. Леонтьев. В ее составе работали сотрудники Карело-Финской базы АН СССР и кафедры геоботаники КФГУ, а также студенты старших курсов, в том числе М.В. Чехонина, Н.В. Лебедева, В.И. Бакшаева, Р.В. Тихова, Г.А. Елина. В результате этой работы была охарактеризована растительность исследуемых районов, собрана большая коллекция сосудистых растений, которая вошла в фонд гербария кафедры.

В 1948 г. в Карелию в университет приезжает и работает (до 1950 г.) заведующим кафедрой геоботаники один из выдающихся исследователей Севера, сотрудник БИНа (г. Ленинград) проф. д.б.н. Б.А. Тихомиров, под руководством которого была организована первая крупная ботаническая экспедиция на полуостров Таймыр с участием аспирантов ПГУ. Исследования касались филоценогенеза растительных формаций арктической части Евразии. По инициативе Б.А. Тихомирова на кафедре была создана и до настоящего времени сохраняется музейная аудитория с геоботанической экспозицией различных типов леса Карелии. Под его руководством защитили кандидатские диссертации аспиранты ПГУ М.И. Виликайнен и М.В. Чехонина. В 1952 г. на кафедру геоботаники в ПГУ была приглашена геоботаник к.б.н. А.С. Лантратова, выпускница ЛПИ им. Покровского, уже имеющая большую практику полевых исследований в различных регионах страны, а на кафедру ботаники КГПИ – геоботаник к.б.н. К.Г. Лаврова, выпускница Саратовского университета.

В 60-х гг. XX века Правительством Карелии перед наукой ставится новая практическая задача – изучение запасов пастбищных и сенокосных угодий для развития животноводства в южной Карелии (Прионежский, Кондопожский, Олонецкий районы), руководителем этого направления исследований становится зав. каф. ботаники и физиологии растений ЭФ ПГУ профессор А.В. Штанько. В результате этой работы были выявлены основные типы лугов и кустарниковых пастбищ, разработаны рекомендации по улучшению сенокосных и пастбищных угодий. К.б.н. Н.В. Лебедева (ученица Е.А. Галкиной) организовала на кафедре совместно с болотоведами БИНа (г. Ленинград) и Карельского филиала (КФ) АН СССР исследования болот и болотных массивов, она также участвовала в составлении болотного кадастра Карелии, в изучении генезиса болотных массивов Прибеломорской низменности и лесомелиоративных ресурсов среднетаежной подзоны Карелии. Интерес к этой территории вновь возник в связи с переходом из БИНа РАН в ПетрГУ к.б.н. Л.А. Сергиенко, которая

с 2000 г. организовала студенческие учебно-исследовательские практики на Карельском побережье Белого моря. Флора и растительность маршей стала объектом аспирантской работы Н.В. Заславской.

Геоботанические исследования в ПетрГУ вновь активизировались в 90-е гг., в том числе и в связи с активизацией изучения флоры региона (Г.С. Антипина, Е.П. Гнатюк), а также с формированием на кафедре лихенологического направления, в основу которого положены геоботанические методы исследования. В диссертациях В.Н. Тарасовой (2000), А.В. Сониной (2001) и В.И. Степановой (2005) выявлены закономерности формирования лишенопокрова в зависимости от параметров фанерофита и факторов среды. Курирует геоботаническое направление к.б.н. А.С. Лантратова, в подготовке аспирантов участвовали также известные ученые, принадлежащие разным геоботаническим школам: к.б.н. М.Г. Вахрамеева, д.б.н. В.В. Горшков, д.б.н. Л.Б. Заугольнова, д.б.н. В.С. Ипатов, д.б.н. Н.В. Матвеева. Большое внимание стало уделяться организации учебного процесса по геоботанике и освоению современных методов исследования. В 2000 г. совместно с сотрудниками Ботанического сада ПетрГУ под руководством проф. Е.Ф. Марковской начались биогеоценологические исследования новой заповедной территории Ботанического сада (около 300 га), и все основные результаты опубликованы в серии статей в Международном электронном журнале Ботанических садов № 1 за 2001 г. В этих исследованиях принимали участие сотрудники и аспиранты ПетрГУ (А.С. Лантратова, Е.А. Платонова, Г.С. Антипина, А.В. Сониная, В.Н. Тарасова, П.Н. Лапшин) и сотрудники КарНЦ РАН (В.В. Куликова, В.С. Куликов, А.Д. Лукашов, П.В. Красильников, И.Д. Демидов). В результате работ подготовлена многослойная электронная карта территории с использованием ГИС-технологий (М.А. Шредерс, Е.А. Платонова, А.А. Прохоров), учебная биогеоценологическая экскурсия, заложены пробные площади для геоботанического мониторинга территории. В рамках большого практикума по ботанике осваиваются ГИС-технологии (А.С. Лантратова, М.А. Шредерс, Л.А. Сергиенко, В.Н. Тарасова, А.В. Сониная), с использованием геоботанических методов исследуются пригородные леса, растительность садов и парков городов Карелии, отвалы горнопромышленных комбинатов Карелии. Совместно с сотрудниками лаборатории болотных экосистем Института биологии (ИБ) КарНЦ РАН по гранту ФЦП «Интеграция» «Современная флора, растительность и палеогеография голоцена на Европейском Севере России» (1996–2000 гг.) была организована серия экспедиций (рук. д.б.н. Г.А. Елина, д.б.н. Е.Ф. Марковская), в которых исследовались болотные экосистемы Кольского полуострова.

В 1946 г. была организована Карело-Финская база (позднее Карело-Финский филиал АН СССР, в настоящее время Карельский научный центр РАН). С первых лет в ней развернулись обширные геоботанические исследования. Наиболее значимыми обобщениями того времени, безусловно, являются монографии по классификации растительности лугов и лесов Карелии, выполненные соответственно М.Л. Раменской (1958) и Ф.С. Яковлевым в сотрудничестве с В.С. Вороновой (1959), которые до сих пор являются наиболее полными систематизациями этих типов сообществ Карелии.

В 1950 г. в состав Карело-Финской базы АН вошел сектор болотоведения и мелиорации, который в 1953 г. перешел в Институт биологии, в настоящее время это лаборатория болотных экосистем. С первых лет исследования болот Карелии были комплексными и выполнялись с применением аэроназемного метода, автор которого Е.А. Галкина в 1950–1956 гг. была научным консультантом сектора. В первые годы в сектор пришли выпускники ПетрГУ (Н.В. Лебедева, Р.П. Козлова, Г.А. Елина, А.А. Белова, В.Н. Ларин) и ЛГУ (Т.К. Юрковская и М.С. Боч), развернулись маршрутные геоботанические и стратиграфические исследования болот в разных районах республики. В них принимали участие также ведущие болотоведы страны (М.Н. Никонов, Н.И. Пьявченко, Ц.И. Минкина). Под руководством Е.А. Галкиной были составлены уникальные крупномасштабные ландшафтно-геоботанические карты (планшеты) болот Карелии методом дешифрирования аэрофотоснимков в сочетании с наземными исследованиями.

Именно 50-е гг. прошлого века можно считать решающими в формировании карельской школы болотоведения, основоположниками которой являются Е.А. Галкина, Л.Я. Лепин, Н.И. Пьявченко и В.Д. Лопатин. Их идеи были в дальнейшем продолжены и развиты работами Г.А. Елиной и Т.К. Юрковской, эстафету которых ныне продолжают исследования О.Л. Кузнецова, В.К. Антипина, А.И. Максимова и ряда других сотрудников лаборатории. Объем и результаты геоботанических исследований болот Карелии очень обширны и многогранны: это и ряд карт растительности и районирований болот, несколько типологий болотных массивов и систем, несколько классификаций растительности, многолетние исследования естественной и постмелиоративной динамики растительности. Выполнены обширные стационарные исследования по структуре и динамике болот, продуктивности и запасам ресурсов лекарственных и ягодных растений. Крупным вкладом в отечественную науку являются результаты палеогеографических исследований динамики растительности позднеледниковья и голоцена Восточной Фенноскандии, выполненные Г.А. Елиной (1981, 2000, 2005). Большое внимание уделяется охране болотных экосистем.

С 1958 г. в ИБ работает В.Д. Лопатин, который с 1960 по 1968 г. возглавляет лаб. болотоведения. В круг его интересов входит водная растительность, в частности, исследование мелководных биоценозов, а также растительность болот. В болотоведении им разработаны вопросы классификации растительности, торфов, болотных фаций и оригинальные методические подходы к оценке режимов увлажнения. Под общим руководством В.Д. Лопатина с использованием фитоценологически-географического подхода разработана карта растительности болот Карелии, основными составителями которой были Т.К. Юрковская (1968), Р.П. Козлова (1971), а ее визуализация на основе ГИС-технологий была сделана Г.А. Елиной (1984) и уточнена Т.К. Юрковской.

В последующие годы в Институте биологии под руководством В.Д. Лопатина организованы маршрутные и стационарные мониторинговые исследования лугов южной Карелии (В.Ф. Юдина, В.А. Зайкова). Более 20 лет проводились стационарные исследования (пос. Эссоила) по созданию лугов на осушенных торфяных землях (Л.Г. Козлов, Н.П. Ларионова, С.И. Калинина, Е.И. Синькевич). С 1997 г. в лаборатории болотных экосистем ИБ С.Б. Знаменским проводятся исследования динамики суходольных лугов Карелии и примыкающих регионов.

Большое внимание В.Д. Лопатин уделял вопросам взаимоотношения растений и методам геоботанических исследований, им разработаны оригинальные коэффициенты сопряженности и региональные экологические шкалы растений.

С 1965 г. в рамках лаборатории болотоведения под руководством геоботаника-болотоведа Г.А. Елиной (зав. лабораторией с 1973 по 1988 г.), формируется новое направление исследования «Палеорастительность и палеогеография позднеледникового и голоцена Восточной Фенноскандии». В соавторстве с геологом А.Д. Лукашовым и при участии Л.В. Филимоновой и Н.Б. Лавровой, выполняется реконструкция палеорастительности, палеоклимата и палеогидрологии, что позволило выявить главные тенденции развития ведущих экосистем Восточной Фенноскандии и подготовить картографические материалы по палеорастительности этой территории.

С 1968 до 1973 г. лабораторию болотоведения возглавляет чл.-корр. АН СССР, председатель Президиума КФАН СССР Н.И. Пьявченко – организатор в СССР научного направления – лесное болотоведение. Работа смещается в область стационарных исследований (стационар Киндасово), тематика исследования расширяется и наряду с традиционными направлениями включает изучение структуры и функции заболоченных лесов и болот, их спонтанную и антропогенную динамику. Исследовались внутренние связи и взаимодействия основных компонентов биогеоценозов

болот и заболоченных лесов, определяющие интенсивность материально-энергетического обмена и динамику в естественном состоянии и под влиянием осушения. Геоботанический блок работы позволил выявить высокое видовое и ценотическое разнообразие, сложность и устойчивость структур на разных уровнях организации растительного сообщества. Позднее в рамках этого направления проводилось изучение направленности сукцессионных процессов болотной растительности в условиях антропогенной динамики (после осушки). Эти работы показали, что в зависимости от типа болота различаются темпы, а направленность идет в сторону мезофитизации с формированием древесного яруса. Наиболее медленно эти процессы идут на открытых верховых сфагновых болотах (С.И. Грабовик).

В этот период параллельно в ИБ и Институте леса (ИЛ) формируется ресурсоведческое направление, связанное с изучением биологии и оценкой ресурсов ягодных и лекарственных растений болот (В.Ф. Юдина, Т.А. Максимова, Т.Ю. Дьячкова) и лесов (Н.М. Щербаков, Т.В. Белоногова, Н.Л. Зайцева). Исследуются ресурсы ягодных и лекарственных растений, их экология, химический состав, особенности сезонного развития, режим эксплуатации зарослей лекарственных растений, методы учета и прогнозирования урожая.

С 1988 г. зав. лабораторией болотных экосистем ИБ становится О.Л. Кузнецов, расширяется география исследований и тематика включает изучение структурно-функциональной организации и закономерностей динамики болотных экосистем Восточной Фенноскандии. По результатам многолетних исследований создана большая база данных – фитоценотека, которая включает более 4000 геоботанических описаний. Первая классификация болотной растительности Карелии была разработана Т.К. Юрковской (1959) на основе доминантного метода. Результат длительных экспериментальных и теоретических исследований растительности болот и ее тополого-экологическая классификация представлены в докторской диссертации О.Л. Кузнецова (2006). Современные геоботанические исследования заболоченных лесов и их классификация были выполнены С.А. Кутенковым (2004).

В 1957 г. в КФ АН СССР организуется Институт леса (ИЛ), в состав которого входил сектор лесной геоботаники под руководством М.Л. Раменской. Ею изучена флора сосудистых растений всех районов республики, собран обширный гербарий, хранящийся сейчас в ПетрГУ, подготовлены 2 определителя сосудистых растений региона, выполнены анализ флоры Мурманской области и Карелии и флористическое районирование территории. Наиболее значимой работой М.Л. Раменской с точки зрения исследования растительного покрова, безусловно, является ее классифи-

кация ландшафтов Карелии и Мурманской области (Лесовосстановление..., 1975). Она по праву считается основателем научного направления – лесное ландшафтоведение. Вместе с В.И. Шубиным М.Л. Раменская выделила ландшафтные районы (их можно также считать геоботаническими) и привязала лесовосстановление к ландшафтной основе. М.Л. Раменская была также идейным вдохновителем и руководителем исследований растительности вырубок, под ее руководством В.С. Вороновой (1952, 1964) и Н.И. Ронконен (1975) была разработана типология вырубок на основании подхода акад. И.С. Мелехова (1959). И в последующие годы в лаборатории лесовосстановления продолжались геоботанические исследования. Признанным лидером в исследованиях взаимоотношений древесных растений и грибов является д.б.н. В.И. Шубин. Основными объектами исследований лаборатории являются лесные питомники и вырубки. Растительные сообщества в этих условиях отличаются динамичностью процессов формирования и являются хорошим объектом для изучения взаимоотношений растений и их реакции на внешние факторы. Именно таким изменчивым в пространстве и во времени сообществам посвящены исследования д.б.н. А.М. Крышеня (1993, 2005), разработавшего также классификацию растительных сообществ вырубок на основе динамического подхода (2006).

Одним из ведущих направлений в Институте леса стало лесное ландшафтоведение, которое развивалось под руководством к.с.-х.н. А.Д. Волкова и д.с.-х.н. А.Н. Громцева. К настоящему времени на основе оригинальной классификации ландшафтов в ИЛ выполнено ресурсное районирование Карелии и обоснованы системы лесоводственных мероприятий. А.Н. Громцевым (2000) изучена естественная динамика таежных лесов и исследована роль пожаров и хозяйственного освоения в формировании лесных массивов в различных ландшафтах. Д.г.н. В.А. Коломьцевым (2001) исследованы болотообразовательные процессы в различных ландшафтах Карелии.

Традиционно большое внимание в ИЛ уделялось исследованию продуктивности лесных фитоценозов. Известны работы в этом направлении М.И. Виликайна, А.Д. Волкова, С.С. Зябченко и др., но безусловным лидером являлся чл.-корр. ВАСХНИЛ д.с.-х.н. Н.И. Казимиров. Лаборатория под его руководством проводила долговременные и обширные по территории исследования, результатами которых стали многие монографии и рекомендации. Одним из первых в стране Н.И. Казимиров организовал работы по моделированию влияния экологических факторов на рост сосновых и еловых древостоев.

Исследования ИЛ отличаются комплексностью, большое внимание уделялось и уделяется долговременным наблюдениям на стационарах и

опорных пунктах. Лесоболотное направление, организованное Н.И. Пьявченко, является ярким примером таких исследований, объединявших лесоводов, ботаников, почвоведов, микробиологов, ресурсоведов.

В ИЛ много внимания также уделялось и уделяется исследованиям экологической функции лесов (С.А. Дыренок, В.В. Дьяконов, С.С. Зябченко, Н.Г. Федорец и др.), их естественной и антропогенной динамики (А.Н. Громцев, Н.И. Казимиров, А.М. Крышень), проблеме сохранения немногих сохранившихся в естественном состоянии достаточно крупных массивов лесов (А.Н. Громцев, А.В. Кравченко).

С 50-х гг. прошлого века в Карельском научном центре сложилось природоохранное направление, значительное внимание придается охране растительного покрова Восточной Фенноскандии (В.К. Антипин, Н.А. Белоусова, А.Н. Громцев, А.В. Кравченко, О.Л. Кузнецов, А.А. Кучко), которое является составной частью масштабных исследований биоразнообразия региона, в том числе и на ценоотическом уровне, и легло в основу концепции формирования системы особо охраняемых природных территорий.

ВАЖНЕЙШИЕ ГЕОБОТАНИЧЕСКИЕ ПУБЛИКАЦИИ (МОНОГРАФИИ И СБОРНИКИ СТАТЕЙ) УЧЕНЫХ КАРЕЛИИ

Биоразнообразие, динамика и охрана болотных экосистем Восточной Фенноскандии: Сб. статей / Ред.: О.Л. Кузнецов, В.Ф. Юдина. Петрозаводск, 1998. 166 с.

Болота Европейского Севера: Сб. статей / Отв. ред. В.Д. Лопатин. Петрозаводск, 1980. 237 с.

Громцев А.Н. Ландшафтная экология таежных лесов: теоретические и прикладные аспекты. Петрозаводск, 2000. 144 с.

Громцев А.Н. Ландшафтные закономерности структуры и динамики среднетаежных сосновых лесов Карелии. Петрозаводск, 1993. 160 с.

Динамика болотных экосистем Северной Евразии в голоцене: Сб. статей / Ред. О.Л. Кузнецов. Петрозаводск, 2000. 77 с.

Елина Г.А. Картографирование растительности и ландшафтов на временных срезах голоцена таежной зоны Восточной Фенноскандии. СПб, 2005. 113 с.

Елина Г.А. Многоликие болота. Л., 1987. 191 с.

Елина Г.А. Принципы и методы реконструкции и картирования растительности голоцена. Л., 1981. 158 с.

Елина Г.А., Кузнецов О.Л., Максимов А.И. Структурно-функциональная организация и динамика болотных экосистем Карелии. Л., 1984. 128 с.

Елина Г.А., Лукашов А.Д., Юрковская Т.К. Позднеледниковье и голоцен Восточной Фенноскандии (палеорастительность и палеогеография). Петрозаводск, 2000. 242 с.

Зайкова В.А. Динамика луговых сообществ. Л., 1980. 216 с.

Зябченко С.С. Сосновые леса Европейского Севера. Л., 1984. 248 с.

Казимиров Н.И. Экологическая продуктивность сосновых лесов (математическая модель). Петрозаводск, 1995. 132 с.

Казимиров Н.И. Ельники Карелии. Л., 1971. 140 с.

Казимиров Н.И., Морозова Р.М. Биологический круговорот веществ в ельниках Карелии. Л., 1973. 175 с.

Казимиров Н.И., Морозова Р.М., Куликова В.К. Органическая масса и потоки веществ в березняках средней тайги. Л., 1978. 216 с.

Калинина С.И., Лайдинен Г.Ф. Биологические основы возделывания многолетних злаковых трав на Европейском Севере России. Петрозаводск, 1995. 212 с.

Козлов Л.Г., Михкиев А.И., Синькевич Е.И. Луговые агроценозы на мелиорированных землях. Л. 1982. 180 с.

Козловская Л.С., Медведева В.М., Пьявченко Н.И. Динамика органического вещества в процессе торфообразования. Л., 1978. 176 с.

Коломыцев В.А. Болотообразовательный процесс в среднетаежных ландшафтах Восточной Финноскандии. Петрозаводск, 1993. 173 с.

Коломыцев В.А. Географические особенности структуры и динамики заболоченности Восточной Финноскандии. Петрозаводск, 2001. 184 с.

Крышень А.М. Растительные сообщества вырубок Карелии. М., 2006. 262 с.

Лесовосстановление в Карельской АССР и Мурманской области: Сб. статей / Отв. ред. М.Л. Раменская. Петрозаводск, 1975. 206 с.

Марковская Е.Ф., Антипина Г.С., Платонова Е.А. и др. Экосистемные исследования на территории Ботанического сада Петрозаводского университета // Бюл... ГБС. Вып. 173. 1996. С. 67–71.

Медведева В.М. Формирование лесов на осушенных землях среднетаежной подзоны. Петрозаводск, 1989. 168 с.

Методы исследования болотных экосистем таежной зоны: Сб. статей / Отв. ред. О.Л. Кузнецов. Л., 1991. 129 с.

Обмен веществ и энергии в сосновых лесах Европейского Севера / Н.И. Казимиров, А.Д. Волков, С.С. Зябченко и др. Л., 1977. 302 с.

Разнообразие биоты Карелии: условия формирования, сообщества, виды / Ред.: А.Н. Громцев, С.П. Китаев, В.И. Крутов и др. Петрозаводск, 2003. 262 с. (на рус. и англ. яз.).

Раменская М.Л. Луговая растительность Карелии. Петрозаводск, 1958. 400 с.

Растительный мир Карелии и проблемы его охраны: Сб. статей / Ред.: Г.А. Елина, А.Д. Волков. Петрозаводск, 1993. 198 с.

Саковец В.И., Гаврилов В.Н. Лесообразовательные процессы на осушенных болотах Карелии. Петрозаводск, 1994. 102 с.

Сосновые леса Карелии и повышение их продуктивности / М.И. Виликайнен, С.С. Зябченко, А.А. Иванчиков и др. Петрозаводск, 1974. 256 с.

Строение и продуктивность природных сеяных лугов: Сб. статей / Отв. ред. В.Д. Лопатин. Петрозаводск, 1980. 174 с.

Чернов В.Н., Чернова Е.П. Флора озер Карелии. Петрозаводск, 1949. 162 с.

Шубин В.И. Микотрофность древесных пород, ее значение при разведении леса в таежной зоне. Л., 1973. 264 с.

Экосистемы Валаама и их охрана / А.А. Кучко, Н.А. Белоусова, А.В. Кравченко и др. Петрозаводск, 1989. 200 с.

Экосистемы ландшафтов запада северной тайги (структура, динамика) / А.Д. Волков, А.Н. Громцев, Г.В. Еруков и др. Петрозаводск, 1995. 194 с.

Экосистемы ландшафтов запада средней тайги (структура, динамика) / А.Д. Волков, А.Н. Громцев, Г.В. Еруков и др. Петрозаводск, 1990. 285 с.

Яковлев Ф.С., Воронова В.С. Типы лесов Карелии и их природное районирование. Петрозаводск, 1959. 189 с.

ЛУГОВОЕ НАПРАВЛЕНИЕ ИССЛЕДОВАНИЙ КАЗАНСКОЙ ГЕОБОТАНИЧЕСКОЙ ШКОЛЫ

Е.Л. Любарский

Казанский государственный университет, Казань, Россия
evgeny.lyubarsky@ksu.ru

В 60–70-х гг. XIX века в Казанском императорском университете сформировалась Казанская геоботаническая школа. Ее отцы-основатели Н.Ф. Леваковский, П.Н. Крылов, С.И. Коржинский, А.Я. Гордягин и их последователи по мере накопления результатов своих геоботанических исследований разработали многие оригинальные теоретические представления и методические приемы, которые вошли в дальнейшем в золотой фонд российской и мировой геоботаники. Постепенно сформировались и принципиальные основы исследований Казанской геоботанической школы:

1. Изучение растительности в тесной связи с изучением почв.
2. Разработка и использование экспедиционных, стационарных и экспериментальных методов исследований.
3. Применение статистической обработки полученных материалов.
4. Разработка и совершенствование доминантно-флористической классификации и экологической и динамической ординации растительности.
5. Изучение взаимоотношений между растениями в растительном сообществе.
6. Изучение структуры, организации, динамики ценологических популяций растений.
7. Увязывание научной деятельности с решением практических задач природопользования и охраны природы.

Основная колыбель Казанской геоботанической школы – территория бывшей Казанской губернии, а затем и ее основной географической наследницы – Республики Татарстан – отличается особенно большим природным разнообразием, что определяется ее географическим положением. Здесь проходит граница лесной и лесостепной зон и происходит схождение долин крупных рек Волги, Камы, Вятки, Белой («Страна четырех рек»). Все это исторически обусловило богатство флоры и фауны, большое разнообразие экосистем, растительности, богатое поле интересов и деятельности ботаников, зоологов, экологов.

Большое внимание Казанская геоботаническая школа всегда уделяла изучению луговой растительности, чему в значительной степени способствовало, с одной стороны, обилие и огромное разнообразие в Казанской

губернии разных типов пойменных и суходольных лугов, а с другой – повышенный интерес к естественным кормовым угодьям сельскохозяйственных производителей.

Уже в работах С.И. Коржинского (1888, 1891, 1898) формируются общие представления о флоре и растительности лугов Казанской губернии. А.Я. Гордягин (1889) приводит списки видов для некоторых пунктов лугов в поймах рек Волги и Камы и приходит к выводу, что безлесье пойм обусловлено деятельностью человека, и, таким образом, пойменные луга представляют собой явление вторичное.

В период с 1912 по 1916 г. по инициативе Казанского губернского земства казанские ботаники А.Р. Какс, С.М. Крылов, И.П. Потапьевский, В.И. Баранов, И.Г. Бейлин и др. проводят обширные рекогносцировочные обследования пойменных лугов по рекам Меше, Кубне, Свяге, Большому Черемшану, Малой Кокшаге с их притоками, а также в некоторых пунктах пойм рек Волги и Камы. Результаты этой работы частично опубликованы («Труды по обследованию лугов Казанской губернии», 1913–1915 гг., вып. 1–5), частично остались в рукописи. Материалы этой земской экспедиции подробно рассмотрены и подытожены в работе М.В. Маркова (1930), который отмечает, что, несмотря на некоторые существенные недостатки в ее работе, легко объяснимые, с одной стороны, уровнем науки того времени, а с другой – маршрутно-ориентировочной направленностью исследований, работа луговой земской экспедиции все же дала много ценного. Детально изучена флора обследованных лугов. Установлены в общем характер почв и растительности пойм обследованных рек. «Формации» авторов, соответствующие современным ассоциациям, отнесены к лугам высокого, среднего или низкого уровня и охарактеризованы соответствующими квалифицированными списками видов растений. В ряде случаев (особенно С.М. Крыловым) собран интересный материал, характеризующий экологию некоторых видов растений и луговых ассоциаций. Следует отметить, что луговая экспедиция Казанского губернского земства была частью большой общероссийской экспедиции земств в 1912–1916 гг. по изучению заливных лугов России.

В 1921–1926 гг. в Лаишевском, Чистопольском и некоторых других районах Татарской республики разными исследователями проводились местные локальные обследования лугов, носившие в основном рекогносцировочный и достаточно поверхностный характер, результаты их не публиковались (Марков, 1930).

В 1925–1929 гг. казанские ботаники под руководством М.В. Маркова проводят в лесостепных Закамских районах Татарской АССР основательные экспедиционные геоботанические исследования, в результате которых был собран большой и полноценный материал, характеризующий

лесную, луговую, степную и полевую растительность Закамья республики. Особое внимание было уделено изучению степных суходолов, сохранившихся главным образом на южных и околоюжных склонах, для которых характерны так называемые остепненные луга, или луговые степи, нередко – каменистые степи. Растительность изучалась методами и глазомерного, и точного учета. Списки видов в растительных сообществах квалифицировались с оценкой их обилия по Drude, жизненности, ярусности, встречаемости – по Raunkier, покрытия – по Lagerberg. Производилась зарисовка дерновин злаков на площадках в 1 кв.м., взвешивание травостоя и т.п. На склонах выявлялась поясность в размещении различных растительных сообществ. В ряде случаев отмечалась засоленность почв. К сожалению, результаты этих исследований почти все остались в рукописи, однако они были использованы в более поздних публикациях М.В. Маркова (1930, 1946 и др.) о лугах Татарии.

В 1928 г в окрестностях фермы Казанского сельскохозяйственного института были предприняты и первые опыты по стационарному изучению луговой растительности (Марков, 1930).

В начале 30-х гг. XX в. по заданиям Татнаркомзема казанскими ботаниками под руководством М.В. Маркова проводятся охватывающие всю территорию Татарской АССР инвентаризация лугов (сенокосов и пастбищ) и геоботаническая съемка луговых и полевых угодий колхозов и совхозов. Всесоюзным институтом кормов работа по инвентаризации лугов Татарской АССР была признана показательной. В 1933 г. М.В. Марковым составлена карта лугов Татарской АССР в масштабе 4 версты в 1 дюйме. На основании этих обследований в 1934 г. была опубликована брошюра «Меры по улучшению лугов и пастбищ (памятка для колхозов и совхозов)», а каждый колхоз и совхоз получил подробный топографический план своей территории, на котором были выделены контуры различных типов лугов и выполнены описания луговой растительности с указанием необходимых мероприятий по улучшению сенокосов и пастбищ.

Продолжая исследования А.П. Шенникова (1930) в пойме р. Волги, близ г. Ульяновска, М.В. Марков в 1936–1937 гг. тщательно изучает природные условия развития растительности в пойме р. Волги. В намеченном им основном экологическом ряду луговых ассоциаций М.В. Марков детально анализирует условия местообитания луговых растительных сообществ и, развивая представления об экологическом объеме местообитания и его видовой емкости и о ведущих экологических факторах, выясняет закономерности и причины распределения, развития той или иной роли луговых видов и различных жизненных форм в сложении луговых растительных сообществ в экологическом ряду поймы. Он предлагает различать по-

нятия «местоположение» как участок территории с присущими ему экологическими факторами, позволяющими тому или иному растению поселиться на данной территории, и «местообитание» как местоположение, измененное фитоценозом. Для выяснения причин, обуславливающих существование того или иного лугового фитоценоза, М.В. Марков считает необходимым одновременно изучать и факторы местообитания в их взаимосвязи и взаимообусловленности и экологические и биологические особенности самих организмов, слагающих фитоценоз. Вслед за А.П. Шенниковым (1930) он также предлагает различать экологический и фитоценотический оптимумы существования того или иного вида растения в фитоценозе. Материалы этих исследований стали основой докторской диссертации М.В. Маркова и были в дальнейшем опубликованы (1938, 1950).

Используя материалы проведенной под его руководством в начале 30-х гг. XX в. инвентаризации и геоботанической съемки лугов ТАССР и другие свои наблюдения, М.В. Марков в 1946 г. публикует сводку «Луга Татарской АССР (сенокосы и пастбища)», ставшую фактически руководством для геоботаников и луговодов, в которой даются определение типа луга, характеристика условий существования луговой растительности, описание биологических типов луговых растений, характеристика важнейших видов луговых растений, описание приемов бонитировки лугов, характеристика главнейших типов лугов и их классификация, естественно-историческое районирование и описание путей улучшения сенокосов и пастбищ Татарии. М.В. Марковым приводится и двумерная экологическая ординация различных типов лугов в соответствии с богатством почвы и ее увлажнением. Причем отмечается, что в тех случаях, когда основным источником увлажнения являются атмосферные осадки, богатство почвы играет решающую роль в определении типа луга. Для лугов в поймах малых и средних рек приводится и двумерная экологическая ординация различных типов лугов в соответствии с интенсивностью аллювиального процесса и влажностью почвы. К работе была приложена схематическая карта растительности Татарской АССР.

В 1944–1948 гг. М.В. Марков организует и возглавляет четыре комплексные экспедиции по изучению флоры и растительности пойм рек Волги и Камы в пределах ТАССР. Результаты этих исследований опубликованы позже (Марков с сотруд., 1955 а, б). В этой работе исчерпывающе представлена луговая флора пойм Волги и Камы в пределах ТАССР и дана всесторонняя характеристика луговой растительности в связи с почвами и условиями их увлажнения. В работе представлена двумерная экологическая ординация растительных ассоциаций на фоне затухания аллювиального процесса и возрастания продолжительности затопления. В той же модели сопоставляются характеристики почвенных условий, харак-

терных для соответствующих ассоциаций, и различные характеристики самих луговых ассоциаций. Здесь же М.В. Марков рассматривает некоторые теоретические вопросы фитоценологии и методику проведения геоботанических исследований. Эта работа имеет и большое историческое значение. Через несколько лет после ее геоботанического обследования пойменная луговая растительность исчезла под водами Куйбышевского водохранилища. Однако основные черты флоры и растительности затопленных участков пойменных лугов пойм наших крупных рек сохранены для науки.

Позже М.В. Марков обследовал луга и в пойме р. Вятки (Марков, 1956), однако эти материалы в основном не были опубликованы и сохранились лишь в рукописи.

С конца 40-х – начала 50-х гг. XX века казанскими ботаниками под руководством М.В. Маркова развертывается цикл стационарных и экспериментальных исследований взаимоотношений между видами луговых растений при их совместном произрастании. Эти работы позволили выявить существенные закономерности строения и функционирования луговых растительных сообществ, а также сравнительную конкурентоспособность и средообразующую роль разных видов луговых растений в различных эколого-фитоценологических условиях, механизм их взаимовлияния и разработать научно обоснованные рекомендации как по улучшению естественных лугов, так и по подбору компонентов для многолетних луговых травосмесей (Маркова, 1953, 1955; Марков, 1955 в, 1964, 1965; Любарский, 1960; Маркова, Марков, 1964; Куликова, 1964 и др.).

В 1951–1953 гг. коллективом кафедры геоботаники Казанского университета под руководством М.В. Маркова и при его активном участии проводятся несколько экспедиций с целью изучения влияния подтопления на луговую растительность в связи со строительством гидроэлектростанций и созданием водохранилищ на Волге и Каме (Куликова, Иванова, 1953; Марков, 1958 и др.). Эти исследования помогли изучить динамику луговых сообществ при подтоплении их в условиях различного положения в рельефе их местобитаний и различного подъема уровня грунтовых вод в результате подтопления. На основании этих исследований были разработаны практические рекомендации: удобрение лугов более высокого уровня и создание сеяных лугов в понижениях рельефа.

Е.Л. Любарский исследовал луга в пойме малой реки Мешы на территории Татарской АССР (1958). В этой работе не только отразились идеи его учителя М.В. Маркова (например, использование доминантно-флористической классификации и двумерной экологической ординации луговой растительности в соответствии с богатством и увлажнением почвы, исследование взаимоотношений между различными видами луговых рас-

тений в растительных сообществах), но и были проведены эксперименты по удобрению пойменных лугов (в том числе и с самолета), предложена научно обоснованная схема многолетней динамики растительности в пойме в связи с постепенным вертикальным нарастанием поверхности поймы, создана геоботаническая карта поймы р. Меши.

С конца 50-х гг. XX в. на кафедре ботаники Казанского университета под руководством Е.Л. Любарского проводится большой цикл исследований экологии вегетативно-подвижных растений и их роли в растительных сообществах. Основные объекты этих исследований – луговые вегетативно-подвижные растения (Любарский, 1967 и др.). С 60–70-х гг. на кафедре ботаники развертываются и популяционно-экологические исследования вегетативно-подвижных растений, главным образом луговых (Любарский, 1976 и др.). Эти исследования (экспедиционные, стационарные, экспериментальные) позволили не только глубже изучить экологию и взаимоотношения луговых вегетативно-подвижных растений в луговых растительных сообществах на организменном и популяционном уровнях, но и дали возможность более глубоко изучить структуру, функционирование, развитие, экологию луговых растительных сообществ, поскольку вегетативно-подвижные растения – основные ведущие виды большинства луговых сообществ.

С 1972 по 1984 г. по заданию Минсельхоза РСФСР под общим методическим руководством ВНИИ кормов им. В.Р. Вильямса в Татарской АССР и сопредельных территориях проводится третий «паспортизационный» этап изучения лугов. Он характеризуется сплошным обследованием на хозяйственно-топологической основе всех сенокосно-пастбищных угодий и составлением крупномасштабных (1:10000) карт кормовых угодий колхозов и совхозов. В Татарстане геоботаническое обследование лугов проводится под руководством Е.Л. Любарского кафедрой ботаники Казанского университета совместно с Татарским филиалом «Волгогипрозема». В результате каждый колхоз и совхоз вновь получил геоботаническую карту их естественных кормовых угодий, на которой были выделены контуры различных типов лугов и описания луговой растительности с указанием необходимых мероприятий по улучшению сенокосов и пастбищ и их рациональной эксплуатации. Обобщение этих материалов дало общее представление об имеющихся в республике луговых ресурсах, подтвердило крайне неудовлетворительное состояние лугов и лугового хозяйства, создало предпосылки для организации рационального планирования и ведения лугового хозяйства Татарстана. Сравнение полученных материалов с результатами аналогичных обследований прошлых лет позволило оценить динамические процессы, происходящие с луговой растительностью в ТАССР и прежде всего отметить значительное увели-

чение территорий, занятых суходольными лугами, настолько значительное, что этим компенсировались все луговые территории, затопленные Куйбышевским водохранилищем, хотя, конечно, качество затопленных пойменных лугов было несравненно более высокое. Увеличение площадей суходольных лугов объясняется интенсивными водозерозийными процессами в республике, существенно увеличившими овражно-балочную сеть, с которой связано 80% всех суходольных лугов. Типологический состав суходольных лугов, описанный в свое время М.В. Марковым (1946), почти не изменился. Однако изменился характер эксплуатации лугов: 84% – пастбищное использование, 16% – сенокосное (против 48% и 52% соответственно в 1932 г.).

Представляют интерес исследования Татарской лесной опытной станции (ТатЛОС), связанные с экологической оптимизацией ландшафтов, основанной на комплексном подходе к растительному покрову всей водосборной площади овражно-балочной системы (Уразов и др., 1981). В конкретном овражно-балочном бассейне решаются проблемы и эффективно-го луговодства, и охраны луговой растительности в условиях эрозийного ландшафта, и формирования рационального агролесолугового комплекса в целом.

Начиная с С.И. Коржинского казанские ботаники всегда проявляли большой интерес и к луговым и каменистым степям, сохранившимся в наше время в Татарстане лишь на достаточно крутых южных и околоюжных склонах. Около половины видов растений, включенных в Красную книгу Республики Татарстан (1995, 2006), произрастают на этих остепненных склонах. По инициативе казанских ботаников и зоологов многие остепненные склоны получили статус памятников природы, создан один степной заказник, ставится вопрос о создании в Республике Татарстан дизъюнктивного степного заповедника.

В настоящее время ботаники Казани проводят новый цикл геоботанического обследования лугов Татарстана с целью выявления закономерностей их многолетней динамики в условиях изменяющегося климата и интенсивного антропогенного влияния на растительность, одновременно совершенствуя методы исследования луговой растительности, доминантно-флористическую классификацию луговой растительности и приемы ее экологической и динамической ординации.

ЛИТЕРАТУРА

Гордягин А.Я. Ботанико-географические исследования в Казанском и Лаишевском уездах // Труды Общества естествоиспытателей при Казанском университете. 1889.

Коржинский С.И. Северная граница черноземно-степной области восточной полосы Европейской России в ботанико-географическом и почвенном отношении. Ч.1 // Труды Общества естествоиспытателей при Казанском университете. 1888. Т. 18. Вып. 5. С. 1–253.

Коржинский С.И. Северная граница черноземно-степной области восточной полосы Европейской России в ботанико-географическом и почвенном отношении. Ч.2 // Труды Общества естествоиспытателей при Казанском университете. 1891. Т. 22. Вып. 6. С. 1–201.

Коржинский С.И. Tentamen florae Rossiae orientalis id est provinciarum Kazan, Wiatka, Perm, Ufa, Orenburg, Samara, partis borealis usque Simbirsk // Записки Академии наук по физ.-мат. отд. СПб, 1898. Т. 7, № 1. С. 1–566.

Красная книга Республики Татарстан. Животные, растения, грибы. Казань, 1995. 454 с.

Красная книга Республики Татарстан. Животные, растения, грибы. Изд. второе. Казань, 2006. 832 с.

Куликова Н.М. О взаимоотношениях между компонентами в двучленных травосмесях // Взаимоотношения растений в растительном сообществе. Казань, 1964. С. 131–198.

Куликова Н.М., Иванова Р.Г. Влияние подтопления на луговую растительность // Ученые записки Казанского гос. университета. 1953. Т. 113. Кн. 1. С. 51–61.

Любарский Е.Л. Луга в пойме р. Мёши // Ученые записки Казанского гос. университета. 1958. Т. 118. Кн. 1. С. 182–230.

Любарский Е.Л. К экологии и взаимоотношениям корневищных луговых злаков на пойменных лугах Татарии // Бюл. МОИП. Сер. биол. 1960. Т. 65. Вып. 4. С. 127–131

Любарский Е.Л. Экология вегетативного размножения высших растений. Казань, 1967. 182 с.

Любарский Е.Л. Ценопопуляция и фитоценоз. Казань, 1976. 158 с.

Марков М.В. Работы по изучению лугов и болот ТССР // Труды Общества изучения Татарстана. 1930. Т. III. С. 53–68.

Марков М.В. Меры по улучшению лугов и пастбищ (памятка для колхозов и совхозов). Казань, 1934. 128 с.

Марков М.В. Природные условия развития растительности в пойме // Acta Instituti Botanici Academiae Scientiarum URSS. 1938. Ser. III, fasc. 4. С. 483–585.

Марков М.В. Луга Татарской АССР (сенокосы и пастбища) // Ученые записки Казанского гос. университета. 1946. Т. 106. Кн. 1. Вып. 6. 166 с.

Марков М.В. Природные условия развития растительности в пойме (II часть) // Ученые записки Казанского гос. университета. 1950. Т. 110. Кн. 4. С. 15–75.

Марков М.В. и др. Флора и растительность пойм рек Волги и Камы в пределах Татарской АССР. Ч. 1 // Ученые записки Казанского гос. университета. 1955а. Т. 115. Кн. 1. 392 с.

Марков М.В. и др. Флора и растительность пойм рек Волги и Камы в пределах Татарской АССР. Ч. 2 // Ученые записки Казанского гос. университета. 1955б. Т. 115. Кн. 5. 196 с.

Марков М.В. Вопрос о взаимоотношениях между растительными организмами, входящими в состав растительного сообщества // Ботан. журн. 1955в. Т. 40, № 2. С. 161–177.

Марков М.В. Растительность поймы р. Вятки в нижнем ее течении // Ученые записки Казанского гос. университета. 1956. Т. 116. Кн. 1. С. 186–190.

Марков М.В. Влияние подтопления на луговую растительность // Ученые записки Казанского гос. университета. 1958. Т. 118. Кн. 5. С. 3–91.

Марков М.В. О взаимоотношениях растений в растительном сообществе // Взаимоотношения растений в растительном сообществе. Казань, 1964. С. 3–28.

Марков М.В. Экспериментальное изучение взаимоотношений между растениями в растительном сообществе // Экспериментальная геоботаника. Казань, 1965. С. 9–89.

Маркова С.А. Семенная продуктивность луговых злаков // Ученые записки Казанского гос. университета. 1953. Т. 113. Кн. 1. С. 63–75.

Маркова С.А. О средообразующей роли луговых злаков // Ученые записки Казанского гос. университета. 1955. Т. 115, Кн. 8.

Маркова С.А., Марков М.В. О путях взаимного влияния конского щавеля (*Rumex confertus Willd.*) и некоторых луговых злаков в искусственно созданных смешанных посевах // Взаимоотношения растений в растительном сообществе. Казань, 1964. С. 199–244.

Уразов И.Р., Хасанкаев Ч.С., Тришина А.Т. Проблемы и пути оптимизации луговых ландшафтов Татарской АССР // Экология и охрана растений Нечерноземной зоны РСФСР. Иваново, 1981. С. 90–102.

Шенников А.П. Волжские луга Средневолжской области. Л., 1930. 386 с.

ГЕОБОТАНИЧЕСКОЕ КАРТОГРАФИРОВАНИЕ И СОСТАВЛЕНИЕ АНАЛИТИЧЕСКИХ КАРТ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Т.К. Юрковская

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург
yurkovskaya@hotmail.ru

Введение

Геоботаническое картографирование является одним из фундаментальных направлений современной геоботаники и одновременно – это составная часть особого раздела картографии – тематического картографирования. В какой-то степени это тот мостик, который связывает нашу науку с науками о Земле.

В статье рассматриваются основные этапы геоботанического картографирования в России, типы и сюжеты карт, некоторые методические вопросы и основные руководства в этой области тематического картографирования. В заключение автор останавливается на роли аналитических карт растительности в изучении пространственных закономерностей растительного покрова и его биоразнообразия.

Свою задачу автор видела в том, чтобы помочь ориентироваться в современном мире геоботанического картографирования, узнать о его истоках и некоторых современных тенденциях. С этой целью статья сопровождается довольно обширной библиографией. Надеюсь, что статья будет полезна тем участникам геоботанической школы, которые делают свои первые шаги в геоботаническом картографировании или еще только собираются составлять карты, а также тем, кто полностью надеется на современные технические возможности, не задумываясь о содержании карт, то есть о той информации, которую должна нести геоботаническая карта.

Современная геоботаническая карта – это сложное произведение, интегрирующее все свойства растительности и отражающее ее флористический состав, фитоценотический статус, динамическое состояние, экологические и географические связи. Карта является замечательным инструментом для исследования структуры растительного покрова на разных уровнях его организации.

Для детального изучения структуры на топологическом или локальном уровне составляются и анализируются карты крупного масштаба. На региональном уровне таким задачам служат среднемасштабные карты.

Но особенно примечательна роль мелкомасштабных карт в анализе структуры растительного покрова обширных территорий: мира, конти-

ментов, субконтинентов, отдельных стран. Только на мелкомасштабных картах ярко проявляются широтные и региональные закономерности растительного покрова, его макро- и мезоструктура, основные динамические и функциональные связи.

Замечательное свойство карты – ее обзорность – позволяет сидящему за столом исследователю увидеть то, что видят птицы с высоты своего полета, то есть дают возможность преодолеть естественную для человека ограниченность видения пространства. Иными словами, карта является необходимым посредником между крайне ограниченным в охвате своего наблюдения человеком и громадными по размерам объектами исследования.

История картографии растительности в России

Геоботаническое картографирование как способ изучения растительности возникло почти одновременно с формированием геоботаники в качестве самостоятельной научной дисциплины со своими объектами и методами исследования. Конец XIX – первая четверть XX века – вот начало развития геоботанического картографирования в Европе и России. Термин «геоботаническое картографирование» был предложен в 1912 г. Е. Рюбелем (Rübel, 1912).

К концу XIX века геоботаника по содержанию была уже четко дифференцирована от других ботанических дисциплин.

Основателями русской геоботаники обыкновенно считают С.И. Коржинского, А.Н. Краснова, И.К. Пачосского, Г.И. Танфильева, П.Н. Крылова (Сочава, 1956; Дохман, 1973; Трасс, 1976; Работнов, 1995). Их непосредственными продолжателями явились Г.Ф. Морозов, А. Я. Гордягин, В.Н. Сукачев и др.

В начале XX столетия геоботаника была бурно развивающейся наукой со своими понятиями, методами и крупными достижениями в области изучения растительного покрова страны.

К этому времени были опубликованы первые крупные произведения наших классиков. Первое издание учения о лесе Н.А. Морозова появилось в 1912 г.; в 1915 г. В.Н. Сукачев публикует книгу «Введение в учение о растительных сообществах». Б.А. Келлер в своих работах 1907–1912 гг. внедряет в геоботанику ряд новых понятий, уделяя особое внимание экологическим рядам (Димо, Келлер, 1907; Келлер, 1912 и др.).

В эти же годы публикует крупные теоретические произведения следующая генерация геоботаников-классиков. В 1914 г. вышла из печати книга Р.И. Аболина «Опыт эпигенологической классификации болот». Появляются первые работы В.В. Алехина о курских степях (1909, 1910),

позднее он разрабатывает правило предварения (1915, 1926). Уже в 1910 г. Л.Г. Раменский закладывает основы учения о непрерывности растительного покрова. А.П. Шенников публикует свои известные работы о пойменных лугах Северной Двины и Сухоны (1911, 1913) и в 1919 г. – монографию «Луга Симбирской губернии».

Первые карты растительности России появились на рубеже XIX и XX веков. Они были схематичны и характеризовали зональные типы растительности (Коржинский, 1889; Танфильев, 1900).

Становление и развитие геоботанического картографирования в нашей стране связано преимущественно с историей Отдела геоботаники Ботанического института. Этот отдел был организован проф. Н.И. Кузнецовым в 1922 г. и основным направлением его работы стало создание геоботанической карты Европейской России. Целые поколения геоботаников сформировались как исследователи в процессе работы над картами.

Под руководством Н.И. Кузнецова была издана Карта растительности европейской части СССР м. 1:4000000 (Кузнецов, 1928а). Она содержит 46 единиц и впервые на ней воплощен регионально-типологический принцип, ставший традиционным для геоботанического картографирования в России.

Но главной и очень важной работой стало организованное Кузнецовым составление листов среднемасштабной геоботанической карты европейской России (Кузнецов, 1927–1932). По своим принципам, теоретическим концепциям и оформлению эта карта была во многом новаторской. Н.И. Кузнецов осуществил показ современной растительности на фоне восстановленной. Предложенное им понятие о восстановленной растительности и метод реконструкции климатически и эдафически обусловленных типов сообществ оказался крайне важным, особенно для мелко-масштабного картографирования, и получил широкое развитие на большинстве отечественных геоботанических карт. Новые в то время приемы оформления карт – использование плюров, буквенных индексов, иллюминировки, символизирующей экологические особенности основных типов растительности, показ нерезких границ постепенной сменой тонов и т.п. – не потеряли своей актуальности (Кузнецов, 1928б).

Карта произвела огромное впечатление за рубежом. В докладе на Международном ботаническом конгрессе в Кембридже проф. Г. Брокман-Ерош (H. Brokman-Jerosch)¹, который был тогда секретарем международной комиссии по геоботаническому картографированию, отметил, что русские ботанико-географы под руководством Н.И. Кузнецова создали

¹ Брокман-Ерош был учителем Браун-Бланке и его предшественником в создании флористической классификации.

выдающееся картографическое произведение. Работа над листами этой карты продолжалась до 1936 г. После смерти Н.И. Кузнецова в 1932 г. руководить картографическими работами стали Ю.Д. Цинзерлинг и Е.В. Шифферс, а после ареста и гибели Ю.Д. Цинзерлинга их возглавил Е.М. Лавренко.

Из числа значительных картографических произведений, выполненных в 30–40 гг., следует назвать хотя бы некоторые.

Был составлен ряд карт отдельных регионов: Карта растительности Западной Сибири (Городков), Карта растительности Северо-Запада европейской части СССР и Карта растительности Ленинградской области (Цинзерлинг, 1934, 1935), Геоботаническая карта Кавказа (Шифферс), Геоботаническая карта Казахстана (Прозоровский и др.), Геоботаническая карта степной Украины (Лавренко) и др. Все эти карты, как отмечал А.П. Ильинский (1937а), оказались новым словом в области изучения растительности закартированной территории и мощным стимулом дальнейшего его познания.

В эти же годы В.В. Алехин публикует две обзорные карты: европейской и азиатской частей СССР (Алехин, 1930а,б). На них подчеркнуты различия зональных особенностей растительности в западной, центральной и восточной частях СССР. Напомню, что В.В. Алехин – один из основателей московской геоботанической школы, профессор Московского университета, организатор кафедры геоботаники МГУ. До конца 1960-х гг. во всех университетах СССР ботаническую географию изучали по учебнику, написанному им совместно с известным европейским геоботаником Н. Walter (Вальтер, Алехин, 1936).

Следующий этап в развитии мелкомасштабного картографирования связан с созданием первого в СССР Большого советского атласа мира (БСАМ) и Карты естественного растительного покрова СССР для Всесоюзной сельскохозяйственной выставки (ВСХВ).

Работы по созданию карт для БСАМ возглавил А.П. Ильинский. Были опубликованы Карта растительности европейской части СССР (Ильинский, Лавренко, Шифферс, 1937), Карта растительности СССР (Городков и др., 1937) и Карта растительности мира (Ильинский, 1937б). Последняя карта создана на основе флористико-физиономического принципа. Обзорные карты атласа – большое достижение не только российской, но и мировой картографии.

Работа по созданию Карты растительного покрова СССР для ВСХВ была осуществлена коллективом авторов под руководством Ю.Д. Цинзерлинга. Растительный покров был показан на большой рельефной карте СССР в м. 1:2500000, которая демонстрировалась в главном павильоне выставки с 1939 по 1941г. На ее основе под редакцией Цинзерлинга, а за-

тем Лавренко была составлена и издана Карта растительности СССР с пояснительным текстом (Лавренко, 1939, 1941). Разнообразие растительности показано с помощью 125 обозначений, широко использована система внемасштабных знаков.

Крупным центром геоботанического картографирования стала Сибирь. Инициатором создания геоботанических карт выступил профессор В.В. Ревердатто, известный ученый, который организовал в 1923–1925 гг. кафедру геоботаники в Томском университете. Первые крупномасштабные карты некоторых регионов Сибири были созданы под его руководством в Томском университете. Позднее он возглавил научно-исследовательский институт в Новосибирске и пригласил свою ученицу А.В. Куминову. Именно Куминова создала в Центрально-Сибирском ботаническом саду СО РАН школу сибирских геоботаников и руководила работами в области геоботанического картографирования и районирования (Седельников, 2006). В отличие от БИН РАН, А.В. Куминова и ее ученики занимались преимущественно средне- и крупномасштабным картографированием. Ими составлены десятки карт для различных районов Сибири. Сама А.В. Куминова считала карты не только ценным источником научных сведений, но и лучшим способом внедрения геоботанических исследований в практику. Прежде всего она придавала важное значение использованию геоботанических карт в сельском хозяйстве, составлению специализированных кормовых карт, карт пастбищных угодий на основе универсальных геоботанических карт. Она и ее ученики считали также нужным легенды крупномасштабных геоботанических карт насыщать полезной для практики информацией (данными о запасах, урожайности и т.п.). В качестве примера назовем работы, опубликованные коллективом авторов в книге «Геоботанические исследования в Западной и Средней Сибири», вышедшие под ее редакцией (Куминова, 1987а). Большое внимание геоботаники школы Куминовой уделяют отражению структуры и динамики растительности на универсальных средне- и крупномасштабных картах (Намзалов, 1992; Королюк, 1992, 1999; Лапшина, Валуцкий, 2002 и др).

Вторым сибирским центром геоботанического картографирования стал Иркутск после организации там академиком В. Б. Сочавой Института географии Сибири СО РАН. В.Б. Сочава и его ученики (А.В. Белов, И.И. Букс, В.Г. Волкова, И.С.Ильина, Ю.О. Медведев и др.) внесли много нового в теорию геоботанического картографирования и создали большое число разнообразных карт растительности, некоторые из которых мы рассмотрим в следующем разделе.

Картографирование растительности относится к тем направлениям биологии, которые сделали огромный рывок во второй половине XX века.

Именно тогда, в 1950 г. в Ботаническом институте РАН В.Б. Сочава создал и возглавил сектор географии и картографии растительности, позднее преобразованный в лабораторию.

Этапным произведением этого периода стала Геоботаническая карта СССР, м.1:4000000 (Сочава, Лавренко, 1954) и пояснительный текст к ней в двух томах (Лавренко, Сочава, 1956).

Впервые для всего СССР на карте показан современный растительный покров на фоне восстановленных зональных типов. Картируемые подразделения сгруппированы по типам растительности. Всего показано 210 подразделений растительного покрова. Текст к карте является сводкой по растительному покрову СССР. Карта была удостоена премии имени В.Л. Комарова Академии наук, ее высоко оценили рецензенты (Сукачев, 1957; Kuchler, 1957).

Истории геоботанического картографирования в России посвящено много публикаций (Сочава, 1956, 1958; Шифферс, 1957; Исаченко, 1974; Трасс, 1976; Карамышева, Исаченко, 1983; Юрковская, 2004а и др.).

Типы и сюжеты карт: теория и практика геоботанического картографирования

Развитие теории и практики геоботанического картографирования вплоть до конца 70-х гг. XX века связано с деятельностью В.Б. Сочавы. Его идеи во многом питают и современную картографию (Ильина, Юрковская, 1997; Воробьев, Снытко, Нечаева, 2001; Белов, 2002).

Картографический метод исследования привел к пересмотру и развитию многих проблем геоботаники.

Современные карты растительности отличаются большим разнообразием. Карты растительности подразделяются на типологические и карты геоботанического районирования. Типологические карты в зависимости от целевого назначения и принципов построения обычно делятся на две категории: универсальные и специализированные.

Несколько слов о масштабах карт, которые отличаются от принятых в Западной Европе и в топографии.

Выделяются 4 основные группы карт: крупномасштабные (1:500 – 1:200000), среднемасштабные (1:300000 – 1:1000000), мелкомасштабные (1:1500000 – 1:4000000) и мелкомасштабные обзорные (1:5000000 и мельче).

Содержание карты, степень ее информативности определяются структурой ее легенды, а логической основой легенды является классификация растительности. Однако здесь не будем останавливаться на проблемах классификации растительности, ее преобразования в легенду карты. Эти

сведения можно найти в специальных публикациях (Сочава, 1961, 1964а,б, 1968, 1972, 1979; Грибова, Исаченко, 1972; Грибова и др., 1988).

Современные геоботанические карты содержат большую экологическую информацию, которая отражается в фитоценологических, флористических, структурных, динамических и других свойствах растительности. Наибольшие успехи в России достигнуты в мелкомасштабном геоботаническом картографировании. Это универсальные карты растительности СССР и отдельных его частей, аналитические карты, карты в общегеографических атласах (мира, материков, СССР, отдельных регионов и административных единиц), учебные карты.

Для создания крупных картографических произведений образовывались творческие коллективы, в которые привлекались геоботаники из разных регионов страны, что способствовало развитию картографии растительности.

Среди мелкомасштабных карт, созданных на крупные регионы в последней трети XX века, назовем карты растительности бассейна Амура (Грибова и др., 1969), юга восточной Сибири (Белов, 1973), Западно-Сибирской равнины (Ильина и др., 1977), европейской части СССР (Исаченко, Лавренко, 1979).

В основе легенд карт, созданных в Ботаническом институте под руководством Е.М. Лавренко, лежит эколого-фитоценологическая классификация, преобразованная для целей картографии с учетом регионально-типологического подхода, с усилением внимания к флористическим и эдафическим особенностям картируемых единиц. Особое внимание в этих легендах уделялось картографированию наиболее динамичной и гетерогенной растительности пойм рек, болот, тундр (Липатова, 1971; Юрковская, 1968, 1992; Грибова, 1985а; Калибернова, 1995, Yurkovskaya, 1995).

В основе легенды карт, создаваемых в Институте географии Сибири, лежит географо-генетическая классификация В.Б. Сочавы (1964а,б, 1979), в которую регионально-типологический принцип вошел органически.

Особое место занимает корреляционная эколого-фитоценологическая карта азиатской России, созданная И.И. Букс (1976) под руководством В.Б. Сочавы. По замыслу Сочавы на корреляционных эколого-фитоценологических картах связи растительности с факторами среды находят количественное выражение. На данной карте границы геоботанических выделов коррелировали с показателями тепла и влаги, с данными о рельефе и продуктивности растительности. Заслуживает внимания среднemasштабная карта Новосибирской области, составленная в ЦБС СО РАН учениками А.В. Куминовой (Лапшина, Валуцкий, 2002).

Огромное количество мелкомасштабных обзорных карт растительности составлено для научных и школьно-краеведческих атласов. Наиболее

оригинальными из них являются карты растительности из Физико-географического атласа (Сочава, 1964в; Лукичева, 1964а,б), Забайкалья (Сочава, 1967а,б), СССР (Федорова, 1980; Грибова и др., 1984), Арктики (Грибова, 1985б), Карелии (Юрковская, 1989), России (Юрковская, 2004б). Следует назвать серию обзорных карт растительности, созданных С.А. Грибовой и Г.Д. Катениной (Европа), Е.А. Волковой (Азия), Г.Н. Огуреевой (Австралия), С.С. Холодом (Северная Америка), И.Н. Сафроновой и В.Н. Храмцовым (Южная Америка). Эта серия выполнялась под редакцией Т.В. Котовой и И.Т. Федоровой и помещена в электронном атласе «Arc Atlas Our Earth» (1996), а в атласе «Resources and environment» помещена карта растительности мира (Fedorova, Volkova, 1998).

Опубликована новая обзорная карта растительности России в Национальном атласе России (НАР) (Юрковская и др., 2002, 2005). Несколько слов об этой карте, поскольку немногие могли ее видеть. Карта отражает восстановленный растительный покров, основная цель ее – выявить и отобразить ботанико-географические закономерности макроструктуры растительного покрова России. Этой задаче подчинена легенда карты.

Легенда карты построена по регионально-типологическому принципу, традиционному для отечественной школы геоботанического картографирования. Но основное внимание уделено региональному принципу. Легенда имеет иерархическую структуру, отражая многомерность растительного покрова и его системную организацию. В качестве подразделений высшего ранга в легенде выделяются растительность равнин и гор. Тем самым подчеркнута существенная разница в характере, составе и структуре такой растительности, их макроэкологическая разнокачественность. Категориями следующего ранга для растительности равнин выступают типы растительности: тундровая, бореальная, неморальная, степная, пустынная. Следующую иерархическую ступень легенды образуют региональные комплексы (сектора). Сектора связаны с такими экологическими параметрами, как особенности влагопереноса, степень океаничности – континентальности. Картируемые единицы в их пределах расположены друг за другом с севера на юг, а в пределах одной подзональной группы от плакорного типа к эдафическому варианту.

Наиболее специфично изображена растительность гор. Растительность каждой горной цепи рассматривается как единое целое. При этом сохранены основные особенности их отдельных частей, своеобразие которых определяется широтным положением пьедестала, высотой и меридиональным положением. В качестве региональных подразделений в разделе «Горы» используются названия горных систем. Они совпадают в отдельных случаях с географическими названиями гор, но чаще объединяют по ботанико-географическому принципу группы гор. Мы отказались и

от показа отдельных высотных поясов. Картируемой единицей растительности гор является типичный поясной ряд, представленный чередованием высотных поясов от подножия к вершине и характеризующий определенный отрезок данной горной цепи.

В последние годы усилилась интеграция ученых разных стран в области создания новых картографических проектов. Закончен крупный международный проект «Карта растительности Европы» (Karamysheva et al., 1996; Bohn, Neuhäusl, 2000), ему предшествовало издание карты растительности Восточной и Центральной Европы (Грибова, Нейхейсл, 1996), опубликована циркумполярная карта растительности Арктики (Walker, 2003), в создании которой принимали участие ученые США, России, Канады, Германии, Дании и других стран. Осуществляются региональные проекты на международной основе. Так, над созданием серии карт растительного покрова Прикаспия и его антропогенной трансформации работали специалисты из Франции, России, Германии и Грузии. Планируется создание карты растительности Азии на основе международного сотрудничества (Сафронова, 1996; Сафронова и др., 1997).

Наряду с мелкомасштабными типологическими картами создаются карты геоботанического районирования. К ним относятся карты хорологических единиц, т.е. типов территорий, выделенных на основании общности признаков растительного покрова. Единицами геоботанического районирования являются области, провинции, подпровинции, округа, районы и т.д., а также широтные категории растительного покрова: зоны, подзоны, полосы. Единицы геоботанического районирования до сих пор трактуются так, как они были выделены при районировании территории СССР (Лавренко, 1947).

Географии и районированию растительного покрова большое внимание уделял Е.М. Лавренко (1962, 1965, 1970, 2000 и др.) и его ученики (Рачковская, Сафронова, 1994; Сафронова, 2002). Назовем также известную работу по геоботаническому районированию Арктики и Антарктики (Александрова, 1977), Нечерноземной зоны России (Александрова, Юрковская, 1989). Перечислим некоторые публикации по районированию Сибири (Шумилова, 1962; Куминова, 1987б) и др.

В.Б. Сочава неоднократно обращался к проблемам районирования и поискам новых путей решения его задач (Сочава, 1952, 1966, 1967в, 1979 и др.). Им предложена двурядная классификация, которая в единой системе представляет классификации фитоценомеров и фитоценохор (Сочава, 1968). Высшие категории последних не что иное, как единицы районирования. Объединяет оба ряда начальное звено, которым является ассоциация.

Заслуживает внимания опыт районирования с использованием количественных методов (Ильина, Кобелева, 1976, 1989; Кобелева, Н. Лаврен-

ко, 1985). Можно упомянуть также учебник по ботанико-географическому районированию (Огуреева, 1991).

В серии карт для высшей школы опубликована карта «Зоны и типы поясности России и сопредельных территорий» (Огуреева, Котова, 1999). Наиболее оригинально в ней дано районирование растительности гор, в основу которого положена классификация, разработанная Г.Н. Огуреевой. Карта сопровождается кратким пояснительным текстом и легендой на русском и английском языках. Ранее в этой серии были опубликованы и две типологические карты: Карта растительности европейской части СССР и Кавказа (Грибова и др., 1984б, 1987) и Карта растительности СССР (1990).

Учебные карты создаются по инициативе лаборатории комплексного картографирования Московского университета. Картографическую редакцию этой серии карт осуществляет опытный картограф Т. В. Котова (1977, 1983).

Как видим из перечисленного выше, создание мелкомасштабных геоботанических карт остается актуальной задачей.

Однако с начала 90-х гг. все больше стали выходить на первый план проблемы, связанные с реализацией конкретных проектов, требующих оценочного, преимущественно средне- и крупномасштабного картографирования и информационного сопровождения.

Карты растительности стали частью нормативных проектных документов по оценке воздействия на окружающую среду конкретных хозяйственных объектов. Оценочное картографирование растительности потребовало дальнейшей разработки теоретических и методических подходов в ее изучении. Усилилось внимание к выявлению и оценке экологически значимых функций растительных сообществ, к проблемам антропогенных нарушений растительного покрова и его устойчивости по отношению к различным антропогенным факторам.

Это направление получило широкое развитие. Разнообразные оценочные карты растительности вошли в Экологический атлас Иркутской области, серии карт созданы для некоторых регионов Прибайкалья (Белов, 1989).

На Фитоэкологической карте Свердловской области упор сделан на отражение антропогенной трансформации растительности (Горчаковский и др., 1995а,б). Создана серия крупномасштабных карт (растительности, степени нарушенности растительного покрова, экологических функций растительных сообществ, устойчивости растительности к пожарам и др.) на районы строительства новых морских портов на побережье Финского залива (Волкова и др., 2000).

Большое внимание в настоящее время уделяется картографированию растительности охраняемых территорий. При этом наибольший интерес

представляют карты, отражающие естественную динамику заповедных территорий.

Крупномасштабная геоботаническая карта является уникальным документом современного состояния растительности в условиях возрастающего техногенного пресса. Она дает возможность для выявления причин спонтанной и антропогенной динамики растительности, помогает вскрыть функциональные и экологические взаимоотношения и прогнозировать изменения растительного покрова.

Сравнительно новым сюжетом в картографировании растительности является прогнозное картографирование в связи с ожидаемыми климатическими изменениями (Парфенова, Чебакова, 2000; Власенко, 2000).

Делаются попытки оценки биоразнообразия и его картографического изображения (Киселев, 2000; Королюк, 1998, 1999).

Как видим, сюжеты крупномасштабных геоботанических карт очень разнообразны, помимо перечисленных это и корреляционные карты, и карты структур растительного покрова, и карты растительности временных срезов голоцена и т. д.

Крупномасштабные карты дают возможность экспериментировать, предлагать новые приемы, способы и направления картографирования, ставить и решать теоретические и прикладные задачи геоботаники. Среди таких пионерных работ в области крупномасштабного картографирования и геоботаники следует назвать работы В.Г. Волковой (1983, 1992), С.С. Холода (1988, 1989, 1992, 1995), И.И. Паянско-Гвоздевой (1984, 1990), Б.Б. Намзалова (1996), А.Ю. Королюка (1999), Т.В. Роговой (Рогова, Шайхутдинова, 2000), Т.К. Юрковской и Г.А. Елиной (1992).

Однако по-прежнему остаются востребованными инвентаризационные крупномасштабные карты растительности с возможно более детальным изображением низших синтаксономических единиц, особенно они важны для охраняемых территорий. Еще более повысилась роль универсальных крупномасштабных геоботанических карт, отражающих современную растительность и ее экологические связи и динамические тенденции, так как в основе построения всех разнообразных сюжетов геоботанических карт лежит универсальная геоботаническая карта, показывающая актуальный растительный покров. В качестве примера следует назвать Карту растительности Московской области м. 1:200000, на которой реально воплощена предложенная В.Б. Сочавой идея эпитаксона (Огуреева, Котова, 1996). Эпиассоциация и эпиформация трактуется как эколого-динамические системы, отражающие различные пути динамического состояния растительности, – наиболее устойчивые коренные и все связанные с ними переменные: серийные, коротко- и длительнопроизводные сообщества и т.д. Главным же в эпитаксонах являются их системообра-

зующие связи: пространственно-экологические и географические, сукцессионно- или флуктуационно-динамические и т.д. Эти связи делают каждую из данных систем единой, целостной и четко выраженной в пространстве, что и позволяет ее картировать. В результате на карте Московской области в лесном типе растительности показано большое количество реальных эпитаксонов, содержащих по 5–6 переменных структур, подчиненных конкретным коренным типам. Именно благодаря этому карта дает очень ценную информацию о современном составе и состоянии лесов, об их динамических тенденциях, на основе чего можно делать прогнозы и давать правильные оценки современного состояния.

Развитие картографирования растительности, его основные этапы связаны как с прогрессом научных идей, так и с техническими достижениями. Появление аэрофотосъемки, теледетекции, развитие других многочисленных средств способствовали прогрессу в области картографирования.

Современный этап в развитии картографии растительности связан с внедрением ГИС-технологий и компьютерных методов составления и анализа карт. Сейчас автоматизированные геоинформационные системы выполняют функции создания карт и их анализа. Методы компьютерной или цифровой картографии применяются очень широко (Берлянт, 1997; Котова, Январева, 1997). Их неоспоримое преимущество заключается во многом. Это и оперативное автоматизированное и послойное (поэлементное) представление большого количества информации на одной карте, и картографический анализ, позволяющий проводить наиболее объективно сопоставление данных разных слоев одной карты и таким образом выявлять весь спектр связей растительности с экологическими факторами. Но надо четко понимать, что это прежде всего арсенал методов, имеющих объективные ограничения в отношении содержательного картографирования.

Нельзя поощрять и стремление многих современных картографов создавать с помощью этих методов всеобъемлющие экологические базы данных, в которых теряются признаки самой растительности. Здесь снова надо исходить из правильных методологических позиций и создавать базы данных и соответствующие им информационные системы связей с точки зрения экосистемного подхода.

Можно назвать, к сожалению, большое количество геоботанических и специализированных карт растительности, которые под прекрасной полиграфической формой скрывают скудость содержания. Легенды таких карт насчитывают максимум 10 единиц, ни о какой иерархизации и структурировании легенды нет и речи. Отвергнута генерализация столь важная в тематическом картографировании.

Тем не менее именно за техническим прогрессом – будущее тематического картографирования. Следует больше экспериментировать, добиваясь прогресса не только по форме, но и по содержанию. Таких успешных работ немало и в России, и за рубежом. Но они появляются только там и тогда, когда картограф, программист и геоботаник работают сообща и не забывают о том, что именно содержание вывело наше тематическое картографирование, в том числе геоботаническое, на мировой уровень и долгое время мы были лидерами.

Еще сравнительно недавно в Европе в области геоботанического картографирования лидировали две школы – русская и французская. Сейчас уровень картографирования растительности неизмеримо вырос и появились новые лидеры и новые произведения.

Не будем анализировать подробно зарубежные карты. Назовем лишь некоторых наиболее крупных авторов, работы которых в области геоботанического картографирования интересны методически и по содержанию. Несомненным европейским лидером, современным классиком является профессор P. Ozenda (Франция), (Озанда, 1997; Ozenda, 1986, 1994, 2002; Ozenda, Borel, 2000). Школу итальянских картографов представляет F. Pedrotti, работающий много и плодотворно, он является организатором многих картографических совещаний и изданий (Педротти, 1997; Pedrotti, 1988, 2004). Польский геоботаник J. B. Falinski был выдающимся теоретиком. Одна из интереснейших работ по картографированию динамики растительности была осуществлена в Италии Я. Фалинским и Ф. Педротти (Falinski, Pedrotti, 1990). Профессор S. Rivas-Martinez (Испания) оказал большое влияние на развитие геоботанического картографирования своими теоретическими разработками в области картографирования сложной и динамичной растительности гор (Rivas-Martinez, 1987). Самые современные методы разрабатывает группа итальянских картографов, работающая под руководством С. Блази (Blasi et al., 2000; Рикотта, Карранца, 2002). Значительные картографические произведения опубликованы и в других странах Центральной и Восточной Европы: N. Doniță (Румыния), Z. Neuhauslova (Чехия) и др. (Matuszkiewicz, 1984; Доница, Иван, 1985; Ivan, Doniță, Coldea et al., 1993, Giurgiu, Doniță, Bandiu, et al, 2001; Neuhauslova, 2001). Не менее успешны в создании современных карт растительности специалисты ряда стран Латинской Америки. Работы в области картографии растительности в США, Австралии не столь интересны, так как они ограничены узкими рамками физиономических классификаций. В Японии после великолепных крупномасштабных карт растительности, выполненных во второй половине XX века (А. Миуваки и др.), особых успехов пока нет. Но и в США, и в Японии активно и успешно разрабатываются методики теледетекции (AVHRR, NDVI).

Основные руководства и издания в области геоботанического картографирования, научно-методические центры и совещания

Важную роль в развитии теории и методики геоботанического картографирования, обобщения практического опыта по созданию карт растительности играл ежегодник «Геоботаническое картографирование» (1963–2002), издаваемый Ботаническим институтом с 1963 г. Велика его роль в консолидации усилий геоботаников-картографов и координации их исследований. К сожалению, в настоящее время он перестал быть периодическим изданием. Важную роль в развитии картографирования растительности сыграли такие издания, как *Bulletin du Service de la Carte phytogeographique*, издававшийся в Монпелье (Франция); *Documents pour la Carte de la vegetation des Alpes* и сменившее его *Documents de la Cartographie Ecologique* – в Гренобле; *Supplementum Cartographiae Geobotanicae* – в Беловеже-Варшаве (Польша). Много крупных картографических работ было опубликовано в *Braun-Blanquetia*, неперiodическом издании, руководимым F. Pedrotti. Следует упомянуть также крупные библиографические сводки по геоботаническому картографированию (Липатова, 1962; Fedorova et al., 1994).

Значительная роль принадлежит и специальным картографическим конференциям и совещаниям. Начало специализированным конференциям по геоботаническому картографированию было положено в Новосибирске, их организаторами были В.Б. Сочава и А.В. Куминова (Центральный сибирский ботанический сад) (Сочава, 1960; Лапшина, 1961; Сочава, Куминова, 1970). На международном ботаническом конгрессе в Ленинграде состоялся симпозиум «Логические основы карт растительности и повышение их информативности», организованный В.Б. Сочавой (Грибова, 1976), и секционное заседание «Районирование и картографирование растительного покрова», организованное Е.И. Рачковской (Рачковская, Сафронова, 1976). К ним была приурочена выставка карт растительности (Грибова и др., 1975) и карт геоботанического районирования (Карамышева, Рачковская, 1975). Лаборатория географии и картографии растительности БИНа (С.-Петербург) провела несколько крупных совещаний: Всероссийское по крупномасштабному картографированию в 1989 г. (Паянская-Гвоздева, Холод, 1990), «Фитоэкологическое картографирование» в 1995 г., «Карта растительности Азии» в том же году (Сафронова, 1996) и «Современные проблемы ботанической географии, картографии, геоботаники, экологии» (Е. Волкова, Юрковская, 2000.). Институт географии Сибири (Иркутск) проводит чтения памяти В.Б. Сочавы (Снытко, Волкова, 1992; Снытко, Семенов, 2002), и также созывает региональные и международные совещания по проблемам географии и тематического карто-

графирования. Институт географии РАН (Москва) в течение последних лет организовал две всероссийские картографические конференции (Котова, 1999а,б, 2002). Важную роль сыграли совещания, проводившиеся в Европе (Штольценнау-на-Везере – 1959, Тулуза – 1961, Клагенфурт – 1979, Гренобль – 1980 и 1996, Варшава – 1990). Многочисленными были более узкие совещания, посвященные созданию и изданию Карты растительности Европы, которые проводились в Чехии, Словакии, Германии, Киеве (Украина) и в Казбеги (Грузия). Ряд совещаний, посвященных публикации карты растительности Европы, организовал и провел в Италии F. Pedrotti и в Германии – U. Bohn.

Признанными научно-методическими центрами создания карт растительности являются Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН (Лаборатория географии и картографии растительности, Санкт-Петербург) и Институт географии СО РАН (Лаборатория биогеографии, Иркутск), занимающиеся вопросами картографирования в разных масштабах, но известные прежде всего как создатели крупных картографических произведений.

Крупно- и среднемасштабное картографирование проводят в целом ряде институтов региональных центров Академии наук (Центральный ботанический сад СО РАН, Новосибирск; Институт экологии растений и животных Уральского центра РАН, Екатеринбург; Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, Красноярск; Биолого-почвенный институт ДВНЦ РАН, Владивосток и др.). Картографией растительности занимаются многие кафедры геоботаники, биогеографии, ботаники университетов и других высших учебных заведений. Одним из центров развития новых технологий картографирования и анализа растительности можно назвать экологический факультет Казанского университета, инициатором этих исследований является Т.В.Рогова.

Большая роль в организации творческих коллективов при создании тематических карт для разнообразных атласов, а также карт для высшей школы и редактировании этих карт принадлежит лаборатории комплексного картографирования географического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова.

Сведения о современном состоянии геоботанического картографирования можно почерпнуть из целого ряда работ (Холод, Юрковская, 1994; Лапшина и др., 1996; Ильина, Юрковская, 1999; Котова, 1999а,б).

Специальных учебников и руководств по картографированию растительности в мире немного.

В России основным руководством стала работа С.А. Грибовой и Т.И. Исаченко (1972) о картографировании растительности в съемочных масштабах. Просто и доступно излагается методика маршрутных исследований и картографирования растительности в Справочнике пу-

тешественника и краеведа (Сочава, 1950). Широко используется руководство, написанное в основном известным американским геоботаником-картографом А.В. Кюхлером (Kuchler, 1967; Kuchler, Zonneveld, 1988). Ценными пособиями могут служить многие работы одного из крупнейших ботанико-географов и картографов П. Озанды (Ozenda, 1986, 2002, и др.; Ozenda, Borel, 2000). Оригинальным и глубоким как в методическом, так и теоретическом отношении является учебник в трех томах, написанный известным польским фитоценологом и прекрасным специалистом в области картографирования растительности Я. Фалинским (Falinski, 1990–1991).

Недавно опубликованы еще две работы: книга одного из ведущих геоботаников Италии профессора Ф. Педротти (Pedrotti, 2004) и небольшое, но очень емкое и полезное учебное пособие «Биогеографическое картографирование» (Емельянова, Огуреева, 2006а). Разделы, посвященные растительности, написаны в нем профессором Московского университета Г.Н. Огуреевой. В приложении (Емельянова, Огуреева, 2006б) содержатся фрагменты карт, наиболее важных в теоретическом и методическом отношении, легенды к ним. Карты выполнены в цвете. Имеется и аннотированный список основных карт.

Наконец, следует назвать еще одно учебное пособие, опубликованное в той же серии географического факультета МГУ (Новаковский и др., 2000). Учебник посвящен цифровой картографии и будет очень полезен не только студентам, но и всем работающим в настоящее время в области тематического картографирования, в том числе и геоботанического. Он излагает основы современных методов цифровой картографии, программного обеспечения создания цифровых моделей и электронных карт.

Аналитические карты растительности

Аналитические карты создаются на основе универсальных геоботанических карт с целью поэлементного анализа или путем вычленения выделов (Грибова, Исаченко, 1979), либо методом стандартных квадратов (Куминова, Ермаков, 1987; Вомперский, Сиринов и др., 2005), используется также значковый метод и часто – сочетание значков и выделов.

Составление аналитических карт рассматривается обычно как способ углубленного анализа универсальных карт. В общей мозаике универсальной мелкомасштабной карты довольно трудно бывает проследить особенности поведения в пространстве отдельных крупных подразделений растительного покрова, выявить географические закономерности, присущие именно этой категории растительности, ее связи с параметрами окружающей среды.

Кроме того, появляется возможность сместить акценты, заданные общей легендой карты, изобразить объекты детальнее, чем на универсальной карте, или, наоборот, произвести обобщение и даже некоторую схематизацию в зависимости от целей и задачи карты. Аналитическая карта приобретает, таким образом, и некое самостоятельное значение.

В упомянутой выше работе А.В. Куминовой и Н.Б. Ермакова проанализировано распространение в пределах района, расположенного на северном макросклоне Алтайской горной системы, более 50 категорий растительного покрова, в основном ранга ассоциаций, реже их групп. При этом выявлена не только их географическая локализация, но и степень участия в покрове в пределах каждого квадрата. Такая степень детализации осуществима, конечно, только на основе крупномасштабной карты, но она демонстрирует неограниченные возможности использования метода, которые возрастают во много раз с использованием современных компьютерных программ.

Классическим примером аналитической карты является карта распространения сообществ кедрового сгланника, составленная на основе Карты растительности СССР еще до ее тиражирования, и анализ этого распространения, выполненный В.Б. Сочавой и А.Н. Лукичевой (1953).

В 1980 г. к книге «Растительность европейской части СССР» (Грибова и др., 1980) было приложено 9 аналитических карт, составленных на основе универсальной карты актуальной растительности европейской части СССР (Исаченко, Лавренко, 1979). Карты эти были широко использованы авторами этой книги при описании соответствующих разделов, а затем получили самостоятельную жизнь в работах разных авторов, в том числе и зоогеографов.

В 2003 г. выходом пояснительного текста завершился крупный международный проект «Карта растительности Европы» (Bohn, Neuhäusl, 2003). Большое участие в этом проекте принимали сотрудники БИН РАН, особенно на подготовительных, составительских и концептуальных этапах работы. Подготовка к изданию и издание карты и текста осуществлялось в Бонне под руководством U.Bohn. Был использован и опыт составления мелко-масштабных обзорных карт, накопленный в лаборатории географии и картографии растительности при создании обзорной карты растительности Европы в масштабе 1: 1000000, сопровождавшей текст. Кроме того, была составлена серия аналитических карт. Эта серия выполнена с помощью компьютерных программ на бумаге и в электронном варианте на CD.

Возможности использования аналитических карт в разных аспектах при изучении одного и того же объекта очень хорошо можно проследить на примере буковых лесов. Эти леса – любимый и наиболее хорошо изученный объект у западноевропейских геоботаников и показан на универ-

сальной карте с такой детальностью, которая превышает возможности карты масштаба 1: 2500000. Тем не менее с помощью трех аналитических карт удалось разобраться не только с их синтаксономическим и географическим разнообразием, но и установить некоторые основные связи с природными факторами. Первая карта анализирует связи распространения буковых лесов с высотными уровнями рельефа. В ее легенде всего три номера: леса равнин, предгорий и горно-высокогорные леса. Вторая карта анализирует распространение евтрофных буковых лесов, на ней картируемые единицы объединены в группы по географическому принципу. Каждый выдел объединяет от 1 до 5 картируемых единиц универсальной карты. Всего изображено 24 единицы – от кантабрийских и пиренейских лесов на севере Испании до крымских буковых лесов. Благодаря использованию ярких семафорных цветов всего спектра от зеленого до красного географические группы хорошо читаются и даже сходу прослеживаются некоторые общие географические связи. Например, общность южнобританских и пикардийских лесов, расположенных по обе стороны пролива. Также хорошо отражены связи южноскандинавских и северовосточноевропейских буковых лесов, разделенных проливами между Балтийским и Северным морями. Хорошо выделяются Карпаты, Динариды и довольно плохо буковые леса Альпийской дуги, которые разбились на какие-то мелкие разноцветные отдельности. Несомненно, здесь требовался несколько иной подход к созданию карты, по меньшей мере – большая геометрическая генерализация. Следующая карта составлена по тому же принципу для олиго- и мезотрофных буковых лесов. Все три карты составлены в одном масштабе и потому сопоставимы, но наложить их друг на друга для анализа не удастся, так как использованы для разных категорий одинаковые цвета. К числу недостатков всей серии этих карт относится очень разреженная географическая основа, затрудняющая анализ, особенно на границах ареалов.

В настоящее время в Лаборатории географии и картографии под моим руководством составляется серия аналитических карт растительности России. Это первая серия аналитических карт, выполняемая на территорию всей страны в ее новых границах. Основой для них служит Карта растительности СССР (1990). Некоторые дополнения вносятся из других картографических источников. Все карты создаются на единой основе м. 1:1000000. Также закончено составление карт растительности сосновых лесов, тундр, болот, пустынь, мелколиственных коренных лесов. Все они представляют восстановленную растительность и потому такие параметры, как динамические связи, трансформации и т.п., на них проследить нельзя. Но при наличии сопоставимых материалов такие явления и процессы могут быть легко обнаружены. Зато эти карты хорошо выявляют

основные географические закономерности секторной (региональной) и широтной дифференциации. Высвечиваются связи с основными экологическими параметрами, прежде всего эдафическими.

Мы использовали эти карты и в работе по программе «Биоразнообразие». Карта дает возможность изучить географическую структуру биоразнообразия, выявить особенности, связанные с широтным и региональным положением. Связав карту с локальными и полевыми исследованиями, мы фактически можем выявить все географические и экологические связи вплоть до конкретного анализа видового состава. Отметим, что современные компьютерные методы дают возможность совершенно по-новому организовать анализ карт. Карта растительности выступает в данном случае не только как самостоятельный предмет изучения биогеографической структуры биоразнообразия, но и как основа, организующая материал по биоразнообразию, позволяя его анализировать на разном уровне – от видового состава отдельных сообществ до крупных фитохорологических категорий – в единой системе.

ЛИТЕРАТУРА

Аболин Р.И. Опыт эпигенологической классификации болот // Болотоведение. 1914. Вып. 3–4. С. 230–287.

Александрова В.Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л., 1977. 188 с.

Александрова В.Д., Юрковская Т.К. (ред.) Геоботаническое районирование Нечерноземья РСФСР. Л., 1989. 64 с.

Алехин В.В. Очерк растительности и ее последовательной смены на участке Стрелецкая степь под Курском // Тр. С.-Петербургского. об-ва естествоисп. 1909. Т. 40. Вып. 1. 112 с. (отд. отт.)

Алехин В.В. Казацкая степь Курского уезда в связи с окружающей растительностью // Тр. С.-Петербургского. об-ва естествоисп. 1910. Т. 41. Вып. 3. С. 271–317.

Алехин В.В. Типы русских степей // Изв. бот. сада Петра Великого. 1915. Т. 15. № 3–4. С. 405–432.

Алехин В.В. Современное состояние вопроса о классификации русских степей // Дневник Всесоюзного съезда ботаников в Москве в январе 1926 г. М., 1926.

Алехин В.В. Карта растительности европейской части СССР. М. 1: 7 000 000 // Атлас промышленности СССР. Л., 1930а. Т. 5. 1 л.

Алехин В.В. Карта растительности азиатской части СССР. М. 1: 16 000 000 // Атлас промышленности СССР. Л., 1930б. Т. 5. 1 л.

Белов А.В. Карта растительности юга Восточной Сибири. Принципы и методы составления // Геоботаническое картографирование. Л., 1973. С. 16–30.

Белов А.В. Картографическое изучение растительности Прибайкалья // География и природные ресурсы. 1989. № 3. С. 51–55.

Белов А.В. Современное состояние и проблемы картографирования растительности Восточной Сибири // Современные проблемы ботанической географии, картографии, геоботаники, экологии. СПб, 2000. С. 14–15.

Белов А.В. Роль В.Б. Сочавы в картографировании растительности Восточной Сибири // Научные чтения памяти академика Виктора Борисовича Сочавы. Иркутск, 2002. С. 58–67.

Белов А.В., Лямкин В.Ф., Соколова А.П. Картографическое изучение биоты. Иркутск, 2002. 160 с.

Берлянт А.М. Образ пространства: карта и информация. М., 1986. 240 с.

Берлянт А.М. Геоинформационное картографирование. М., 1997. 64 с.

Букс И.И. Методика составления и краткий анализ корреляционной эколого-фитоценологической карты Азиатской России 1976. Л., 1976. С. 44–54.

Вальтер Г., Алехин В. Основы ботанической географии. М., 1936. 694 с.

Власенко В.И. Картографирование динамики растительного покрова Саяно-Шушенского заповедника // Геоботаническое картографирование 1998–2000. Л., 2000. С. 32–49.

Волкова В.Г. Крупномасштабное картографирование стадий восстановления степных фитоценозов Хакасии // Геоботаническое картографирование 1983. Л., 1983. С. 51–60.

Волкова В.Г. Составление карты потенциальной устойчивости растительных сообществ к техногенным нагрузкам // Геоботаническое картографирование 1991. Л., 1992. С. 22–33.

Волкова Е.А., Храмов В.Н., Макарова М.А. Картографическая оценка экологического состояния растительного покрова побережья Финского залива // Современные проблемы ботанической географии, картографии, геоботаники, экологии. СПб, 2000. С. 42–43.

Волкова Е.А., Юрковская Т.К. Конференция «Современные проблемы ботанической географии, картографии, геоботаники и экологии» // Геоботаническое картографирование 1998–2000. СПб, 2000. С. 84–87.

Волперский С.Э., Сирин А.А., Цыганова О.П., Валяева Н.А., Майков Д.А. Болота и заболоченные земли России: попытка анализа пространственного распределения и разнообразия // Известия РАН. 2005. Сер. географ. № 5. С. 39–50.

Воробьев В.В., Снытко В.А., Нечаева Е.Г. Виктор Борисович Сочава (жизненный путь, научное творчество). Новосибирск, 2001. 194 с.

Геоботаническое картографирование [ежегодник]. Л.; СПб, 1963–2002.

Городков Б.Н., Ильинский А.П., Кабанов Н.Е., Лавренко Е.М. и др. Карта растительности СССР (растительные зоны, подзоны и пояса). М., 1937. Т.1.

Горчаковский П.Л., Никонова Н.Н., Фамелис Т.В. Фитоэкологическая карта Свердловской области (методы составления и система оценки антропогенных воздействий) // Проблемы региональной экологии. Екатеринбург, 1995а. С. 38–47.

Горчаковский П.Л., Никонова Н.Н., Фамелис Т.В., Ляхович Е.М. Фитоэкологическая карта Свердловской области. М. 1:1500000. Екатеринбург, 1995б. 1 л.

Грибова С.А. Симпозиум «Логические основы карт растительности и пути повышения их информативности» // Геоботаническое картографирование 1976. Л., 1976. С. 70–73.

Грибова С.А. К вопросу о картировании растительного покрова тундр в связи с его неоднородностью // Геоботаническое картографирование 1985. Л., 1985а. С. 60–67.

Грибова С.А. Растительность [карта]. М. 1: 10 000 000 // Атлас Арктики. М., 1985 б. С. 120–121.

Грибова С.А., Карпенко А.С., Катенина Г.Д., Куренцова Г.Е. и др. Карта растительности бассейна Амура. М. 1: 2 500 000 // Амурская тайга. Л., 1969. 169 с.

Грибова С.А., Исаченко Т.И. Картографирование растительности в съемочных масштабах // Полевая геоботаника. Л., 1972. Т. 4. С. 137–330.

Грибова С.А., Исаченко Т.И., Карпенко А.С., Липатова В.В., Юрковская Т.К. Путеводитель по выставке «Геоботаническое картографирование в СССР». I. Карты растительности [XII Международный ботанический конгресс]. Л., 1975. 20 с.

Грибова С.А., Исаченко Т.И., Лавренко Е.М. Растительность европейской части СССР. Л., 1980. 429 с.

Грибова С.А., Исаченко Т.И., Катенина Г.Д. и др. Карта растительности [СССР] М.1:16000000 // Атлас СССР. М., 1984а. С. 108–109.

Грибова С.А., Исаченко Т.И., Котова Т.И. и др. Карта растительности европейской части СССР М. 1:2000000 для высшей школы // Геоботаническое картографирование 1984. Л., 1984б. С. 3–9.

Грибова С.А., Исаченко Т.И., Липатова В.В., Юрковская Т.К. Карта растительности европейской части СССР и Кавказа. Для высших учебных заведений. М. 1:2000000. М., 1987. 4 л.

Грибова С.А., Карамышева З.В., Нейхейсл Р., Юрковская Т.К. Карта растительности Европы и вопросы классификации // Геоботаническое картографирование 1988. Л., 1988. С. 3–13.

Грибова С.А., Нейхейсл Р. Карта восстановленной растительности Центральной и Восточной Европы. Масштаб 1: 2 500 000. СПб, 1996. 6 л.

Димо Н.А., Келлер Б.А. В области полупустыни: Почвенные и ботанические исследования на юге Царицынского уезда Саратовской губ. Саратов, 1907. 318с.+ 215с.

Доница Н., Иван Д. Развитие мелкомасштабного картографирования растительности в Румынии // Геоботаническое картографирование 1985. Л., 1985. С. 34–41.

Дохман Г.И. История геоботаники в России. М., 1973. 285 с.

Емельянова Л.Г., Огуреева Г.Н. Биогеографическое картографирование. Учебное пособие. М., 2006а. 132 с.

Емельянова Л.Г., Огуреева Г.Н. Приложения к учебному пособию «Биогеографическое картографирование» М., 2006б. 60 с.

Ильина И.С. Структурно-динамический подход при классификации и районировании растительного покрова (на примере пойменных экосистем). Учебное пособие. СПб., 1999. 44 с.

Ильина И.С., Кобелева Н.В. Опыт количественного анализа геоботанической карты с целью районирования // Ботан. журн. 1976. Т. 61, № 10. С. 1383–1400.

Ильина И.С., Кобелева Н.В. Количественный анализ карт природы с целью районирования: на примере региона Средней Оби. Л., 1989. 274 с.

Ильина И.С., Лапишина Е.И., Махно В.Д., Романова Е.А. Принципы составления обзорной карты растительности Западно-Сибирской равнины // Геоботаническое картографирование 1977. Л., 1977. С. 41–58.

Ильина И.С., Юрковская Т.К. Вклад В. Б. Сочавы в развитие картографии // Геоботаническое картографирование 1996. СПб, 1997. С. 3–12.

Ильина И.С., Юрковская Т.К. Фитоэкологическое картографирование и его актуальные проблемы // Ботан. журн. 1999. Т. 84, № 12. С. 1–7.

Ильинский А.П. Двадцать лет советской геоботанической картографии // Сов. ботаника. 1937а. № 5 С. 94–103.

Ильинский А.П. Мировая карта растительности (растительные зоны, подзоны и пояса) // Большой советский атлас мира. М., 1937б. Т. 1.

Ильинский А.П., Лавренко Е.М., Шифферс Е.В. Карта растительности Европейской части СССР (растительные зоны, подзоны и пояса) // Большой советский атлас мира. М., 1937. Т. 1. С. 123–124.

Исаченко Т.И. Развитие геоботанического картографирования в отделе геоботаники Ботанического института им. В.Л. Комарова АН СССР за 50 лет // Геоботаническое картографирование 1974. Л., 1974. С. 11–23.

Исаченко Т.И., Лавренко Е.М. Карта растительности европейской части СССР. Масштаб 1: 2 500 000. М., 1979. 6 л.

Калибернова Н.М. Отражение растительного покрова пойм и долин рек на Карте растительности Казахстана // Геоботаническое картографирование 1993. СПб, 1995. С. 58–66.

Карамышева З.В., Исаченко Т.И. Развитие геоботанического картографирования в Ботаническом институте АН СССР // Геоботаническое картографирование 1983. Л., 1983. С. 3–18.

Карамышева З.В., Рачковская Е.И. Путеводитель по выставке «Геоботаническое картографирование в СССР». II [XII Международный ботанический конгресс]. Л., 1975. 15 с.

Карта растительности СССР для высших учебных заведений. М. 1:4000000. М., 1990. 4 л.

Келлер Б.А. Ботанико-географические исследования в Зайсанском уезде Семипалатинской области. I. Очерк растительности Кальджирской долины. II. Ботанические исследования 1908 г. // Тр. Об-ва естествоисп. при Казанском ун-те. 1912. Т. 44. Ч. 1. 209 с. Ч. 2. 241 с.

Киселев А.Н. Оценка и картографирование биологического разнообразия // Геоботаническое картографирование 1998–2000. СПб, 2000. С. 3–15.

Кобелева Н.В. Опыт математического анализа геоботанической карты // Моделирование элементарных геосистем. Иркутск, 1975. С. 129–142.

Кобелева Н.И., Лавренко Н.Н. Районирование растительного покрова зоны БАМ (Байкало-Амурской магистрали) как основа количественного анализа обзорных геоботанических карт // География и природные ресурсы. 1985. Вып. 1. С. 120–125.

Королюк А.Ю. Крупномасштабное картирование растительности Барабинской равнины с использованием АФС и КС // Геоботаническое картографирование 1991.Л., 1992. С. 69–74.

Королюк А.Ю. Геоботаническая карта как основа оценки биологического и экологопопуляционного разнообразия территории // Чтения памяти Ю.А. Львова: Матер. II Межрег. экологич. конф. Томск, 1998. С. 3–4.

Королюк А.Ю. Классификация территориальных единиц растительности равнинных территорий для целей создания геоинформационной системы «Растительность Сибири» // Геоботаническое картографирование 1997. СПб, 1999. С. 3–13.

Коржинский С.И. Карта ботанических областей Российской империи. М. 1:23100000 // Энциклопедический словарь Брокгауза и Ефрона. СПб, 1899 [вклейка после с. 48].

Котова Т.В. Некоторые вопросы создания и разработки первоочередных ботанических ственных карт // Карты для высшей школы: состояние, задачи, перспективы. М., 1977. С. 72–86.

Котова Т.В. Новая серия ственных геоботанических карт для высшей школы // Геоботаническое картографирование 1983. Л., 1983. С. 36–46.

Котова Т.В. Итоги Первой Всероссийской конференции «Картография на рубеже тысячелетий» // Геоботаническое картографирование 1997. СПб, 1999а. С. 60–65.

Котова Т.В. Карты растительности // Картографическая изученность России (топографические и тематические карты). М., 1999б. С. 134–142.

Котова Т.В. Вторая Всероссийская конференция по картографии // Геоботаническое картографирование 2001–2002. СПб, 2002. С. 79–83.

Котова Т.В., Январева Л.Ф. Проблемы согласования в традиционном и геоинформационном картографировании // Картография на рубеже тысячелетий. М., 1997. С. 395–400.

Кузнецов Н.И. Геоботаническая карта европейской части СССР. М. 1:1050000. Л., 1927–1932. Лист 14+плюр (1927); л.15,16 (1928); л. 10 (1929)+плюр (1930); л.5, 6 (1930); л.7,9 (1932).

Кузнецов Н.И. Карта растительности европейской части СССР. М. 1: 4 000 000 // Таланов В.В. Районы сортов озимой и яровой пшеницы СССР и их качество (по данным сортосетей Союза): Тр. бюро по прикладной ботанике, генетике и селекции. Л., 1928а. Приложение 32, вкладка.

Кузнецов Н.И. Ботанико-географическое картирование европейской России // Зап. Одесского об-ва естествоисп. 1928б. Вып. 44. С. 309–120.

Куминова А.В. Основные ботанико-географические закономерности на карте растительности Тувы // Геоботаническое картографирование 1983.Л., 1983. С. 40–46.

Куминова А.В. Геоботанические исследования в Западной и Средней Сибири. Новосибирск, 1987а. 160 с.

Куминова А.В. Об истории геоботанического районирования в Сибири // Флора, растительность и растительные ресурсы Сибири. Томск, 1987б. С. 30–31.

Куминова А.В., Ермаков Н. Б. Растительный покров северного фаса Алтая // Геоботанические исследования в Западной и Средней Сибири. Новосибирск, 1987. С. 4–30.

Лавренко Е.М. Карта растительности Союза Советских Социалистических Республик. М. 1: 5 000 000. Л., 1939. 4 листа.

Лавренко Е.М. Пояснительный текст к карте растительности СССР в масштабе 1: 5000000. М.; Л., 1941. 131 с.

Лавренко Е.М. Геоботаническое районирование СССР. М.; Л., 1947.

Лавренко Е.М. Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и Северной Африки. М.; Л., 1962. 169 с.

Лавренко Е.М. Провинциальное разделение Центральноазиатской и Ирано-Туранской подобластей Афро-Азиатской пустынной области // Ботан.журн. 1965. Т. 50, № 1. С. 3–15.

Лавренко Е.М. Провинциальное разделение Причерноморско-Казахстанской подобласти степной области Евразии // Ботан.журн. 1970. Т. 55, № 5. С. 609–625.

Лавренко Е.М. Избранные труды. СПб, 2000.

Лавренко Е.М., Сочава В.Б. Растительный покров СССР: Пояснительный текст к «Геоботанической карте СССР» м. 1:4 000 000. М.; Л., 1956. Т.1. 460с. Т.2.

Латишина Е.И. Конференция по проблемам геоботанической картографии // Изв. Сиб. отд. Академии наук СССР. 1961. Вып. 1. С.124–126.

Латишина Е.И. Новая карта растительности южной части Красноярской области // Геоботанические исследования в Западной и Средней Сибири. Новосибирск, 1971. С. 19–36.

Латишина Е.И. Геоботаническое картографирование таежной зоны Западной Сибири // Геоботаническое картографирование 1973. Л.,1973. С. 49–60.

Латишина Е.И., Валуцкий В.И. Карта структуры растительного покрова Новосибирской области // Сибирский экологический журн. 2002. № 4. С. 405–416.

Латишина Е.И., Намзалов Б.Б., Королюк А.Ю. Фитоэкологическое картографирование // Экологическое картографирование Сибири. Новосибирск, 1996. С. 136–149.

Липатова В.В. Материалы к библиографии по вопросам картографирования растительности // Принципы и методы геоботанического картографирования. М.; Л., 1962. С. 265–296.

Липатова В.В. О показе растительности пойм на обзорных мелкомасштабных картах // Геоботаническое картографирование 1971. Л.,1971. С. 29–36.

Лукичева А.Н. Растительность [Азия. Карта]. М. 1: 25000000 // Физико-географический атлас мира. М., 1964 а. С. 90–91.

Лукичева А.Н. Растительность [Европа. Карта]. М. 1: 10000000 // Физико-географический атлас мира. М., 1964б. С. 90–91.

Морозов Г.Ф. Учение о лесе. Вып. 1 Введение в биологию леса. СПб, 1912. 83с.

Намзалов Б.Б. Опыт крупномасштабного картирования растительности гор юго-восточного Алтая // Геоботаническое картографирование 1991. СПб, 1992. С. 46–63.

Намзалов Б.Б. Пространственная структура растительности богаторазнотравно-ковыльных степей юга Западно-Сибирской равнины (Северная Кулунда) // Геоботаническое картографирование 1994–1995. СПб, 1996. С. 16–33.

Новоковский Б.А., Прасолова А.И., Прасолов С.В. Цифровая картография: Цифровые модели и электронные карты: Учебное пособие. М., 2000. 116 с.

Раменский Л.Г. О сравнительном методе экологического изучения растительных сообществ // Дневник XII съезда русских естествоиспытателей и врачей. СПб, 1910. Т. 4.

- Огурева Г.Н.* Ботанико-географическое районирование СССР. М., 1991. 188 с.
- Огурева Г.Н., Котова Т.В.* Карта растительности Московской области. М. 1:200000. М., 1996. 2 л.
- Огурева Г.Н., Котова Т.В.* Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных территорий. М. 1: 8 000000. М., 1999. 2 л.
- Парфенова Е.И., Чебакова Н.М.* Возможные изменения растительности Горного Алтая при потеплении климата и составление прогнозных карт // Геоботаническое картографирование 1998–2000. СПб, 2000. С. 26–31.
- Паянская-Гвоздева И.И.* Структура растительного покрова северной тайги Кольского полуострова. Л., 1990. 108 с.
- Паянская-Гвоздева И.И., Холод С.С.* О совещании по крупномасштабному картографированию растительности // Геоботаническое картографирование 1990. СПб, 1990. С. 79–85.
- Работнов Т.А.* История фитоценологии: Учебное пособие. М., 1995. 158 с.
- Рачковская Е.И., Сафронова И.Н.* Новая карта ботанико-географического районирования Казахстана и Средней Азии в пределах пустынной области // Геоботаническое картографирование 1992. СПб, 1994. С. 33–49.
- Рикотта К., Карранца М.Л.* Карты потенциальной естественной растительности как альтернатива компьютерным нейтральным ландшафтным моделям // Геоботаническое картографирование 2001–2002. СПб, 2002. С. 16–22.
- Рогова Т.В., Шайхутдинова Г.А.* Сравнительный анализ разновременных геоботанических карт средствами ГИС // Современные проблемы ботанической географии, картографии, геоботаники, экологии. СПб., 2000. С. 47–48.
- Сафронова И.Н.* Первое Международное рабочее совещание по проекту создания мелкомасштабной карты растительности Азии // Геоботаническое картографирование 1994–1995. СПб, 1996. С. 70–72.
- Сафронова И.Н.* О Прикаспийской подпровинции Сахаро-Гобийской пустынной области // Ботан. журн. 2002. Т. 87, № 3. С. 57–61.
- Сафронова И.Н., Юрковская Т.К., Ильина И.С. и др.* К созданию новой обзорной карты растительности Азии М. 1: 4000000 // Геоботаническое картографирование 1996. СПб, 1997. С. 56–63.
- Седельников В.П.* Александра Владимировна Куминова – сибирский геоботаник и флорист. Новосибирск, 2006. 115 с.
- Снытко В.А., Семенов Ю.М.* Научные чтения памяти академика Виктора Борисовича Сочавы. Иркутск, 2002.
- Снытко В.А., Волкова В.Г.* На пятых научных чтениях памяти В.Б. Сочавы // Геоботаническое картографирование 1991. СПб, 1992. С. 87–90.
- Сочава В.Б.* Изучение флоры и растительности // Справочник путешественника и краеведа. М., 1950. Т. 2. С. 463–496.
- Сочава В.Б.* Основные положения геоботанического районирования // Ботан. журн. 1952. Т. 37, № 3. С. 349–361.
- Сочава В.Б.* Введение в обзор растительного покрова СССР на основе Геоботанической карты М. 1:4000000 // Растительный покров СССР. М.; Л., 1956. Т. 1. С. 9–60.
- Сочава В.Б.* Главнейшие достижения в области картографии растительности СССР за 40 лет // Изв. ВГО. 1958. Т. 90, вып. 2. С. 109–117.

Сочава В.Б. Коллоквиум по картографии растительности // Вестн. АН СССР. 1960. № 10. С. 78–79.

Сочава В.Б. Проблемы классификации, типологии физико-географических фаций и биогеоценозов // Вопросы классификации растительности. Свердловск, 1961. С. 5–22.

Сочава В.Б. Классификация и картографирование высших подразделений растительности Земли // Современные проблемы географии. М., 1964а. С. 167–173.

Сочава В.Б. Макет новой карты растительности мира // Геоботаническое картографирование 1964б. Л., 1964б. С. 3–16.

Сочава В.Б. Растительность [мира]. Карта // Физико-географический атлас мира. М., 1964в. С. 280–283.

Сочава В.Б. Районирование и картография растительности // Геоботаническое картографирование 1966. Л., 1966. С. 3–13.

Сочава В.Б. Структура новой обзорной карты растительности Забайкалья // Геоботаническое картографирование 1967а. Л., 1967. С. 17–31.

Сочава В.Б. (ред.) Атлас Забайкалья. Л., 1967б.

Сочава В.Б. Развитие теоретических положений геоботанического районирования на современном этапе // Совещание по геоботаническому районированию СССР. М., 1967в. С. 27–40.

Сочава В.Б. Растительные сообщества и динамика природных систем // Докл. ин-та географии Сибири и Дальнего Востока. 1968. Вып. 20. С. 12–22.

Сочава В.Б. Классификация растительности как иерархия динамических систем // Геоботаническое картографирование 1972. Л., 1972. С. 3–18.

Сочава В.Б. Растительный покров на тематических картах. Новосибирск, 1979. 190 с.

Сочава В.Б., Куминова А.В. Крупномасштабное картографирование растительности. Новосибирск, 1970. 172 с.

Сочава В.Б., Лавренко Е.М. Геоботаническая карта СССР. М. 1:4000000. М., 1954. 8 л.

Сочава В.Б., Лукичева А.Н. К географии кедрового стланика // Докл. АН СССР. 1953. Т. 90, № 6. С. 1163–1166.

Сукачев В.Н. Введение в учение о растительных сообществах. Пг., 1915. 128 с.

Сукачев В.Н. Геоботаническая карта СССР // Вестн. АН СССР. 1957. № 2. С. 136–138.

Танфильев Г.И. Ботанико-географическая карта Российской империи. М. 1:25200000 // Полная энциклопедия русского сельского хозяйства. СПб, 1900. Т. 2.

Трасс Х.Х. Геоботаника. История и современные тенденции развития. Л., 1976. 252с.

Федорова И.Т. Карта растительности мира // Географический атлас для учителей средней школы. М., 1980.

Холод С.С. Опыт анализа крупномасштабной геоботанической карты // Геоботаническое картографирование 1988. Л., 1988. С. 28–38.

Холод С.С. Крупномасштабное картографирование как метод детального изучения структуры растительного покрова (на примере арктической тундры о-ва Врангеля) // Геоботаническое картографирование 1989. Л., 1989. С. 61–71.

Холод С.С. Опыт создания крупномасштабной хионо-геоботанической карты ключевого участка арктической тундры // Геоботаническое картографирование 1991. СПб, 1992. С. 33–46.

Холод С.С. Крупномасштабное картирование растительности катен субарктической тундры // Геоботаническое картографирование 1993. СПб, 1995. С. 3–21.

Холод С.С., Юрковская Т.К. Современное состояние и перспективы геоботанического картографирования в Ботаническом институте РАН // Геоботаническое картографирование 1992. СПб, 1994. С. 3–20.

Цинзерлинг Ю.Д. География растительного покрова Северо-Запада европейской части СССР. Л., 1934. 378 с.

Цинзерлинг Ю.Д. Растительность Ленинградской области и Карельской АССР. Карта № 9. Л.1–3. // Ленинградская область и Карельская АССР (приложение к атласу) Л., 1935.

Шенников А.П. Образование некоторых пойменных растительных формаций в долинах бассейна Северной Двины // Отчет Санкт-Петербургского ун-та за 1910 г. СПб, 1911. С. 258–260.

Шенников А.П. Аллювиальные луга в долинах рек Северной Двины и Сухоны в пределах Вологодской губернии // Матер. по орг. и культ. кормовой площади. СПб, 1913. Вып. 6. 85 с.

Шенников А.П. Луга Симбирской губернии. Вып. 1. Симбирск, 1919. 201с.

Шумилова Л.В. Ботаническая география Сибири. Томск, 1962. 437 с.

Шифферс Е.В. Н.И. Кузнецов как основатель отдела геоботаники Главного ботанического сада НКЗ – Ботанического института Академии наук СССР // Ботан. журн. 1957. Т. 42, № 9. С. 1325–1330.

Юрковская Т.К. О некоторых принципах построения легенды карты растительности болот // Геоботаническое картографирование 1968. Л., 1968. С. 44–51.

Юрковская Т.К. Карта растительности М. 1:2000000 // Атлас Карельской АССР. М., 1989. С. 21.

Юрковская Т.К. География и картография растительности болот Европейской России и сопредельных территорий. Тр. БИН им. Комарова. Вып. 4. СПб, 1992. 256 с.

Юрковская Т.К. Лаборатория географии и картографии растительности Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН перед началом третьего тысячелетия // Современные проблемы ботанической географии, картографии, геоботаники, экологии. СПб, 2000. С. 20–24.

Юрковская Т.К. Карта растительности для Национального атласа России // Картография XXI века: теория, методы, практика: Докл. На II Всерос. науч. конф. по картографии, посвящ. памяти А. А. Лютого (Москва, 2–5 октября 2001 г.). М., 2001. С. 570–576.

Юрковская Т.К. Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН – центр становления и развития геоботанического картографирования в России // Ботан. журн. 2004а. Т. 89, № 9. С. 1509–1514.

Юрковская Т.К. Растительность [карта] М. 1: 30 000 000 // География России. Атлас для 8–9 классов общеобразовательных учреждений. Часть 1. Природа и человек. Омск, 2004б. С. 32–33.

Юрковская Т.К., Елина Г.А. Крупномасштабное картографирование палеорастительности голоцена // Геоботаническое картографирование 1991. СПб, 1992. С. 3–12.

Юрковская Т.К. Ильина И.С., Сафронова И.Н. Макроструктура растительного покрова России: анализ карты // Геоботаническое картографирование 2001–2002. СПб, 2002. С. 3–15.

Юрковская Т.К., Холод С.С. Геоботаническое картографирование 1996. СПб, 1997. 77 с.

[Юрковская Т.К., Ильина И.С., Сафронова И.Н.] Растительность [карта] М. 1:15000000 // Национальный атлас России. 2005. Т. 1. С. 370–371.

Blasi C., Acosta A., Paura B. et al. Classificazione e cartografia del paesaggio: I sistemi e sottosistemi di paesaggio del Molise // Inform. Bot. Ital. 2000. Vol. 32. Suppl. 1. P. 15–20.

Bohn U., Neuhausl (eds.) Karte der natürlichen Vegetation Europas. M.: 2500000. Bonn-Bad-Godesberg, 2000. 9 S.

Bohn U., Neuhausl (eds.) Karte der natürlichen Vegetation Europas. M.: 200 000. Teil I: Erläuterungstext mit CD-ROM. Bonn, 2003. 655 S.

Falinski J.B. Kartografia geobotaniczna. Varsavia, 1990–1991. Vol. 1–3.

Falinski J.B., Pedrotti F. The vegetation and dynamical tendencies in the vegetation of Bosco Quarto, Promontorio del Gargano, Italy // Braun-Blanquetia. 1990. Vol. 5. P. 1–31.

Fedorova, I.T., Karamysheva, Z.V., Polozova, T.G. Bibliography: Vegetation of Russia on the Geobotanical Maps. Excerpta botanica 30 (3,4). 1994.

Fedorova, I.T., Volkova E.A. Vegetation [World map]. S. 1: 60000000 // Resources and environment: world atlas. Vienna: Ed. Hulzel, 1998, P 1–110.

Fedorova I.T., Karamysheva Z.V., Polozova T.G. 1994. Bibliography: Vegetation of Russia on the Geobotanical Maps. Excerpta botanica 30 (3, 4).

Karamysheva Z.V., Z. Neuhauslova, Yurkovskaya T.K. The vegetation map of Europe. International cooperation in geobotanical mapping // Biologie International. Paris, 1996. №. 32. P. 10–17.

Giurgiu V., Donita N., Bandiu C. et al. Les forest vierges de Roumanie. Louvain-la-Neuve-Belgique, 2001. 206 p.

Ivan D., Donita N. Coldea G. et al. Vegetation potentielle de la Roumanie // Braun-Blanquetia. Camerino, 1993. Vol. 9. 79 p.

Kuchler A.W. The new soviet vegetation map // Ecologie. 1957. Vol. 38, № 4. P. 671.

Kuchler A.W. Vegetation mapping. 1967. 472 p.

Kuchler A.W., Zonneveld I.S. (eds.) Vegetation mapping. Dordrecht // Kluwer Acad. Publ. 1988. 635 p.

Matuszkiewicz W. Die Karte der potentiellen Vegetation von Polen // Braun-Blanquetia. Camerino, 1984. Vol. 1. 99 p.

Neuhauslova Z. Potential natural vegetation of the Czech Republic // Braun-Blanquetia. Camerino, 2001. Vol. 30. 80 p.

Ozenda P. La cartographie ecologique et ses applications // Ecological mapping and its applications. Paris. 1986. 160 p.

Ozenda P. Die Vegetation der Alpen im europäischen Gebirgsraum.

- Ozenda P.* Vegetation du Continent Europeen. Paris, 1994. 271 p.
- Ozenda P.* Perspectives pour une geobiologie des montagnes. Losanna, 2002.
- Ozenda P., Borel J.-L.* 2000. An ecological map of Europe: why and how? – C.R. Acad. Sci. Paris. Sciences de la vie//Life Sciences (323). P. 983–994.
- Pedrotti F.* La cartografia geobotanica in Italia // 100 anni di ricerche botaniche in Italia 1888–1988. Firenze, 1988. Vol. 1. P. 731–761.
- Pedrotti F.* Cartografia Geobotanica. Bologna, 2004. 236 p.
- Rivas-Martinez S.* Mapa de series de vegetaciyn de Espaca 1:400000. Madrid, 1987. 268 p.
- Rübel E.* Vorschläge zur geobotanischen Kartographie // Beitr. Geobot. Landesaufn. 1912. T. I. S. 1–14.
- Walker D.A. (ed.)* Circumpolar Arctic Vegetation map. Scale 1:7500000. Anchorage, 2003. 1 Sh. [CAVM Team].
- Yurkovskaya T.* Mire system typology for use in vegetation mapping // Gunneria. Trondheim, 1995. Vol. 70. P. 73–82.

СТАТИСТИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ В ФИТОЦЕНОЛОГИИ НА РУБЕЖЕ ТЫСЯЧЕЛЕТИЙ (К 50-летию выхода монографии П. Грейг-Смита)

Г.С. Розенберг

Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти, Россия

Введение

Математическая статистика как прикладная наука прошла долгий и противоречивый путь становления начиная с 1900 г., когда Карл Пирсон стал издавать журнал «*Biometrika*», посвященный статистическим методам в биологии (практически одновременно работами А.Я. Гордягина начались биометрические исследования и в России; см. Боголюбов, 2002). Шли десятилетия, появлялись новые подходы к обработке данных, новые алгоритмы и технологии. По свидетельству ряда специалистов (см., например, Орлов, 2004), в статистике, как и в большинстве других отраслей наук, происходит смена парадигм: предыдущая была сформирована к 50–60-м гг., а развитие современной парадигмы связано с созданием новых разделов и непривычных ранее идеологий (Шитиков и др., 2005) – статистики нечисловых данных, нейросетевого и эволюционного моделирования, логики нечетких (англ. *fuzzy*) множеств, статистики интервальных данных и пр.

Конец 60-х гг. прошлого века ознаменовался выходом в свет двух важных для отечественных исследователей работ по количественной геоботанике: перевода монографии «Количественная экология растений» (Грейг-Смит, 1967) и «Статистические методы в геоботанике» (Василевич, 1969); через десять лет появилась еще одна монография в том же ключе (Миркин, Розенберг, 1978) и два обзора (Василевич, 1972; Миркин, Розенберг, 1979). Пожалуй, других монографических обобщений статистических методов в геоботанике на русском языке больше не появлялось (наиболее полный на сегодняшний день обзор статистических методов исследования с примерами из гидроэкологии можно найти в монографии В.К. Шитикова с соавторами, 2005). Цель данного сообщения – сделать краткий обзор современного состояния именно статистических методов (рассмотрение методов математического моделирования в фитоценологии в широком смысле в рамках одной статьи невозможно (Розенберг, 1984), но некоторые экскурсы все-таки будут сделаны). За основу такого обзора я взял структуру монографии П. Грейг-Смита (Greig-Smith, 1957, 1964, 1983; Грейг-Смит, 1967; подразделы настоящей статьи по названию дословно совпадают с главами этой монографии), которая на про-

тяжении 50 лет (40 – для отечественных исследователей) является одной из основных монографических работ по количественной геоботанике.

Питер Грейг-Смит родился в 1922 г. в Бирмингеме (Великобритания). После окончания Кембриджского университета (на него большое влияние оказали работы А. Тэнсли: Arthur George Tansley, 1871–1955, и А. Уатта: Alexander Stuart Watt, 1892–1985) он некоторое время работал в сельскохозяйственных исследовательских учреждениях, где и познакомился с применением статистики при количественных исследованиях растительности. Более углубленное изучение количественных методов применительно к геоботаническим исследованиям проходило в Манчестерском университете, где он встретился с Э. Эшби (Ashby Eric, 1904–1992), который одним из первых обобщил имевшиеся на то время данные об использовании статистики в геоботанике (Ashby, 1935, 1936, 1948). С 1952 г. и до выхода на пенсию Грейг-Смит работает в университетском колледже Уэльса в г. Бангоре (The University of Wales College, Bangor). В 1964 г. он стал редактором «The Journal of Ecology». В 1994 г. на VI Международном экологическом конгрессе (г. Манчестер, Великобритания) он был отмечен как выдающийся эколог-статистик (вместе с ним эту награду получили David W. Goodall, Robert May, Laszlo Orloci, Evelyn Chrystalla [Chris] Pielou, Dan Simberloff, Robert Sokal и др.). Умер профессор Питер Грейг-Смит от лейкемии в феврале 2003 г. (некролог был опубликован в журнале «The Bulletin of the British Ecological Society». 2003. Vol. 34. № 1).

Наконец, следует назвать переводчика «Количественной экологии растений» кандидата географических наук В.Д. Утехина и редакторов этого издания профессоров Т.А. Работнова (1904–2000) и А.А. Уранова (1901–1974).

Завершить это краткое введение мне хотелось бы словами самого Питера Грейг-Смита из его предисловия к первому изданию «Количественной экологии растений», которые и сегодня не потеряли своей актуальности: «Переход от качественного к количественному подходу характерен для развития любой отрасли науки. Когда достигается определенная степень понимания явлений в общих чертах, внимание исследователей, естественно, сосредотачивается на более тонких деталях структуры или поведения, наблюдаемые различия которых менее значительны и могут быть оценены лишь с помощью измерения. Неудивительно, что количественный подход развился ранее в большинстве отраслей наук о неживой природе, чем в биологической науке. По-видимому, одно из наиболее значимых различий между физикой и химией, с одной стороны, и биологией, с другой – состоит в том, что в первых обычно можно временно изолировать одну переменную величину для изучения, в то время как в биологии

это редко бывает осуществимо. Таким образом, в физике и химии относительно простая программа качественных исследований позволяет легко установить общие черты явлений и подготовить путь для применения более точных количественных методов. В биологии не только редко удается изолировать для изучения отдельные переменные, но и объекты изучения сами обычно настолько сложны, что плохо поддаются измерению» (Грейг-Смит, 1967, с. 13).

1. Количественное описание растительности

Любое количественное исследование начинается с планирования эксперимента. Именно в этом, казалось бы, досконально исследованном аспекте математической статистики сегодня разгораются дискуссии (правда, чаще всего на страницах непрофильных журналов, где легче замаскировать, какие утверждения обоснованы на научном уровне, а какие являются субъективными мнениями отдельных исследователей и где меньше риск получить квалифицированную отповедь). Таковыми мне видятся дискуссионные статьи М.В. Козлова (2003) и М.В. Козлова и С. Хёлберта (2006), эксплуатирующие традиционные для классической статистики понятия «повторности измерений», их «независимости» и вводящие новое понятие «мнимая повторность» (Hurlbert, 1984)¹.

Точный смысл понятия «независимые испытания» построен на детально проработанной в математической статистике вероятностной модели порождения данных. В этой модели выборки из наблюдаемых значений обычно рассматривают как реализацию независимых одинаково распределенных случайных величин $X_1(\omega), X_2(\omega), \dots, X_n(\omega), \omega \in \Omega$. При этом считается, что полученные в эксперименте конкретные значения x_1, x_2, \dots, x_n соответствуют определенному элементарному событию $\omega = \omega_0$. В других условиях (например, при действии некоторого внешнего фактора среды) могут быть получены иные наблюдаемые значения y_1, y_2, \dots, y_m , соответствующие другому элементарному событию $\omega = \omega_1$. Предполагается также, что наблюдения в одной выборке не зависят от наблюдений в другой, поэтому выборки называют независимыми.

¹ Стюарт Хёлберт (Hurlbert, 1984) сделал критический анализ 156 экспериментальных экологических статей, опубликованных в течение 1960–1980 гг. в ведущих англоязычных журналах. Оказалось, что в 27% случаев исследуемое воздействие применялось в *одной* повторности, либо использовавшиеся повторности *не были статистически независимыми*; тем не менее для доказательства эффекта экспериментального воздействия использовались статистические методы. Ошибки такого рода получили у него название «мнимых повторностей» (*pseudoreplication*).

Одна из задач статистической обработки состоит в том, чтобы по результатам эксперимента (т.е. наборам из m и n действительных чисел, соответствующим различным элементарным событиям $\omega = \omega_0$ и $\omega = \omega_1$) проверить гипотезы об однородности порождаемых данных. Или в иной формулировке: требуется проверить, есть ли статистические различия между выборками или они принадлежат к одной генеральной совокупности. Техника такого статистического анализа десятилетиями отработывалась в медико-биологических исследованиях для выявления эффекта воздействия, и в большинстве случаев корректность полученных выводов не вызвала никаких сомнений.

В чем же состоит точка зрения С. Хёлберта (Hulbert, 1984) на проблему «мнимых повторностей»? По сути, в «сухом остатке» остается лишь два совершенно бесспорных тезиса (см. Козлов, 2003):

- не всегда выводы, полученные при изучении частных выборок, корректно распространять на всю генеральную совокупность;
- оценка степени влияния фактора может оказаться ошибочной, если изучаемое воздействие должным образом не локализовано, а сопоставляемые данные взяты из недостаточно рандомизированных источников.

Но эти основные принципы статистических оценок давно и широко известны отечественным математикам и экологам. Еще в 1925 г. Р. Фишер (1958) подвел итог длительной полемики о принципиальной возможности делать заключения относительно генеральной совокупности по частным выборкам²: «... теоретически можно говорить лишь о достоверной вероятности выводов или уровне правдоподобия проверяемых гипотез. И, если соблюдены основные предпосылки вероятностной модели порождения данных (случайность и независимость), индуктивные выводы вполне корректно могут быть сделаны на основе статистических критериев существенности».

Далеко не нов и второй тезис – эксперимент должен быть спланирован таким образом, чтобы включить максимально возможную вариацию всех влияющих факторов, что чаще всего подразумевает современную стандартную методику изучения объекта исследования. Задолго до Стюарта Хёлберта у российских ученых были настольными книги В.В. Налимова и Н.А. Черновой (1965), Ю.П. Адлера (1969), В.В. Фёдорова (1971) и других, ставших классиками в области матема-

² «Практическое использование теоретически обоснованных методов статистических оценок настоятельно требует, чтобы исследователь при интерпретации своих результатов и при изучении результатов других экспериментаторов умел видеть различие между заключениями, соответствующими природе наблюдаемых фактов, и такими выводами, которые обусловлены просто применением неправильных методов оценки» (Фишер, 1958, с. 236).

тических методов планирования оптимальных многофакторных экспериментов. Сюда же следует отнести работы П. Грейг-Смита (1967, с. 31–57) и В.И. Василевича (1969), которые хорошо понимают важность соблюдения двух выше названных тезисов (так, Грей-Смит специально подчеркивал [с. 49]: «... нередко считают, что достаточно ходить по площадке, бросая квадрат через плечо, производя ту же операцию с закрытыми глазами или каким-либо другим способом... Если положение квадратов проанализировать на случайность, почти всегда обнаруживается, что пробы распределены по площади не случайно... Поэтому дополнительная затрата сил на применение более объективного метода рандомизации, как правило, оправдывает себя»). Проблема того, как должны между собой соотноситься конкретные задачи исследования, природа исследуемых факторов (*treatment*), объекты (*experimental unit*), участвующие в эксперименте, и регистрируемые показатели, долгие годы была в центре внимания как методической литературы, так и отраслевых практических рекомендаций, нормативов и стандартов. Поэтому убеждать читателя в необходимости **тщательно продумывать конечные цели, план и способ реализации наблюдений** было бы пустопорожней говорильней.

В естествознании принципиально невозможна постановка «идеального опыта», не несущего погрешности эксперимента. При любом самом оптимальном плане в реальных условиях трудно получить стерильные выборки случайных величин, напрямую связанные с уровнями воздействия факторов, изолированные от влияния посторонних эффектов и имеющие функцию распределения, согласующуюся с закономерностями генеральной совокупности. Как нельзя дважды войти в одну реку, так и нельзя обеспечить абсолютную идентичность двух местообитаний для сравниваемых растительных сообществ. Иными словами, можно категорически утверждать, что не в 27%, как считает С. Хёлберт, а во всех 100% случаев использовавшиеся повторности реального экологического эксперимента *не были статистически независимы*.

Однако носят ли эти отклонения от исходных предпосылок *статистически значимый* характер (*t*-статистика какого-нибудь параметра распределения случайной величины должна быть состоятельной, несмещенной, эффективной и достаточной; Г. Корн, Т. Корн, 1968, с. 536), определяющий суть получаемых выводов? Разумеется, возможность применения вероятностной модели порождения данных в каждой конкретной реальной ситуации требует обоснования. Но обычно при правильно спланированном эксперименте независимость и случайность результатов наблюдений, входящих в выборки, обеспечивается самой схемой постановки опытов и не требует постоянной проверки

математических соотношений. В сомнительных случаях можно осуществить измерения в нескольких контрольных точках и выполнить оценку статистических гипотез независимости и одинаковой распределенности на основе соответствующих критериев (см., например, Большев, Смирнов, 1983). В любом случае, если при описании статистических результатов использованы ритуальные фразы: «*Наблюдаемые величины по условиям эксперимента считаем независимыми и одинаково распределенными в пределах каждой выборки*», автор обладает некоторой «презумпцией невиновности», т.е. доказывать, что наблюдения в одной выборке зависят от наблюдений в другой, юридически необходимо уже «Хёлберту». Кстати, процесс доказательства «обвинительной» гипотезы о статистической взаимозависимости измеряемых показателей и «мнимости» используемой группировки данных в каждом конкретном случае не является тривиальным и немислим без кропотливого анализа всего исходного массива наблюдений. Фактически на языке математической статистики мы имеем дело с ошибками первого (гипотеза отвергается при условии, что она справедлива) и второго рода (гипотеза принимается при условии, что она ошибочна). При этом отличительной особенностью определения ошибки первого рода является тот факт, что мы сами задаем (пусть и достаточно малую) вероятность такой ошибки. А вот для вычисления ошибки второго рода (доказательство «обвинительной» гипотезы) необходимо знать распределение *t*-статистики при условии, что гипотеза несправедлива (т.е. *t* не подчиняется закону распределения Стьюдента). А найти этот закон – очень не простая задача.

К сожалению, при анализе вероятностных моделей в практических условиях во все времена существовала (и будет существовать?) основная проблема прикладной статистики: приходится обрабатывать данные, опираясь на предпосылки, которые всегда более или менее нарушаются. Например, кроме требования независимости определены два еще более жестких условия применимости статистических критериев для оценки однородности выборок:

- результаты наблюдений должны иметь нормальные распределения с математическими ожиданиями m_1 и m_2 и дисперсиями σ_1^2 и σ_2^2 в первой и во второй выборках соответственно;
- дисперсии результатов наблюдений в первой и второй выборках должны совпадать.

Если хотя бы одно из этих условий не выполнено, то формально нет никаких оснований считать, что *t*-статистика имеет распределение Стьюдента, и поэтому применение традиционного метода проверки равенства средних, строго говоря, не обосновано.

Поскольку априори нет оснований предполагать нормальность распределения результатов геоботанических (экологических) наблюдений, следовательно, эту предпосылку надо проверять. Однако проверка нормальности – еще более сложная и трудоемкая статистическая процедура, чем проверка однородности. Например для того, чтобы гарантировать вывод, что функция распределения результатов наблюдений отличается от нормальной не более чем на 0,01, требуется порядка 2500 наблюдений (Орлов, 2004).

Среди сравнительно новых статистических оценок укажу еще на один показатель – *планируемое число наблюдений для получения средней с заданной точностью* (Розенберг, 1976; Усманов, 1984). Во всех пособиях по биометрии можно найти следующую формулу:

$$N_b = V(n)^2/p^2,$$

где N_b – планируемый объем выборки; n – объем первоначальной выборки; $V(n)$ – коэффициент вариации; p – точность определения планируемой средней. Недостаток этой классической формулы (она не учитывает случайный характер определения коэффициента вариации V) преодолевается путем расчета уточненного планируемого объема выборки (Розенберг, 1976):

$$N_R = N_b n [1 + S_t \sqrt{2/n}] / (n - 1),$$

где S_t – показатель функции Лапласа (для t – степени надежности получаемого результата, меняющегося от 0,08 до 0,95, значение S_t будет меняться от 1,28 до 1,96). Замечу, что при высоком значении t надежность «вступает в конфликт» с экономичностью исследования, так как для больших t будут получаться и большие N_R , следовательно, выбор величины t должен заметно зависеть от цели исследования.

Поэтому в практических условиях приходится выбирать между двумя возможностями. Либо использовать *t-статистику* на основе нереалистического предположения о нормальности распределения результатов наблюдений, надеясь, что отклонения от нормальности незначительно отразятся на качестве выводов, либо использовать непараметрические критерии или асимптотические методы, где существуют свои ограничения. Процедура проверки гипотез входит в «порочную спираль»...

Тем не менее исследованиями (Орлов, 2004) показано, что при больших объемах выборок требование нормальности ослабевает (нужный эффект обеспечивается центральной предельной теоремой), а при близком объеме выборок не требуется также и равенства дисперсий. Другими словами, если объемы двух выборок достаточно велики (несколько десятков) и равны, то проверка равенства математических ожиданий с помощью критерия Стьюдента дает правильные результаты независимо

от того, выполнены ли предпосылки нормальности и равенства дисперсий или нет.

На основе этого напрашивается следующий вывод. В практических условиях статистические выводы всегда характеризуются принципиальной неопределенностью, поскольку не ясно, как нарушение исходных предпосылок влияет на качество конечных результатов. Однако *эффект нарушенных предпосылок* чаще всего имеет место в случаях, когда влияние изучаемого фактора проявляется не слишком отчетливо (в пограничной полосе неопределенности), а объем обрабатываемого экспериментального материала недостаточен. Поэтому как аналитическая статистика, так и фитоценология (экология) – это не только **наука**, но и **искусство** чувствовать не мнимую, а истинную проблематику (Oksanen, 2001). При этом чтобы избежать скоропалительных выводов, надо предвзительно набрать необходимый интеллектуальный багаж, приобрести опыт размышлений и практической работы.

Позитивным моментом настоящей дискуссии следует признать тезис, последовательно подчеркиваемый М.В. Козловым и С. Хёлбертом и не попавший до сих пор акцентированно в поле зрения отечественных экологов, о необходимости *всегда четко в эксперименте и в последующей статистической обработке отражать уровни, на которых взяты анализируемые повторности*. Например, если изучается индивидуальная реакция растения на действующий фактор, то выборочные случайные величины, несомненно, составляют измерения у каждой особи (см., например, Кононов, 1981). Если анализируется влияние фактора на интегральные популяционные характеристики (например, биоразнообразие или способность к размножению), тогда, бесспорно, в качестве выборочных единиц выступают некоторые популяционные группы. Можно привести примеры, когда элементами выборок могут являться ландшафты или даже биомы.

Совершенно правы М.В. Козлов и С. Хёлберт (2006, с. 148): «Повторности не могут рассматриваться как истинные, либо мнимые сами по себе – *лишь их использование в статистическом анализе может расцениваться как правильное либо ошибочное*» (*курсив автора* – Г.Р.). И тут же они противоречат сами себе, объявляя без разбора и анализа целей опытов некорректными все эксперименты с аквариумами, теплицами, делянками, клетками с мышами и др., как основанные на «мнимых повторностях». Было бы больше пользы, если бы М.В. Козлов и С. Хёлберт (возможно, с профессиональными математиками) вместо бесплодных перепалок, проработали бы строгую методологию *практической оценки степени мнимости повторностей*. Например, А.Н. Колмогоровым (1987) было формализовано понятие случайности на основе

теории информации (грубо говоря, числовая последовательность является случайной и независимой, если ее нельзя заметно сжать без потери информации). Распространяя эти идеи на тему настоящей дискуссии, можно предположить, что *если при переходе к более агрегирующим экспериментальным единицам происходит заметная потеря информации, то наблюдаемая последовательность не является мнимой* (Шитиков и др., 2007).

2. Отбор образцов и сравнение

«Цели, для которых применяется количественная оценка растительности, укладываются в рамки одной из трех категорий: а) общая характеристика состава растительности на определенном участке, причем производится также сравнение с другими территориями или с тем же участком в другое время; б) изучение изменений в составе растительности в пределах одного участка; в) взаимосвязь изменений состава растительности с изменениями одного или нескольких факторов среды» (Грейг-Смит, 1967, с. 43). «Одной из задач статистики ... является сведение большого числа исходных данных к нескольким показателям с сохранением возможно большей части информации, содержащейся в первоначальном материале» (Василевич, 1969, с. 20).

Определение средних, дисперсий, ошибок и других моментов разного порядка, по-видимому, наиболее простой и часто используемый метод обработки результатов наблюдений. Однако следует еще раз подчеркнуть, что исчисление средних – не механическая счетная операция. Выбор средней должен согласовываться с предполагаемым распределением варьирующего и усредняемого признака (кроме того, следует учитывать и цель определения средней тенденции). В этом отношении показателен следующий пример (Розенберг и др., 1993, с. 24).

На скамейке сидело пять человек. Двое были бродягами, их имущество оценивалось по 25 центов, третий был рабочим с имуществом в 2000 долларов, четвертый владел 15000, а пятый был миллионером с чистым доходом в 5 млн дол. Таким образом, мода (положение максимума распределения) равна 25 центам (точно описывает 40% выборки), медиана (значение распределения, при котором описано 50% выборки, центральный член ряда) равна \$2000, а средняя арифметическая – \$1003400,1. Таким образом, если взять за основу характеристики этих странных соседей на скамейке моды, то общий актив этой группы должен быть оценен примерно в 1–1,5 доллара (что обидно для всех, кроме бродяг). Остальные оценки выглядят еще хуже.

Фактически это пример того, что имеются системы объектов, для которых *отсутствует центральная тенденция*. В таких случаях рекомендуется использовать более сложные устойчивые статистики, например, **средневзвешенную** (один из основных показателей прямого градиентного анализа; Миркин, 1971; Миркин, Розенберг, 1978) или **бивес-оценку** (Мостеллер, Тьюки, 1982; Розенберг и др., 1994).

Среднее является *неустойчивой статистикой* (статистика называется *устойчивой*, если при изменении малой доли данных, неважно какой и сколь сильно, существенных изменений в суммирующей статистике не происходит, Мостеллер, Тьюки, 1982). **Медиана** является примером *устойчивой статистики* (на медиану не влияют величины «больших» и «малых» значений: она терпима к нарушениям нормальности на «хвостах распределения»). Однако, кроме *устойчивости (робастности) к предпосылкам* «хорошая» статистика должна обладать еще и свойством *устойчивости (робастности) к эффективности* (высокая эффективность оценивания должна гарантироваться при широком варьировании ситуаций; табл. 1).

Таблица 1. Характеристики некоторых статистик центральной тенденции
(по: Мостеллер, Тьюки, 1982, с. 214)

Статистика	Объем выборки	Устойчивость	Гауссова устойчивость	Робастность к предпосылкам	Робастность к эффективности
Арифметическое среднее	Малый	Нет	100%	Плохая	Плохая
	Большой	Нет	100%	Очень плохая	Очень плохая
Медиана	Малый	Да	Высокая	Высокая	Высокая
	Большой	Да	100%	Высокая	Умеренная
Бивес-оценка	Малый	Разумно	Неплохая	Высокая	Высокая
	Большой	Да	90%	90%	Высокая

Таким образом, если пренебречь совсем малыми выборками, бивес-оценка обладает всеми желаемыми свойствами и может быть рекомендована для практики. В ситуациях, когда для целей исследования достаточно умеренной эффективности, а также в случаях малых выборок лучше использовать медиану. Среднее же следует использовать очень осторожно, когда нет «выбросов» данных, «хвосты» распределения коротки и т.п. Иными словами, *сложившаяся практика сравнения с помощью среднего в фитоценологических и экологических исследованиях очень часто неадекватна реальной ситуации*.

Бивес-оценка (занимая, как правило, промежуточное место между средним и медианой) рассчитывается следующим образом (Мостеллер, Тьюки, 1982):

$$b = \frac{\sum \omega_i x_i}{\sum \omega_i},$$

где

$$\omega_i = \begin{cases} [1 - ((x_i - b)/[c\mu_s])^2]^2, & \text{если } ((x_i - b)/[c\mu_s])^2 < 1; \\ 0 & \text{в противном случае;} \end{cases}$$

μ_s – медиана абсолютных отклонений $|x_i - b|$, c – константа, которая берется равной 6 или 9. Поскольку μ_s является оценкой примерно $2/3\sigma$ (σ – стандартное отклонение), то при расчете бивес-оценки b не учитываются «хвосты» нормального распределения, т.е. измерения, превышающие 4σ (при $c = 6$) или 6σ (при $c = 9$). Так как мы не можем непосредственно вычислить b , не зная вектора весовых коэффициентов ω_i , и в то же время не можем найти веса, пока не знаем b , бивес-оценка рассчитывается по приведенным формулам с использованием итеративной процедуры.

В качестве примера приведем расчет некоторых средних показателей для распределения встречаемости одного из видов (табл. 2).

Таблица 2. Распределение встречаемости *Vaccinium myrtillus* по классам pH (Emmett, Ashby, 1934; цит. по: Грейг-Смит, 1967, с. 180)

pH	4,8	4,9	5,0	5,1	5,2	5,3	5,4	5,5	5,6	5,7	5,8	5,9	6,0
	2	2	2	5	13	17	7	44	78	16	7	9	7
	2	2	2	4	8	11	3	28	54	12	1	3	1
	100	100	100	80	61,5	65	43	64	69	75	14	33	14

Мода –	5,4
Медиана –	4,9
Средняя –	5,57
Средневзвешенная –	5,25
Бивес-оценка –	5,05

3. Размещение растений в пределах сообществ

«Для геоботаников и фитогеографов представляет большой интерес выяснение причин, определяющих характер размещения изучаемых ими объектов – от размещения особей на небольшой площадке до размещения типов растительности и систематических групп растений на поверхности Земли... Поскольку изучение факторов, т.е. причин, определяющих распределение растений и растительности, является основной задачей геоботаники, любая методика, которая может способствовать их выявлению, очевидно, представляет ценность. В то же время нужно подчеркнуть, что обнаружение и анализ неслучайного

распределения есть исходная точка дальнейшего исследования факторов, лежащих в его основе, а не самоцель» (Грейг-Смит, 1967, с. 90, 92). «Наблюдая растительность любого участка, мы можем легко обнаружить, что особи одного вида распределены более или менее равномерно по площади, особи другого вида образуют скопления в определенных местах, а третий вид образует более или менее плотные пятна, разделенные промежутками, где особи этого вида почти полностью отсутствуют» (Василевич, 1969, с. 39).

Исследование горизонтальной структуры фитоценозов включает собственно *анализ распределения* видов (без учета конкретного положения пробных площадок на местности) и *анализ размещения* (с учетом такого положения). В первом случае методы анализа практически остались прежними (многочисленные индексы гомогенности и гомотонности сообществ были рассмотрены ранее: Миркин и др., 1989). Что касается анализа размещения, то его методы, основанные на сравнении матриц сходства «*a la* цепи Маркова», весьма корректны (Миркин, Розенберг, 1976; Миркин, Янтурин, 1981), но, к сожалению, пока все еще не нашли широкого применения в фитоценологических исследованиях (Миркин, Розенберг, 1976, 1977; Миркин и др., 1976; Конов, Розенберг, 1978).

4. Сопряженность между видами

Коэффициенты связи

«Четкие связи между видами выявляются без применения специальных методов, однако часто встречаются менее тесные взаимоотношения, обнаружить которые не так легко...» (Грейг-Смит, 1967, с. 145). «Растительные сообщества относятся к числу систем, характеризующихся довольно слабой целостностью... В растительном сообществе мы, как правило, встречаемся не с функциональными зависимостями, а со стохастическими» (Василевич, 1969, с. 70).

Число индексов (коэффициентов) взаимосвязи видов весьма велико, что свидетельствует об успешном развитии в рассматриваемый период «индексологии». Правда, большинство из этих показателей так и остаются на уровне «хорошо что-нибудь с чем-нибудь сложить и на что-то поделить...».

Здесь остановимся только на одном показателе – трансформированном коэффициенте Дайса (ТКД; Миркин и др., 1972; Миркин, Наумова, 1974; Розенберг и др., 1978):

$$\text{ТКД}(A,B) = [a - \min(b,c)] / [a + \min(b,c)] ,$$

где a – число совместных встреч видов А и В; b – число встреч вида В; c – число встреч вида А. Для этого показателя были определены ошибка и χ^2 -критерий достоверности. Преимущество этого индекса (именно для этого он и создавался) – это его независимость от так называемого d -эффекта (т.е. ТДК не зависит от числа совместного отсутствия видов d)³. Причем этот эффект достигается либо, когда виды действительно «не хотят» встречаться по каким-то экологическим соображениям, либо у них существенно различается встречаемость в данном типе растительности (например, пальма и береза в Тольятти). Тем не менее в статье В.М. Ефимова (1976) был высказан ряд обвинений в адрес этого показателя, что потребовало сформулировать собственные контраргументы (Розенберг и др., 1978). Высокую эффективность и работоспособность этого коэффициента подтвердили и построенные, например, с его помощью количественные классификации луговой растительности Якутии (Кононов, Сафронеева, 1974; Кононов и др., 1976).

Хочется еще раз подчеркнуть своего рода «трезвость» при выборе того или иного показателя взаимосвязи – каждый из них *обладает своей областью применимости* и *не существует единого и пригодного для всех случаев индекса*. Во все более четком определении этих областей применимости и видится путь дальнейшего развития «индексологии».

Коэффициенты сходства

«Ясно, что любая попытка объективного сравнения списков видов из разных сообществ (как бы полезен ни был этот метод при сравнении флор разных регионов) основывается на таком количестве недоказанных предположений, что едва ли стоит предпринимать ее. Это тем более справедливо, что необходимо принимать во внимание неточность флористических списков как критериев при характеристике сообществ» (Грейг-Смит, 1967, с. 209). «Проблема качественной оценки или количественного определения сходства между объектами чрезвычайно важна в любой науке» (Василевич, 1969, с. 134).

Прогресс в этом разделе количественной геоботаники (Грейг-Смитом он совершенно справедливо рассматривается в разделе «Растительные сообщества. I. Описание и сравнение») за последние 30–40 лет невелик. Можно смело утверждать, что основными показателями сходства, наиболее часто используемыми в процедурах количественной классификации, остаются *коэффициенты Сьёрнсена* и *евклидово расстояние* (по так или

³ Например, коэффициент линейной корреляции для четырехпольной таблицы (см., например, Грейг-Смит, 1967, с. 70) зависит от клетки d , и в случае очень большого числа совместно отсутствующих сравниваемых видов корреляция может быть близка к единице.

иначе нормированному пространству признаков-видов). Здесь для примера назову лишь практические работы по оценке сходства растительности аласов Центральной Якутии (Скрябин, Бурцева, 1976) и в подзоне северной тайги Республики Коми (Галанин, 1981, 1983).

5. Соотношение растительности с факторами местообитания

«Поскольку различия в растительности определяются различиями в условиях среды, следует ожидать, что они коррелируют друг с другом. Если различия в растительности или в факторах местообитания малы, выявить корреляцию с помощью качественного исследования очень трудно, и существующую связь можно установить лишь путем объективной оценки соответствующих количественных данных» (Грейг-Смит, 1967, с. 170).

Наиболее часто цитируемой и в то же время наиболее «идеологической» расплывчатой областью экологии (фитоценологии) является некоторая совокупность методов, называемая «биоиндикацией» («геоботанической индикацией»). Хотя истоки наблюдений за индикаторными свойствами биологических объектов можно найти в трудах естествоиспытателей самой глубокой древности (правда, П. Грейг-Смит не рассматривает проблемы количественной геоботанической индикации, а в монографии В.И. Василевича (1969) они уже обсуждаются), до сих пор отсутствуют стройная теория и адекватные методы биоиндикации.

Относительно благополучно дело обстоит с описательным объяснением терминов. Например, согласно определению Н.Ф. Реймерса (1990, с. 44) «Биоиндикатор: группа особей одного вида или сообщество, по наличию, состоянию и поведению которых судят об изменениях в среде, в том числе о присутствии и концентрации загрязнителей... Сообщество индикаторное – сообщество, по скорости развития, структуре и благополучию отдельных популяций микроорганизмов, грибов, растений и животных которого можно судить об общем состоянии среды, включая ее естественные и искусственные изменения». Безусловно, объективные факты свидетельствуют о существовании тесного влияния факторов среды на биотические процессы экосистемы (плотность популяций, динамику видовой структуры, поведенческие особенности). Такие факторы среды, как свет, температура, водный режим, биогенные элементы (макро- и микроэлементы) и другие, имеют функциональную важность для организмов на всех основных этапах жизненного цикла. Однако можно использовать обратную закономерность и судить, например, по видовому составу организмов о типе физической среды. Поэтому «биоиндикация – это определение биологически значимых нагрузок на основе реакций на них живых

организмов и их сообществ. В полной мере это относится ко всем видам антропогенных загрязнений» (Кривоуцкий и др., 1988, с. 11). С этих позиций основной задачей биоиндикации является разработка методов и критериев, которые могли бы адекватно отражать уровень антропогенных воздействий с учетом комплексного характера загрязнения и диагностировать ранние нарушения в наиболее чувствительных компонентах биотических сообществ.

Биоиндикация, как и мониторинг, осуществляется на различных уровнях организации биосферы: макромолекулы, клетки, органа, организма, популяции, биоценоза (Биоиндикация: теория., 1994). Очевидно, что сложность живой материи и характер ее взаимодействия с внешними факторами возрастают по мере повышения уровня организации. В этом процессе биоиндикация на низших уровнях организации должна диалектически включаться в биоиндикацию на более высоких уровнях, где она преемствует в новом качестве и может служить для объяснения динамики более высокоорганизованной системы.

Рассмотрим частную задачу биоиндикации, в которой оценивается степень влияния произвольного фактора среды на некоторую совокупность измеренных показателей экосистемы. Если рассматривать ее формальную сущность, то тут фигурируют две векторные переменные: 1) Y – характеризует состояние экологического объекта (растительности или гидробиологического сообщества); 2) X – состояние среды (например, почвы или воды). Будем считать, что обе эти переменные являются *номинальными*, т.е. измерены в некоторых упорядоченных шкалах. Это позволяет оценить плотность распределения вероятности $p_0(x)$ значений y_i для каждого интервала значений X (хотя с точки зрения классической математической статистики эта процедура относится к классу некорректных задач). Если распределение вероятности параметра экосистемы по оси значений фактора является равномерным, то можно говорить о том, что параметр не является индикатором фактора X .

Пусть задан некоторый критерий – c -мера отклонения закона распределения вероятности, восстановленного по эмпирическим данным, от равномерного распределения. Тогда при c , превышающем некоторое пороговое значение $c_{пор}$, можно говорить об индикаторной значимости переменной Y , а диапазоны значений X , где функция распределения принимает экстремальные значения, можно считать индицируемыми диапазонами фактора.

С точки зрения математики поставленная задача биоиндикации в реальных условиях относится к *классу плохо формализуемых задач*, поскольку характеризуется следующими особенностями:

- существенной *многомерностью* факторов среды и измеряемых параметров экосистем;
- сильной *взаимобусловленностью* всего комплекса измеренных переменных, не позволяющей выделить в чистом виде функциональную связь двух индивидуальных показателей $F(y,x)$;
- *нестационарностью* большей части информации об объектах и среде;
- *трудоемкостью* проведения всего комплекса измерений в единых координатах пространства и времени, в результате чего обрабатываемые данные имеют обширные пропуски.

В связи с этим нахождение адекватной связи индикаторов и индицируемых факторов является типичной операцией с «размытыми» множествами (Заде, 1974, 1976), а следовательно, характеризуется существенной неопределенностью (стохастичностью). В то же время к настоящему моменту сложились условия, позволяющие преодолеть некоторую математическую «ущербность» биоиндикации:

- сформированы банки многолетних данных по наблюдениям за природными экосистемами;
- разработан и апробирован ряд методов и математических моделей интегральной оценки состояния сложных систем различного типа, позволяющих, по терминологии А.П. Левича и А.Т.Терехина (1997, с. 329), осуществлять «поиск детерминации и распознавание образов в многомерном пространстве экологических факторов для выделения границ между областями нормального и патологического функционирования экосистем»;
- развиваются аппаратные и программные информационные компьютерные технологии, позволяющие анализировать необходимые массивы экологических данных;
- существует огромный объем неформальных знаний высококвалифицированных специалистов, частично сконцентрированный в методических разработках.

П. Грейг-Смит (1967, с. 174), характеризуя возможность использования количественных методов для оценки связей в системе «растительность – среда», исходит из четырех ситуаций, когда растительность и среда описываются либо количественными, либо качественными данными. Основными методами анализа тогда (да и во многом сегодня) были: *сравнение средних, характер распределения параметров растений* (например, встречаемости) *вдоль градиента среды и регрессионный анализ*.

Рассмотрим в этой связи некоторые специальные методы и инструментальные средства построения автоматизированных и неавтомати-

зированных экспертных систем для решения задач геоботанической индикации.

Прямой градиентный анализ как основа количественных биоиндикационных исследований

Учитывая непреходящую важность прямого градиентного анализа, воспользуемся случаем (забегая несколько вперед; см. далее раздел 7) и напомним как «классические», так и некоторые «современные» его составляющие (Розенберг, 1998).

В начале 50-х гг. XX века американский эколог и фитоценолог Роберт Уиттекер (1980) предложил «интуитивно-статистический» метод прямого градиентного анализа применительно к растительности горных систем, сущность которого сводилась к следующему. Горная система представлялась в двухмерной схеме, где по одной оси откладывался комплексный градиент высоты над уровнем моря (гидротермический градиент), а по другой – топографический (различные экспозиции склона). В этих осях координат строились распределения отдельных популяций растений и некоторые характеристики видового разнообразия и продуктивности, что позволило подтвердить концепцию континуума Раменского – Глисона. Следует заметить, что эти пионерные работы по прямому градиентному анализу встретили достаточно острую критику (см. обзор: Миркин, Наумова, 1998), которая в первую очередь касалась произвольности (субъективности) выбора осей ординации. Р. Уиттекер (Whittaker, 1973) убедительно показал, что, «субъективно» выбирая эти оси, исследователь опирается на значительный багаж знаний об экологии видов и осуществляет ординацию по бесспорно ведущим градиентам.

Другой недостаток метода Уиттекера (а именно его интуитивно-статистический характер) был исправлен в количественной модификации прямого градиентного анализа, разработанного уфимскими геоботаниками под руководством Б.М. Миркина (1971; Миркин, Розенберг, 1979; Миркин и др., 1989). Построение графиков изменения наблюдаемого признака (вес, встречаемость, обилие и пр.) для отдельных видов в зависимости от изменения выбранного для ординации видов фактора сопровождается расчетом некоторых статистических характеристик:

- *средневзвешенная напряженность фактора:*

$$\bar{X}_i = \sum_{j=1}^r p_{ij} X_j ;$$

- *средневзвешенная дисперсия:*

$$D_i = \sum_{j=1}^r p_{ij} (X_j - \bar{X}_i)^2,$$

где X_j – середина j -й градации исследуемого фактора; r – число этих градаций,

$$p_{ij} = \frac{m_{ij}}{n \sum (m_{ik}/n_k)}, \quad \sum n_j = N,$$

где n_j – число наблюдений в j -й градации фактора; m_{ij} – число встреч вида i в этой градации, N – общее число наблюдений:

- кроме того, рассчитывается *сила влияния исследуемого фактора на данный вид*, получаемая из однофакторного дисперсионного анализа (η^2).

С помощью средневзвешенных значений фактора каждый вид «привязывается» к определенному отрезку градиента, а малое значение D_i и большое η^2 свидетельствуют о высокой индикаторной роли вида i , причем преимущество следует отдавать оценке по значениям D_i , (Миркин, 1971) – чем меньше D_i , тем вид занимает более узкий участок по оси данного фактора и, следовательно, является хорошим его индикатором.

Думается, что будут весьма полезны некоторые сравнительно новые представления о силе влияния фактора. В конце 60-х гг. XX века прошла дискуссия по вопросу об оценке показателя силы влияния фактора η^2 при дисперсионном анализе, в которой участвовали Н.А. Плохинский, В.Ю. Урбах и Э.Х. Гинзбург, позднее интерес к этой проблеме проявился вновь (Плохинский, 1978; Розенберг, Долотовский, 1988; Розенберг и др., 1993). Сравнению подвергались в основном три показателя – квадрат корреляционного отношения Пирсона (**P**), рекомендованный для биологических исследований Н.А. Плохинским, показатель Миллса – Лукомского (**ML**), пропагандируемый В.Ю. Урбахом, и коэффициент Снедекора (**S**), отстаиваемый Э.Х. Гинзбургом. Аргументы за и против в этой дискуссии были подробно проанализированы (Розенберг, Долотовский, 1988).

Признавая состоятельность всех трех оценок силы влияния фактора в дисперсионном анализе, участники дискуссии стремились в большей степени доказать «нерботоспособность» противного подхода и часто «уходили» от ответов на вопрос о той или иной особенности «своего» показателя. Еще одной отличительной особенностью этой дискуссии было привлечение в качестве основного аргумента моделирования различных случайных дисперсионных комплексов на ЭВМ вместо попытки строгого аналитического анализа предлагаемых показателей.

Было доказано (Розенберг, Долотовский, 1988), что показатели Плохинского и Миллса – Лукомского полностью эквивалентны, так как оказываются связанными линейной зависимостью – их различие состоит только в границах изменений: P меняется от 0 до +1, а ML – от $-(r-1)/(N-r)$ также до +1. Отсюда следует, что показатель ML неизбежно должен давать отрицательные значения в тех случаях, когда $P < (r-1)/(N-r)$. Иными словами, показатель ML полностью дублирует P ; границы изменения последнего от 0 до +1 делают его предпочтительнее в силу удобства. Преимуществом показателя S является разработанная Э.Х. Гинзбургом оптимальная схема планирования структуры дисперсионного комплекса. При малых n величина и достоверность показателей существенно зависят от структуры исследуемого материала, что обуславливает необходимость вообще осторожно использовать любые биометрические методы; для больших n все показатели практически близки.

При расчете силы влияния фактора необходимо учитывать следующий факт. В эксперименте, как справедливо подчеркивает В.И. Василевич (1969, с. 8), трудно добиться «...изменения одного фактора при постоянстве других». Таким образом, более корректным представляется использование 2-, 3-факторных и т.д. комплексов, которые построить на практике довольно сложно. Поэтому некоторые авторы при оценке $P = \eta^2$ прибегают к ряду эвристических процедур. Один из способов состоит в сглаживании влияния неконтролируемых факторов на изучаемый фактор (Розенберг, 1984; Розенберг и др. 1993; Биоиндикация: теория..., 1994).

Пусть нам задан однофакторный равномерный дисперсионный комплекс для количественных признаков. Количество градаций одного комплекса равно r , а число наблюдений в каждой градации – n . Анализ дисперсионного комплекса начинается с рассмотрения ряда частных средних для каждой градации фактора:

$$\bar{X}_j = (\sum X_{ij}) / n,$$

где X_{ij} – значение исследуемого признака при i -м наблюдении в j -й градации ($j = 1, r$).

Ряд частных средних может быть задан линией регрессии. Следует отметить, что «течение» эмпирической линии регрессии почти никогда не бывает плавным, так как большое влияние на изменение частных средних оказывают всевозможные «шумы», в роли которых выступают как случайные (неучтенные) факторы, так и тесно скоррелированные с изучаемым. Таким образом, кривые встречаемости признака в зависимости от изучаемого фактора оказываются многовершинными.

Наблюдаемая многовершинность противоречит представлениям о существовании только одного экологического оптимума распределения ви-

да по градиенту среды (см., например, Уиттекер, 1980) и резко завышает значение силы влияния фактора \mathbf{P} за счет увеличения дисперсии, объясняющей влияние фактора (C_x). Наличие многовершинности для кривой встречаемости признака можно объяснить двумя причинами: либо большим числом градаций фактора, либо большой степенью зависимости изучаемого фактора от неучтенных показателей. Замечу, что это понимал и П. Грейг-Смит (1967, с. 182): «С этой трудностью (*распределение значений фактора среды для всей совокупности описаний значительно отличается от нормального.* – Г.Р.) пришлось бы столкнуться, если бы кривая значений фактора имела бы два отчетливо выраженных максимума, что указывало бы на возможное наличие в выборке образцов из двух совершенно разных местообитаний».

В первом случае путем укрупнения градаций фактора можно добиться одновершинной кривой частных средних (действительно, для двух градаций фактора кривая частных средних всегда будет одновершинной, а для трех – в восьми случаях из девяти). Однако слишком крупные градации фактора не позволяют вскрыть его «тонкое» влияние, тем самым огрубляя и заметно понижая значение \mathbf{P} и соответственно снижая общую эффективность дисперсионного анализа. На рис. 1 показана некоторая теоретическая модель зависимости частных средних от изучаемого фактора, разбитого на шесть градаций. Если теперь представить, что фактор разбит на две градации, то нетрудно убедиться, что для этого случая значения частных средних совпадут с общей средней и, следовательно, $C_x = 0$, а отсюда и $\mathbf{P} = 0$, что заведомо неверно.

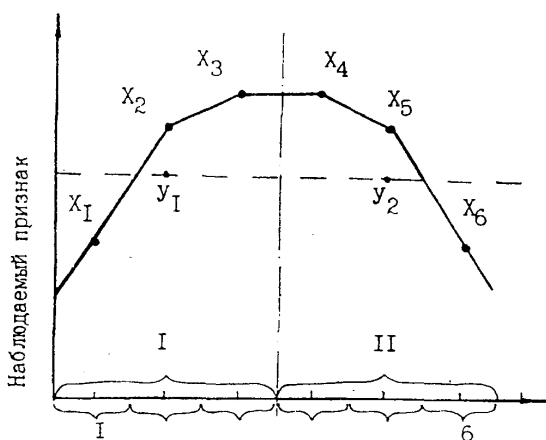


Рис. 1. Теоретическая модель зависимости частных средних от изучаемого фактора

В случае зависимости изучаемого фактора от других, применяя схему многофакторного дисперсионного анализа, можно представить общую дисперсию как сумму дисперсий, вызванных воздействием отдельных составляющих и их сочетаний. Однако если эксперимент не планировался для многофакторного дисперсионного анализа, то отсутствуют исходные данные для построения дисперсионного комплекса и, следовательно, отсутствует возможность воспользоваться результатами этого анализа.

Одним из простейших методов, позволяющих элиминировать случайные колебания эмпирической линии регрессии, вскрыть зависимость признака от изучаемого фактора, так сказать, в чистом виде и получить более плавную и одновершинную теоретическую кривую, является метод выравнивания способом скользящей средней. Будем определять средние после выравнивания по следующим формулам:

$$\overline{\overline{X}}(i) = [\overline{X}(i-1) + \overline{X}(i) + \overline{X}(i+1)]/3$$

для всех $1 < i < r$; крайние значения ряда выравненных частных средних определим следующим образом:

$$\overline{\overline{X}}(1) = [2\overline{X}(1) + \overline{X}(2)]/3 \quad \text{и} \quad \overline{\overline{X}}(r) = [\overline{X}(r-1) + 2\overline{X}(r)]/3 ,$$

где $\overline{X}(i)$ – частные средние исходного дисперсионного комплекса, $\overline{\overline{X}}(i)$ – выравненные значения частных средних.

Изучаемый фактор

Эти же данные можно представить как некоторый новый теоретический однофакторный дисперсионный комплекс, где в качестве наблюдений, соответствующих i -й градации фактора, выступают частные средние исходного комплекса (по три значения, приведенных выше, для каждой градации). Легко убедиться, что общие средние исходного и теоретического дисперсионного комплексов равны между собой. Из этого факта легко получается следующая зависимость между дисперсиями:

$$C_x = n\overline{C}_y / 3 ,$$

где \overline{C}_y – общая дисперсия теоретического комплекса. После преобразований общая дисперсия исходного комплекса C_y представляется в следующем виде (зависимость между дисперсиями для безграничных связанных рядов в общем случае получена Е.Е. Слуцким, 1927):

$$C_y = n\overline{C}_x / 3 + \overline{C}_z ,$$

где $n\bar{C}_x/3$ и \bar{C}_z – это соответственно дисперсии, связанные с влиянием изучаемого фактора после выравнивания ряда частных средних и воздействием случайных и неучтенных факторов. Тогда сила влияния фактора после выравнивания определяется по следующей формуле:

$$P = \eta_x^2 = t C_x / C_y,$$

где t – коэффициент, прямо пропорциональный числу наблюдений в каждой градации комплекса, являющегося исходным для выравнивания (n), и обратно пропорциональный количеству частных средних, по которым производится выравнивание (для данного частного случая $t = n/3$).

Выравнивание способом скользящей средней можно повторять многократно. Последним следует считать тот шаг h , после которого кривая частных средних по градиентам фактора становится достоверно одновершинной, что проверяется сравнением средних по критерию Стьюдента. При количестве выравниваний $h > 1$ значение $t = 1$, так как исходным для получения теоретического комплекса h является комплекс $(h - 1)$, для которого число наблюдений в каждой градации равно количеству частных средних, по которым проводится выравнивание.

Получение на практике равномерных комплексов возможно лишь в немногих случаях, когда градации фактора можно спланировать до проведения эксперимента (например, пространственные градиенты). Для количественных неравномерных комплексов (чаще всего это эоклины) значительно усложняется процесс нахождения коэффициента t , так как он является функцией от числа наблюдений. В качестве оценки величины t можно использовать среднее значение числа наблюдений в каждой градации фактора.

В качестве примера процедуры выравнивания рассмотрим распределение проективного покрытия *Puccinellia tenuiflora* и *Plantago canescens* в зависимости от засоления (Намский район Якутии; Бурцева, 1978, с. 145–149). Реальное распределение этих видов имеет двухвершинный характер с «провалом» в классах засоленности 2,5–3 и 2–2,5 соответственно. После процедуры однократного выравнивания были получены результаты, представленные в табл. 3.

Таблица 3. Сравнение силы влияния фактора засоления на распределение двух видов солончаковых лугов Средней Лены до и после выравнивания

Вид	До выравнивания		После выравнивания	
	Сила влияния (η^2)	Достоверность	Сила влияния (η^2)	Достоверность
<i>Puccinellia tenuiflora</i>	0,40	46,7	0,17	14,3
<i>Plantago canescens</i>	0,25	23,2	0,08	6,1

Таким образом, после выравнивания влияние фактора засоленности заметно снизилось (в 2–3 раза), хотя и осталось достоверным. Это делает более объективным наши представления о характере связи этих видов с данным фактором.

Изложенный выше метод позволяет, минуя схему многофакторного анализа, извлечь более объективную информацию о влиянии одного фактора на изучаемый признак. Однако следует отметить, что данный алгоритм является приближенным и может использоваться только тогда, когда по каким-либо причинам невозможно построение многофакторных комплексов. Таким образом, *при планировании того или иного эксперимента исследователь должен не только иметь рабочую гипотезу, но и четко представлять тот математический метод, с помощью которого он будет подтверждать или опровергать ее.* Если условия корректности эксперимента, напрямую или косвенно содержащиеся в любом математическом методе, соблюдены, то и использование данного метода можно считать обоснованным.

Из «свежих» работ по прямому градиентному анализу остановлюсь на монографии С.И. Мироновой (2000). Основные ее результаты количественной обработки сосредоточены в главе «Ординационный анализ техногенной растительности», которая может быть названа «Увертюрой к однофакторному прямому градиентному анализу», континуум изменений растительности развернут в хроноклины, которые проанализированы в традиционных подходах школы уфимских фитоценологов (построение графиков распределения проективного покрытия видов во времени, определение средневзвешенной и силы влияния фактора времени на распределение видов). При этом анализ проведен для отвалов Западной и Южной Якутии по пяти группам видов («сквозного» распространения, тяготеющих к ранним, средним и более поздним стадиям сукцессии, имеющим двухвершинное распределение, т.е. находящихся под существенным влиянием не только фактора времени); кроме того, различался верхний (поверхность и склоны отвалов) и нижний уровни («пазухи» и берега искусственных водоемов). Теперь становится ясным, почему данный однофакторный анализ хроноклинов можно назвать лишь «увертюрой» – если бы С.И. Миронова довела обработку до конца (а фактически материал предполагает трехфакторную схему градиентного анализа: сукцессионное время, запад–юг, верх–низ), то можно было бы с полным правом назвать эту главу «Гимном прямому градиентному анализу». Правда, в последнем разделе главы С.И. Миронова предпринимает попытку качественного сравнения хроноклинов разных вариантов и приходит к ряду интересных выводов (закономерное изменение фитосоциологического спектра по пяти классам сообществ, снижение гамма-разнообразия низких ме-

стообитаний за счет выпадения неустойчивых луговых видов, различная роль в ходе сукцессии злаковых и бобовых компонент техногенных экосистем, наконец, контрастность видового состава разных этапов сукцессии, оцененная по степени сходства).

Распознавание образов как метод биоиндикации

С позиций П. Грейг-Смита (1967, с. 174; перебор использования качественных и количественных данных о растительности и среде) методы распознавания образов (см., Миркин, Розенберг, 1978; Розенберг, 1984, 1994, 1998) следует отнести к методам, которые используют качественные данные о среде (или «балльно-количественные») и качественные (или количественные) данные о растительности. Отличие от прямого градиентного анализа состоит в том, что биоиндикация методами распознавания осуществляется не по видам-индикаторам, а по растительным сообществам в целом.

Распознавание образов (обучение с «учителем») базируется на сочетании человека и ЭВМ. В этом случае задача распознавания решается в два этапа: первый – нахождение признаков-видов, характеризующих принадлежность описания-сообщества к классу среды, указанному «учителем» (в принципе эту задачу решает прямой градиентный анализ), второй этап – построение решающего правила для такого разбиения градиента среды на классы, чтобы качество распознавания было наилучшим (рекомендуется использовать правило близости и дихотомическое деление градиента исследуемого фактора; см. Миркин, Розенберг, 1978, с. 179–180). На этом этапе (рис. 2) экзаменационный объект (С) относится к одной из двух частей градиента (F или G); в определении принадлежности объекта к классам первого порядка участвуют I(A) и V(B) классы обучения. Координаты точки D определяются по классической теореме Пифагора:

$$AD = (AB^2 - CB^2 + AC^2) / (2 AB) .$$

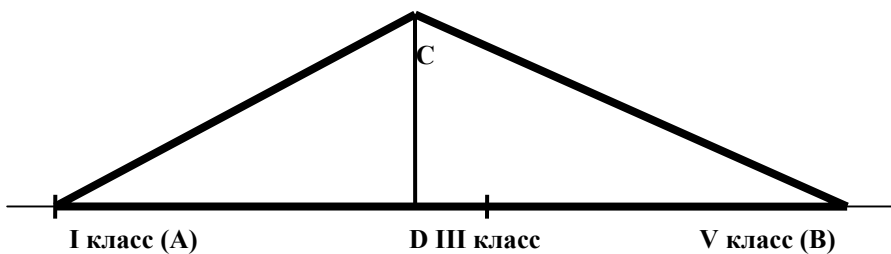


Рис. 2. Схема реализации правила близости

После того как объект отнесен к одной из частей градиента (на рис. 2 – к классу I), происходит новое разбиение на классы второго порядка (в данном случае – между классами I и III; при этом в качестве обучающих объектов участвуют классы I(A) и III(B); объект ближе к III классу). В принципе путем увеличения числа обучающих классов можно добиться сколь угодно мелкого разбиения градиента фактора; однако с биологической точки зрения вряд ли целесообразно делать более трех итераций (разбиение на $2^3 = 8$ классов; естественно, необходимо учитывать протяженность оцениваемого градиента и амплитуды распределения видов-индикаторов). По «обучающей» последовательности, следует провести укрупнение полученных классов с тем, чтобы вероятность правильного распознавания в целом (средняя вероятность правильного распознавания) была как можно выше (например, более 0,7). В табл. 4 приведены некоторые результаты распознавания условий среды по растительности (Миркин, Розенберг, 1978; Бурцева и др., 1978).

Таблица 4. Результаты распознавания условий среды по растительности

Объект	Фактор	Число достоверно распознаваемых градаций	Объем каждого из пяти классов обучения (число описаний)	Средняя относительная частота правильного распознавания
Солончаковатые луга Башкирского Предуралья	Засоление почвы	3	15	0,726
Солончаковатые луга Башкирского Зауралья	Засоление почвы	4	12	0,724
Солончаковатые луга поймы р. Лены	Засоление почвы	2	15	0,705
Горные луговые степи Северо-Восточного Хангая (МНР)	Гумусированность	3	12	0,795
	Скелетность	2	12	0,793
	Кислотность (рН)	3	15	0,731

Например, для солончаковатых лугов поймы р. Лены (Бурцева и др., 1978) с вероятностью выше 0,7 по растительности было определено две градации засоления (менее 1,2% плотного остатка и более). При этом малое число распознаваемых градаций в условиях солончаковатых лугов Якутии представляется интересным экологическим феноменом (эколого-фитоценотический диапазон выборки, полученной на лугах Намского района Якутии, укорочен в силу злостности сульфатно-хлоридного засоления, адаптации растений к солончаковатости почвы (растительность лугов поймы Средней Лены представлена солестойкими экотипами даже тех видов, которые принято считать гликофитами), резкой переменностью климата Якутии, что ведет к переменности режима засоления).

Методы самоорганизующегося и эволюционного моделирования

Классический регрессионный анализ (см., Шитиков и др., 2005) как эмпирико-статистический метод индикации с развитием кибернетических подходов претерпел заметные изменения. В математической кибернетике различают два вида итеративных процессов развития систем (Ивахненко и др., 1976):

- *адаптация*, при которой экстремум (цель движения системы) остается постоянной;
- *эволюция*, при которой движение сопровождается изменением положения экстремума.

Самоорганизация связана только с адаптационными механизмами подстройки реакций системы (например, изменением значений весовых коэффициентов). Под термином «самоорганизация» понимается «процесс самопроизвольного (спонтанного) увеличения порядка или организации в системе, состоящей из многих элементов, происходящий под действием внешней среды» (Ивахненко и др., 1976, с. 28).

Основы самоорганизации были предметом исследования многих выдающихся ученых: Дж. фон Неймана, Н. Винера, У.Р. Эшби и др.; большой вклад в развитие этого направления внесли работы украинских кибернетиков под руководством А.Г. Ивахненко (1975, 1982 и др.), разработавших целый класс адаптивных самоорганизующихся моделей (англ. *self-organization models*), который можно было бы назвать «интеллектуальным обобщением» эмпирико-статистических методов.

Можно отметить следующие принципы самоорганизации математических моделей (Ивахненко, 1975, 1982):

- принцип *неокончателных решений* (предложен Д. Габором и заключается в необходимости сохранения достаточной «свободы выбора» нескольких лучших решений на каждом шаге самоорганизации);
- принцип *внешнего дополнения* (базируется на теореме К. Гёделя и заключается в том, что только внешние критерии, основанные на новой информации, позволяют синтезировать истинную модель объекта, скрытую в зашумленных экспериментальных данных);
- принцип *массовой селекции* (предложен А.Г. Ивахненко и указывает наиболее целесообразный путь постепенного усложнения самоорганизующейся модели с тем, чтобы критерий ее качества проходил через свой минимум).

Для возникновения самоорганизации необходимо иметь исходную структуру, механизм случайных ее мутаций и критерии отбора, благодаря которому мутация оценивается с точки зрения полезности для улучшения качества системы. Таким образом, исследователь задает только *исходную*

организацию, список переменных, критерии качества, формализующие цель оптимизации, и *правила*, по которым модель может изменяться (самоорганизовываться или эволюционировать). Причем сама модель может принадлежать самым различным типам: линейная или нелинейная регрессия, набор логических правил или любая другая модель.

Самым традиционным алгоритмом создания самоорганизующихся моделей является *метод группового учета аргументов (МГУА)*.

Принцип массовой селекции, используемый в алгоритмах МГУА, как и многие другие идеи кибернетики, заимствует действующие природные механизмы и схематически повторяет методы селекции растений или животных. Так называемое полное описание объекта $Y = f(x_1, x_2, x_3, \dots, x_m)$ заменяется несколькими рядами «частных» описаний:

- 1-й ряд селекции: $y_1 = \varphi(x_1, x_2), y_2 = \varphi(x_1, x_3), \dots, y_s = \varphi(x_{m-1}, x_m)$;

- 2-й ряд селекции: $z_1 = \varphi(y_1, y_2), z_2 = \varphi(y_1, y_3), \dots, z_p = \varphi(y_{s-1}, y_s)$, где $s = C_n^2$, $p = C_s^2$ и т.д.

Входные аргументы и промежуточные переменные сопрягаются парно, и сложность комбинаций на каждом ряду обработки информации возрастает (как при массовой селекции), пока не будет получена единственная модель оптимальной сложности. Поскольку каждое частное описание является функцией только двух аргументов, его коэффициенты легко определить по данным обучающей последовательности.

Из ряда в ряд селекции «пропускается» только некоторое количество самых регулярных переменных, степень регулярности которых оценивается по специальным критериям (см.: Розенберг и др., 1994). Ряды селекции наращиваются до тех пор, пока регулярность повышается. Как только достигнут минимум ошибки, селекцию во избежание «инцухта» следует остановить. Практически рекомендуется остановить селекцию даже несколько раньше достижения полного минимума, как только ошибка начинает падать слишком медленно, это приводит к более простым и более достоверным уравнениям.

Самоорганизующиеся модели служат в основном для прогнозирования поведения и структуры экосистем, так как по самой логике их построения участие исследователя в этом процессе сведено к минимуму. Можно привести ряд конкретных примеров использования алгоритмов МГУА (ссылки на эти работы см.: Шитиков и др., 2005): для долгосрочных прогнозов экологической системы оз. Байкал, системы «хищник–жертва», прироста деревьев, прогнозирования токсикологических показателей поллютантов, оценки динамики численности сообществ зооплankтона и др.

Эволюционное моделирование (Фогель и др., 1969; Букатова, 1979; Букатова и др., 1991) представляет собой существенно более универсальный способ построения прогнозов макросостояний системы в условиях, когда полностью отсутствует апостериорная информация, а априорные данные задают лишь предысторию этих состояний. Общая схема алгоритма эволюции выглядит следующим образом:

- задается исходная организация системы (в эволюционном моделировании в этом качестве может фигурировать, например, конечный детерминированный автомат Мили; см.: Букатова, 1979);
- проводят случайные «мутации», то есть изменяют случайным образом текущий конечный автомат;
- отбирают для дальнейшего развития ту организацию (тот автомат), которая является лучшей в смысле некоторого критерия, например, максимальной точности предсказания последовательности значений макросостояний экосистемы.

Критерий качества модели в этом случае мало чем отличается, например, от минимума среднеквадратической ошибки на обучающей последовательности метода наименьших квадратов (со всеми вытекающими отсюда недостатками). Однако в отличие от *адаптации* (самоорганизации) в *эволюционном моделировании* структура решающего устройства мало меняется при переходе от одной мутации к другой, то есть не происходит перераспределение вероятностей, которые бы закрепляли мутации, приведшие к успеху на предыдущем шаге. Поиск оптимальной структуры происходит в большей степени случайным и нецеленаправленным образом, что затягивает процесс поиска, но обеспечивает наилучшее приспособление к конкретным изменяющимся условиям.

Наконец отмечу дальнейшее развитие методов эволюционного моделирования, нашедшее свое выражение в разработке моделей временных рядов экологических переменных с использованием трехэтапного эволюционного предсказывающего алгоритма (Розенберг и др., 1994) и автоматов Мили для многосимвольных целочисленных временных рядов (Морозов, 2000).

Собственно в экологии растений и растительности методы самоорганизации используются сравнительно редко (апробированы в основном мной на различных объектах; см. Розенберг, 1984), чему есть вполне объективное объяснение: для эффективности этих подходов требуются сравнительно большие временные (экологические) ряды. В частности, представляет интерес сравнение результатов описания и прогнозирования урожайности аласных сенокосов Якутии по гидрометеорологическим данным (Кононов, Розенберг, 1981; Розенберг, 1984, с. 68–70 и 159–160) с помощью классической линейной регрессии и МГУА. Для построения

прогнозирующих моделей была взята средняя хозяйственная урожайность аласов (Y , в ц/га) для Чурапчинского района Якутии и 13 гидрометеорологических параметров (X_i , $i=1,13$) с 1941 по 1975 г. Вся исходная информация была разделена на две части: обучающую (до 1953 г.) и экзаменационную последовательности. В табл. 5 (см. также: Розенберг, 1984, с. 159) приведены средние относительные ошибки прогнозирования урожайности разными методами. При этом был получен весьма удовлетворительный прогноз по МГУА (ошибка – 15% при прогнозировании на 5 лет и 20% – на 10 и 20 лет) и определены наиболее важные для прогнозирования гидрометеорологические факторы – ими оказались суммы осадков за июнь, июль и весь теплый период, суммы температур от 0 до 5°C и абсолютный минимум температуры за июнь.

Таблица 5. Средние относительные ошибки прогноза (в%) урожайности аласных сенокосов по гидрометеорологическим факторам

Модель	Прогноз по «обучению»	«Экзамен»		
		Прогноз на 5 лет	Прогноз на 10 лет	Прогноз на 20 лет
Классический регрессионный анализ (линейная модель)	9,2	27,6	54,9	222,0
МГУА	10,0	14,6	18,1	20,0

Естественно, подтверждение работоспособности модели, построенной по МГУА, требует специальных дополнительных исследований на сроки после 1975 г. К сожалению, такой работы не проводилось, но мне удалось воспользоваться результатами близких исследований Е.И. Бурцевой (Бурцева, 2000; Бурцева, Десяткина, 2000) по геоэкологическим аспектам развития регионов Крайнего Севера. По данным на 1995 г. (прогноз по рекуррентной модели, представленной в работе Розенберга (1984, с. 160), различия прогнозируемой и реальной урожайности составляли 16,4% от последней, что следует признать вполне удовлетворительным результатом. Если дополнить ряды наблюдений (например, с 1941 по 1995 г.) и увеличить обучающую последовательность (с 13 до 20–25 лет), то, возможно, удастся улучшить и качество прогнозирующей модели.

6. Растительные сообщества. I. Описание и сравнение

«Сравнение сообществ только по составу имеющихся видов без какого-либо указания на обилие – грубое и нечувствительное средство их характеристик» (Грейг-Смит, 1967, с. 203).

На саммите ООН в Жанейро (1992 г.) биоразнообразие было определено как «вариабельность живых организмов из всех источников, включающих

inter alia (лат. *среди прочих*) наземные, морские и прочие водные экосистемы и экологические комплексы, частью которых они являются: это включает разнообразие в пределах вида, разнообразие видов и разнообразие экосистем». Это официальное определение с точки зрения буквы закона, поскольку вошло в Конвенцию ООН по вопросам биоразнообразия (статья 2).

П. Грейг-Смит практически не обсуждает проблем количественного измерения биоразнообразия, более того, само понятие «биоразнообразия» (в контексте *показатель биоразнообразия*) используется им всего два раза: при обсуждении способа измерения отклонения от случайного распределения с применением индекса Симпсона (с. 108) и при описании соотношения между числом видов и числом особей с применением индекса Уильямса (с. 205–206, 232). Именно в изучении биологического разнообразия как теоретических проблем (прежде всего работы Р. Уиттекера), так и методических (наверное, самым интересным и «модным» является фрактальный подход к изучению видовой структуры сообществ) за последние 50 лет достигнуты наибольшие успехи, в том числе и в фитоценологии.

Исследование фрактальных структур – одно из молодых, но очень быстро развивающихся направлений современной математики. Фундаментальные и естественнонаучные приложения фрактальной геометрии впервые нашли отражение в трудах Бенуа Мандельброта (Mandelbrot, 1975). Широкое проникновение идей фрактальной геометрии в биологические дисциплины позволило поставить вопрос о фрактальной структуре одного из ключевых объектов исследования современной экологии – биотического сообщества (Маргалев, 1992; Пузаченко Ю., Пузаченко А., 1996; Азовский, Чертопруд, 1997; Пузаченко, 1997; Harte et al., 1999; Иудин и др., 2003; Iudin, Gelashvily, 2003; Гелашвили и др., 2004 и др.).

«Фракталы вокруг нас повсюду, и в очертаниях гор, и в извилистой линии морского берега. Некоторые из фракталов непрерывно меняются, подобно движущимся облакам или мерцающему пламени, в то время как другие, подобно деревьям или нашим сосудистым системам, сохраняют структуру, приобретенную в процессе эволюции» – из книги Х.О. Пайгена и П.Х. Рихтера (1993, с. 7). Вот еще одна цитата из работы В.Н. Беклемишева (1964, с. 37): «... живой организм (*и экосистема*. – Г.Р.) не обладает постоянством материала – форма его подобна форме пламени, образованного потоком быстро несущихся раскаленных частиц; частицы сменяются, форма остается». Иными словами, подобно мольеровскому Журдену, экологи давно говорят прозой (о фракталах), не догадываясь об этом...

Родоначальник теории фракталов Б. Мандельброт предложил такое определение фрактала: «Фракталом называется структура, состоящая из частей, которые в каком-то смысле подобны целому» (цит. по: Федер, 1991, с. 9). Однако строгого и полного определения фракталов пока не существует.

Не останавливаясь на достаточно строгом математическом описании фракталов, мультифракталов, фрактальных размерностей и пр.⁴, постараюсь дать «концептуальную составляющую» этих представлений.

Итак, диагностические признаки фрактального объекта:

- **самоподобие** – возможность воспроизвести объект путем увеличения какой-либо его части;
- **степенная зависимость** числа структурных элементов от масштаба, поскольку математическим выражением самоподобия являются степенные законы – $f(x) = cx^a$;
- **масштабная инвариантность** (скейлинг; англ. – *scaling*) – возможность воспроизводить объект при изменении масштабов;
- **строгое отличие** фрактальной размерности (α), которая может быть как целочисленной, так и дробной, от топологической.

Степенные законы, описывающие зависимость видового богатства (S) от «выборочного усилия», выраженного через площадь обследованной территории (A ; species-area relationship, SAR) или объем выборки (N) были предметом многочисленных исследований (назову лишь несколько имен ботаников: Hewett Cottrell Watson, 1804–1881; Paul Jaccard, 1868–1944; Alvar Palmgren, 1880–1960; Olof Wilhelm Arrhenius, 1896–1977; Henry Allan Gleason, 1882–1975 и др.) и нашли свое логическое завершение в рамках *равновесной теории островной биогеографии* (MacArthur, Wilson, 1967).

Ю. Одум (1975, с. 196–197), обсуждая проблему определения видового богатства, указывает: «Графический анализ имеет два преимущества перед показателями: 1) сглаживается влияние различий в величине проб; 2) не делается никаких специальных предположений о характере математической зависимости. Однако, подобрав уравнения для таких кривых, можно помочь выяснить, какими математическими «законами» определяется зависимость между S и N ».

Р. Маргалеф (1992, с. 143), отстаивая использование показателей-индексов, писал: «...зависимость между S и N можно выразить следующим образом:

$S = N^0$	$S = N^k$	$S = N^1$
хемостат	обычная экосистема	музейная экспозиция

Степень k – прекрасный индекс разнообразия. Он находится в пределах между 0 и 1. Он не характеризует детали, но может выражать *фрактальную самоорганизацию внутри системы*» (выделено мной. – Г.Р.).

⁴ Только от перечисления математических терминов (размерность Хаусдорфа-Безиковича, обобщенные размерности Реньи, преобразование Лежандра, индекс сингулярности и пр.) дух захватывает...

Степенная зависимость в ортогональных координатах натуральных значений S и N легко преобразуется в линейную в билогарифмических координатах $\ln S = k \cdot \ln N$, где $k = \ln S / \ln N$, $0 \leq k \leq 1$ имеет смысл *индекса видового разнообразия Маргалефа*. Это выражение показывает, что видовая структура сообщества (в данном случае видовое богатство) инвариантна относительно преобразования его численности. Величину k можно трактовать как соответствующую фрактальную размерность: число элементов видовой структуры (число видов сообщества) меняется по степенному закону с показателем k при увеличении размеров системы, то есть с ростом численности сообщества.

Однако, как и любая фрактальная размерность, индекс $k = \ln S / \ln N$ не дает исчерпывающего количественного представления о видовой структуре биотического сообщества: формула Маргалефа констатирует лишь сам факт наличия вида в выборке, но не содержит, например, сведений о распределении видов по численности или о степени их доминирования. Наиболее общее описание внутреннего устройства самоподобных объектов позволяет дать *теория мультифракталов*, характеризующих бесконечной иерархией размерностей (Федер, 1991; что-то вроде соотношения *средней и средневзвешенной*). **Именно мультифрактальный спектр дает нам возможность представить обобщенный геометрический образ видовой структуры сообщества.** Для каждого сообщества можно рассчитать некоторые параметры мультифрактальной структуры, которые называются «индекс сингулярности» a и неотрицательная функция $f(a)$ – «спектр сингулярностей». В работе В.Н. Якимова (2007) построены мультифрактальные спектры для пяти гипотетических сообществ (А – Е; см. рис. 3).

Дадим биологическую интерпретацию различным частям мультифрактального спектра. При данном подходе сообщество рассматривается как множество, состоящее из отдельных фрактальных подмножеств, которые можно интерпретировать как **совокупности особей, относящихся к видам со сходной представленностью**. Так, например, можно выделить подмножество доминирующих видов, подмножество субдоминантов и т.д. Для таких подмножеств можно вычислить фрактальную размерность, которая и будет характеризовать **видовое разнообразие**. Именно такой смысл имеет **ордината** точек на графике мультифрактального спектра. **Абсцисса** характеризует представленность (долю) видов того или иного подмножества. Ее также можно интерпретировать как **скорость убывания доли вида** (типичного представителя данного подмножества) при росте объема выборки.

Наличие на графике спектра точек, лежащих по оси «а» близко к **нулю**, означает присутствие в сообществе **сильных доминантов** (чем меньше абсцисса точек, тем сильнее доминирование); наличие же точек, лежащих близко к **единице**, означает присутствие в сообществе **редких видов**. Таким образом, **ширину спектра** можно интерпретировать как

показатель выравненности видов в сообществе: **чем шире спектр, тем меньше выравненность, и наоборот**. Крайним вариантом выравненности является равнопредставленность видов; при этом весь спектр «схлопывается» в единственную точку.

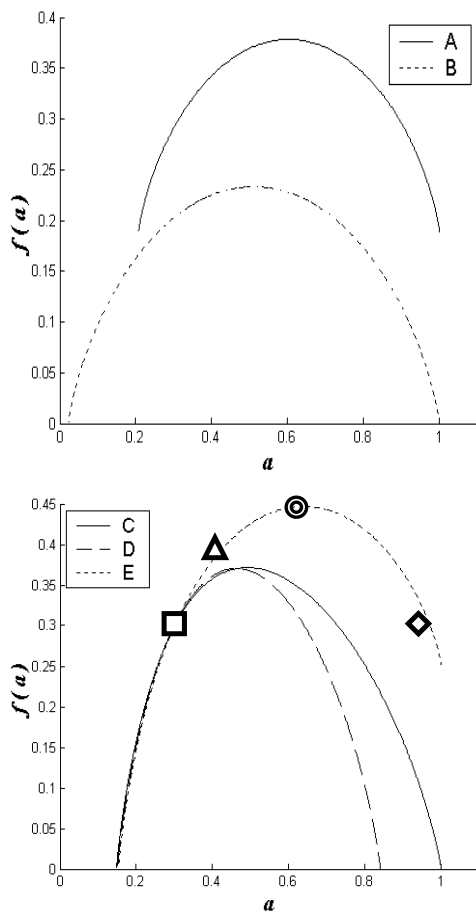


Рис. 3. Мультифрактальные спектры пяти гипотетических сообществ:
 A = (100 ; 100; 100; 10; 10; 10; 1; 1; 1), B = (100; 10; 1) C = (40; 15; 10; 10; 1),
 D = (40; 15; 10; 10; 2), E = (40; 15; 10; 10; 1; 1; 1)

- ⊙ – индекс Маргалефа; Δ – коэффициент Шеннона – Уивера;
- – индекс Симпсона; ◇ – представленность редких видов

Очень интересной особенностью мультифрактального спектра является тот факт, что практически все известные индексы разнообразия «находят» на нем место. Иными словами, когда мы определяем какой-либо из индексов, мы получаем только точку на графике, которая не позволяет дать интерпретацию структуры сообщества в целом. Прежде всего **именно в этом и есть преимущество фрактального подхода к описанию структуры биологического сообщества.**

Еще одной важной особенностью мультифрактального подхода к анализу структуры сообществ является возможность «единообразного» представления целого спектра индексов разнообразия. Введем моменты распределения особей по видам и выясним характер их асимптотического поведения при увеличении численности N :

$$M_q = \sum_{i=1}^S p_i^q \sim N^{\tau(q)},$$

где $-\infty \leq q \leq +\infty$ – называется *порядком момента*, а показатель $\tau(q)$ характеризует скорость изменения соответствующего момента при увеличении размера выборки. Тогда обобщенная размерность Реньи (D_q) имеет вид:

$$D_q = \lim_{N \rightarrow \infty} \left\{ \frac{1}{1-q} \frac{\ln M_q}{\ln N} \right\} = \frac{\tau(q)}{1-q}.$$

На практике величины D_q можно оценить, используя несколько различающихся значений N , по более простой формуле:

	$D_q = \frac{1}{1-q} \frac{\ln M_q}{\ln N}$	Обобщенная размерность Реньи	Alfréd Rényi (1921–1970)
$q = 0$	$D_0 = \frac{\ln S}{\ln N} = k$	k – индекс Маргалефа	Ramon Margalef (1919–2004)
$q = 0,5$	$D_{1/2} = \frac{\ln \mu}{\ln N}$ или $\mu = N^{D_{1/2}}$	μ – индекс Животовского	Лев Анатольевич Животовский (г.р. 1942)
$q = 1$	$D_1 = \frac{-\sum_{i=1}^S p_i \ln p_i}{\ln N} = \frac{H}{\ln N}$	H – индекс Шеннона – Уивера	Claude Elwood Shannon (1916–2001) Warren Weaver (1894–1978)
$q = 2$	$D_2 = -\frac{\ln \sum_{i=1}^S p_i^2}{\ln N} = -\overline{\ln C}$	C – индекс Симпсона – Джини	Edward Hugh Simpson (г.р. 1927) Corrado Gini (1884–1965)

Теперь приведу несколько геоботанических примеров.

Дж. Грин с соавторами (Green et al., 2003) исследовал участок растительности в калифорнийском заповеднике на серпентинной почве. Это бедные по составу почвы (в анализ было включено более 37 тыс. отдельных растений 24 видов), поэтому там практически отсутствуют корневищные травы, что позволяет четко идентифицировать отдельные особи. Самыми обильными были *Vulpia microstachys* (10792 особи), *Bromus madritensis* (6990), *Allium serra* (5989). Участок 8x8 м был разбит на 256 квадратов (16x16, по 0,25м²), в каждом из которых была определена численность каждого вида. Такая схема сбора материала максимально соответствует возможности верификации фрактальных гипотез. Анализ показал, что в исследованном сообществе в конкретном диапазоне масштабов (0,5–8 м) видовое богатство распределено фрактально (SAR имеет классический степенной вид), большая же часть видов фрактального распределения не имеет.

Б. Босют и М. Херми (Bossuyt, Hermy, 2004) представили данные об организации растительности прибрежных дюнных сообществ побережья Бельгии и северной Франции. Схема сбора материала в значительной степени аналогична схеме Дж. Грина с соавторами. Было заложено 14 участков размером 2x2 м, каждый из которых разбит на 64 квадрата (8x8 по 0,0625 м²). Общий результат также аналогичен: распределение отдельных видов отличается от фрактального, при этом сообщество в целом фрактальной структурой обладает.

Еще одно исследование (Laurie, Perrier, 2006) было направлено на изучение мультифрактальной структуры зависимости видового богатства видов семейства Proteaceae (протейные) во флористической области мыса Доброй Надежды (Южная Африка; эта область характеризуется самым высоким процентом эндемиков) от площади (SAR-анализ).

Группа ученых из Канады и Китая (Zhang et al., 2006) также провели исследование пространственной структуры лесных сообществ горы Донглишан (западный Тянь-Шань). Сбор материала проводился по методике, специально разработанной для последующего осуществления мультифрактального анализа: на 10 западных склонах были заложены трансекты шириной 10 м от основания к вершине, трансекты были разбиты на квадраты 10x10 м, в каждом квадрате проведен количественный учет растений древесного, кустарникового яруса, а также травостоя. В результате анализа авторы построили спектры обобщенных размерностей для трех рассмотренных ярусов. Никакой акцентированной интерпретации этих спектров авторы не дают, оставляя эту задачу как одно из направлений будущих исследований. Среди особенностей этой работы отметим также, что обобщенные размерности здесь определялись как наклон графиков

информации Реньи (I_q) от площади. Такая модификация общей схемы анализа не имеет принципиального значения.

7. Растительные сообщества. II. Классификация и ординация

Выделение однородных групп (автоматическая классификация)

«Классификация состоит в объединении насаждений в классы, члены каждого из которых имеют некоторое количество общих характеристик, благодаря чему они оказываются отграниченными от членов других классов. Классификация растительности – не новая область исследований, хотя до последнего времени она базировалась на данных, которые были в значительной степени субъективными» (Грейг-Смит, 1967, с. 233). «После того как тем или иным методом определено сходство каждой пары площадок, можно приступать к выполнению следующего этапа работы: выделению групп сходных описаний» (Василевич, 1969, с. 159).

Последний (из известных мне) обзор количественных методов классификации (Миркин, Розенберг, 1979) содержал чуть более 20 алгоритмов. За прошедшие 25 лет в этом направлении наметился заметный прогресс, что связано с «переходом на идеологию» обработки баз фитоценологических данных, таких как «Turbo (Veg)» (Hennekens, 1996); в 60–80-х гг. под эгидой Р. Уиттекера стало развиваться математическое обеспечение количественных ординационно-классификационных методов анализа растительности. Прежде всего это пакеты программ М. Хилла – TWINSPAN (**T**wo-way **I**ndicator **S**pecies **A**nalysis; Hill, 1979) и DECORANA (**D**etrended **C**orrespondence **A**nalysis); Hugh G. Gauch, Jr. (ORDIFLEX⁵, COMCLUS⁶; Gauch, 1977, 1982) и др.; имеются и отечественные разработки – «Фитоценолог» (Голуб и др., 1995) и др.

Методы анализа растительных континуумов (ординация)

«Ординация связана с концепцией растительности как континуума... При изучении ординации насаждений каждое из них стараются расположить в некоторой системе координат (образованной одной или большим числом осей) таким образом, чтобы иметь возможность получить максимальную информацию о его составе» (Грейг-Смит, 1967, с. 233). «За последние два десятилетия (во второй половине XX века – Г.Р.) в геоботани-

⁵ RDIFLEX – a flexible computer program for four ordination techniques: weighted averages, polar ordination, principal component analysis, and reciprocal averaging.

⁶ OMPCLUS – «composite clustering».

ке получил широкое распространение взгляд на растительность как не непрерывно варьирующую систему – континуум» (Василевич, 1969, с. 188).

Здесь я не буду вдаваться в теоретические основы становления континуальной парадигмы и отошлю читателя к монографии Б.М. Миркина и Л.Г. Наумовой (1998).

Практически весь список методов ординации – прямой градиентный анализ (о котором говорилось выше), композиционная (висконсинская) ординация, факторный анализ и пр., которые достаточно широко используются в фитоценологии. Для иллюстрации приведем пример композиционной ординации видов аласов Центральной Якутии по фактору увлажнения (Гоголева и др., 1987; см. табл. 6).

Среди многомерных методов ординации стабильным успехом, начиная со ставшей классической работы Д. Гудола (Goodall, 1954), пользуются методы факторного анализа, и в первую очередь метод главных компонент; работ такого плана – огромное количество.

Таблица 6. Обработка результатов композиционной ординации по фактору увлажнения (отобрано по два вида в каждую из экологических групп)

Виды	Средневзвешенное (балльное) значение фактора	Сила влияния (η^2)	Экологические группы
<i>Psathyrostachys juncea</i>	1,29	0,92	Ксерофиты
<i>Stipa krylovii</i>	2,97	0,87	
<i>Galium verus</i>	2,85	0,42	Мезоксерофиты
<i>Festuca lenensis</i>	4,30	0,65	
<i>Koeleria cristata</i>	5,58	0,13	Ксоромезофиты
<i>Agrostis trinitii</i>	6,61	0,57	
<i>Puccinellia tenuiflora</i>	5,90	0,68	Мезофиты
<i>Saussurea amara</i>	7,46	0,34	
<i>Alopecurus arundinaceus</i>	7,58	0,29	Гигромезофиты
<i>Caltha palustris</i>	8,89	0,12	
<i>Scirpus lacustris</i>	8,95	0,12	Мезогигрофиты
<i>Glyceria triflora</i>	9,71	0,30	
<i>Stellaria palustris</i>	9,93	0,47	Гигрофиты
<i>Phragmites australis</i>	10,30	0,17	

8. Количественный подход в геоботанике

«На современном этапе развития геоботаники, когда все более очевидной становится ценность количественного подхода, наблюдается тенденция либо применять количественные методы с чрезмерным увлечением, либо применять их к проблемам, к которым они не применимы вообще или по крайней мере в настоящее время... Важно сохранять чувство перспективы и учитывать, приведет ли трата времени на использование

количественных методов вместо качественных к соответствующему увеличению ценности получаемых результатов» (Грейг-Смит, 1967, с. 302).

«Есть две другие опасности, с которыми сталкиваются геоботаники, использующие количественные методы: 1) настолько большое увлечение методикой, что цели исследования оттесняются на задний план, и 2) стремление втиснуть геоботанические данные в формальные математические рамки» (Грейг-Смит, 1967, с. 303).

«Количественные наблюдения следует проводить лишь при наличии определенной цели, хотя этой целью может быть только ответ на очень простой и предварительный вопрос, например: «есть ли разница в численности особей определенного вида между участками А и В? Тенденция отношения к сбору численных данных как к самоцели не заслуживает особого одобрения» (Грейг-Смит, 1967, с. 304).

«Изучение литературы показывает, что отбор образцов – наименее хорошо понимаемый аспект количественной геоботаники. Не так редко наблюдения остроумно планируются и данные тщательно анализируются, однако результаты обесцениваются неудовлетворительным способом отбора образцов... Такие ошибки, возможно, возникают в связи с тем, что при написании большинства руководств по биологической статистике главным образом имелась в виду экспериментальная работа, а при такой работе проблема отбора образцов гораздо проще; поэтому этот предмет излагается довольно поверхностно» (Грейг-Смит, 1967, с. 304–305).

Я готов подписаться под всеми этими положениями, не потерявшими своей актуальности. Для меня системный подход и развитие количественных методов в экологии и фитоценологии соединены в очень простой слоган⁷: «Думать надо!» И здесь, как нельзя, кстати, подходят слова В.И. Василевича (1969, с. 218), которыми он заканчивает свою монографию: «Не следует думать, что тот математический аппарат, который в настоящее время используют геоботаники, дает наилучшее решение. С одной стороны, его необходимо углублять и дополнять, совершенствовать уже существующие методы, а с другой стороны, необходимо искать принципиально новые пути решения проблем. Авторитет старых методов так же опасен, как и авторитет старых теорий».

9. Динамика растительности (экологическое прогнозирование)

Этого раздела, к сожалению, ни в книге П. Грейг-Смита, ни в книге В.И. Василевича нет.

⁷ Понятие «слоган» (sluagh-ghairm) восходит к галльскому языку и означает «боевой клич». В 1880 г. понятие «слоган» было впервые использовано в современном значении.

Среди традиционных методов анализа динамики растительности чаще всего используется все тот же прямой градиентный анализ – анализ хроноклинов. В качестве примера использования градиентного анализа хроноклинов приведем выборочные данные из работы К.Е. Кононова и А.И. Неустроевой (1976) по разногодичной изменчивости (1969–1974 гг.) максимальной высоты растений луговых сообществ поймы Средней Лены (табл. 7). «Наблюдения в течение ряда лет над высотами растений на различных типах лугов поймы р. Лены показывают, что высота луговых трав весьма сильно подвержена разногодичной изменчивости. При этом, как и следовало ожидать, большие колебания высот характерны растениям остепненного луга, в меньшей степени настоящего и еще меньшей степени – болотистого» (Кононов, Неустроева, 1976, с. 119–121).

Таблица 7. Сила влияния разногодичной изменчивости на максимальную высоту растений луговых сообществ поймы Средней Лены

Виды	Сила влияния (η^2), достоверность $\Phi_{0,95} > 5,8$	Мода распределения в см (в скобках – модальный год)
Остепненный луг		
<i>Pulsatilla flavescens</i>	0,74	35,8 (1969)
<i>Plantago canescens</i>	0,65	30,9 (1971)
<i>Myosotis suaveolens</i>	0,84	28,0 (1971)
<i>Potentilla stipularis</i>	0,73	23,3 (1971)
<i>Oxytropis strobilacea</i>	0,74	28,3 (1971)
<i>Onobrychis sibirica</i>	0,85	80,9 (1971)
<i>Kobresia filifolia</i>	0,75	31,9 (1971)
<i>Bromus ircutensis</i>	0,69	70,0 (1974)
<i>Campanula glomerata</i>	0,86	46,1 (1971)
<i>Pedicularis venusta</i>	0,91	40,7 (1969)
<i>Poa subfastigiata</i>	0,68	57,3 (1971)
Настоящий луг		
<i>Sanguisorba officinalis</i>	0,74	69,0 (1974)
<i>Gentiana barbata</i>	0,68	25,8 (1970)
<i>Vicia cracca</i>	0,66	36,4 (1971)
<i>Hordeum brevisubulatum</i>	0,83	94,6 (1969)
Болотистый луг		
<i>Caltha palustris</i>	0,81	35,0 (1969)
<i>Parnassia cartilaginea</i>	0,75	57,8 (1969)
<i>Poa palustris</i>	0,95	47,6 (1973)

Сравнительно новый и интересный метод экологического прогнозирования, основанный на построении самоорганизующихся регрессионных моделей, обсуждался выше.

Заключение

Приходится констатировать, что за последние 50 лет развития статистических методов в фитоценологии успехов значительно меньше, чем за весь вековой период становления этих методов. Наверное, это вполне объяснимо. Некоторые методы «устоялись» и стали обязательными (прямой градиентный анализ), другие остаются достаточно экзотическими и используются в основном авторами (распознавание образов и самоорганизация при прогнозировании). Развитие количественных методов пошло в направлении разработки математических моделей и создания разного рода баз знаний и данных. Этот процесс не простой и ожидать здесь быстрых успехов не приходится.

И еще один момент, на котором хотелось бы заострить внимание. Новые успехи фитоценологии следует ожидать **не в направлении разработки каких-то новых методов анализа растительности, а в выдвигании новых представлений о структуре и характере динамики растительных сообществ**; иными словами, должна произойти очередная смена парадигм.

ЛИТЕРАТУРА

- Адлер Ю.П.* Введение в планирование эксперимента. М., 1969. 158 с.
- Азовский А.И., Чертопруд М.В.* Анализ пространственной организации сообществ и фрактальный анализ структуры литорального бентоса // Докл. АН. 1997. Т. 356, № 5. С. 713–715.
- Беклемишев В.Н.* Об общих принципах организации жизни // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1964. Т. 69. Вып. 2. С. 22–38.
- Биоиндикация: теория, методы, приложения* / Под ред. Г.С. Розенберга. Тольятти, 1994. 266 с.
- Боголюбов А.Г.* К столетию начала биометрических работ в России // Изв. СамНЦ РАН. 2002. Т. 4, № 2. С. 189–196.
- Большев Л.Н., Смирнов Н.В.* Таблицы математической статистики. М., 1983. 416 с.
- Букатова И.Л.* Эволюционное моделирование и его приложения. М., 1979. 232 с.
- Букатова И.Л., Михасев Ю.И., Шаров А.М.* Экоинформатика. Теория и практика эволюционного моделирования. М., 1991. 206 с.
- Бурцева Е.И.* Опыт количественного анализа растительности солончаковых лугов в пойме Средней Лены // Экология и ценология лугов Центральной Якутии. Якутск, 1978. С. 128–164.
- Бурцева Е.И.* Методические подходы к оценке кормовых угодий Центральной Якутии. 1. Основные положения // Проблемы северного земледелия: селекция, кормопроизводство, экология. Новосибирск, 2000. С. 128–135.

Бурцева Е.И., Десяткина Л.И. Методические подходы к оценке кормовых угодий Центральной Якутии. 2. Оценочные шкалы // Проблемы северного земледелия: селекция, кормопроизводство, экология. Новосибирск, 2000. С. 135–141.

Бурцева Е.И., Кононов К.Е., Розенберг Г.С. Статистический анализ растительности солончаковых лугов поймы реки Лены. II. Геоботаническая индикация // иол. науки. 1978. № 6. С. 132–139.

Василевич В.И. Статистические методы в геоботанике. Л., 1969. 232 с.

Василевич В.И. Количественные методы изучения структуры растительности // Итоги науки и техники. Ботаника. М., 1972. Т. 1. С. 7–83.

Галанин А.В. Эколого–ценотическая информативность видов и измерение флористического сходства растительных сообществ // Флористические критерии при классификации растительности. Уфа, 1981. С. 23–24.

Галанин А.В. Сравнение флористического состава коренной и нарушенной растительности в подзоне северной тайги Коми АССР // Ботан. журн. 1983. Т. 68, № 2. С. 221–227.

Гелаишвили Д.Б., Иудин Д.И., Розенберг Г.С. и др. Степенной закон и принцип самоподобия в описании видовой структуры сообществ // Поволжский экол. журн. 2004. № 3. С. 227–245.

Гоголева П.А., Кононов К.Е., Миркин Б.М., Миронова С.И. Синтаксономия и симфосоциология растительности аласов Центральной Якутии. Иркутск, 1987. 176 с.

Голуб В.Б., Халеев Е.А., Рухленко И.А. Пакет программ для обработки геоботанических данных «Фитоценолог» // II совещание «Компьютерные базы данных в ботанических исследованиях»: Тез. докл. СПб, 1995. С. 13–14.

Грейг-Смит П. Количественная экология растений. М., 1967. 359 с.

Ефимов В.М. О некоторых коэффициентах межвидовой сопряженности // Изв. СО АН СССР, сер. биол. 1976. № 10. Вып. 2. С. 131–136.

Заде Л. Основы нового подхода к анализу сложных систем и процессов принятия решений // Математика сегодня. М., 1974. С. 5–49.

Заде Л.А. Понятие лингвистической переменной и его применение к принятию приближенных решений. М., 1976. 165 с.

Ивахненко А.Г. Долгосрочное прогнозирование и управление сложными системами. Киев, 1975. 311 с.

Ивахненко А.Г. Индуктивный метод самоорганизации моделей сложных систем. Киев, 1982. 296 с.

Ивахненко А.Г., Зайченко Ю.П., Димитров В.Д. Принятие решений на основе самоорганизации. М., 1976. 280 с.

Иудин Д.И., Гелаишвили Д.Б., Розенберг Г.С. Мультифрактальный анализ структуры биотических сообществ // Докл. АН. 2003. Т. 389, № 2. С. 279–282.

Козлов М.В. Мнимые повторности (pseudoreplication) в экологических исследованиях: проблема, не замеченная российскими учеными // Журн. общ. биол. 2003. Т. 64, № 4. С. 292–307.

Козлов М.В., Хёлберт С.Х. Мнимые повторности, бесплодные дискуссии и интернациональная сущность науки: ответ Д.В. Татарникову // Журн. общ. биол. 2006. Т. 67, № 2. С. 145–152.

Колмогоров А.Н. Теория информации и теория алгоритмов. М., 1987. 304 с.

Кононов К.Е. Опыт использования композиционной ординации для изучения отношения видов лугов поймы Средней Лены к увлажнению // Экология. 1981. № 1. С. 83–86.

Кононов К.Е., Софронеева Т.П. Опыт построения классификации пойменных лугов и степей реки Лены с использованием «блок–метода» // Количественные методы анализа растительности. Уфа, 1974. С. 139–141.

Кононов К.Е., Розенберг Г.С. Количественный анализ мозаичности пойменных лугов // Экология и ценология лугов Центральной Якутии. Якутск, 1978. С. 70–174.

Кононов К.Е., Розенберг Г.С. Прогнозирование урожайности аласных сенокосов по гидрометеорологическим факторам методами самоорганизации // Биол. науки. 1981. № 3. С. 99–104.

Кононов К.Е., Наумова Л.Г., Розенберг Г.С., Софронеева Т.П. Опыт использования кластерного анализа для выявления экологических групп видов травянистой растительности поймы р. Лены на территории Олекминского района // Теоретические и методические вопросы изучения лугов Центральной Якутии. Якутск, 1976. С. 72–98.

Корн Г., Корн Т. Справочник по математике для научных работников и инженеров. Определения, теоремы, формулы. М., 1968. 720 с.

Криволицкий Д.А., Степанов А.М., Тихомиров Ф.А., Федоров Е.А. Экологическое нормирование на примере радиоактивного и химического загрязнения экосистем // Методы биоиндикации окружающей среды в районах АЭС. М., 1988. С. 4–16.

Левич А.П., Терехин А.Т. Метод расчета экологически допустимых уровней воздействия на пресноводные экосистемы (метод ЭДУ) // Водн. ресурсы. 1997. Т. 4, № 3. С. 328–335.

Маргалеф Р. Облик биосферы. М., 1992. 254 с.

Миркин Б.М. Статистический анализ экоклиндов // Ботан. журн. 1971. Т. 56, № 12. С. 1772–1788.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Методические вопросы применения корреляционного метода при геоботанических исследованиях // Ботан. журн. 1974. Т. 59, № 8. С. 1142–1156.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). Уфа, 1998. 413 с.

Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Анализ мозаичности травянистых растительных сообществ 1. Популяционный уровень // Биол. науки. 1976. № 12. С. 127–134.

Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Анализ мозаичности травянистых растительных сообществ. 2. Ценотический уровень // Биол. науки. 1977. № 2. С. 121–126.

Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Фитоценология. Принципы и методы. М., 1978. 212 с.

Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Количественные методы классификации, ординации и геоботанической индикации // Итоги науки и техники. Ботаника. М., 1979. Т. 3. С. 71–137.

Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Новый коэффициент межвидовой сопряженности, удобный для классификации пойменных лугов (трансформиро-

ванный коэффициент Дайса, ТКД) // Растительность речных пойм, методы ее изучения и вопросы рационального использования. Уфа, 1972. С. 85–86.

Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М., 1989. 223 с.

Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Обыденнова Е.А., Янтурин С.И. Опыт анализа размещения видов в луговых ценозах // Структура и динамика растительного покрова. М., 1976. С. 89–90.

Миркин Б.М., Янтурин С.И. Статистический анализ влияния удобрений и погодных условий на горизонтальную структуру луга. II. Популяционный уровень // Иол. науки. 1981. № 6. С. 56–68.

Миронова С.И. Техногенные сукцессионные системы растительности Якутии (на примере Западной и Южной Якутии). Новосибирск, 2000. 151 с.

Морозов В.Г. Эволюционное моделирование рядов произвольной вариабильности: необходимость и методика прогнозирования // Изв. СамНЦ РАН. 2000. Т. , № 2. С. 206–215.

Мостеллер Ф., Тьюки Дж. Анализ данных и регрессия. М., 1982. 320 с.

Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М., 1992. 181 с.

Налимов В.В., Чернова Н.А. Статистические методы планирования экстремальных экспериментов. М., 1965. 340 с.

Одум Ю. Основы экологии. М., 1975. 740 с.

Орлов А.И. Прикладная статистика. М., 2004. 671 с.

Пайген Х.О., Рихтер П.Х. Красота фракталов. М., 1993. 248 с.

Плохинский Н.А. Математическое оснащение биологов // Методы современной биометрии. М., 1978. С. 27–35.

Пузаченко Ю.Г. Приложение теории фракталов к изучению структуры ландшафта // Изв. РАН. Сер. геогр. 1997. № 2. С. 24–40.

Пузаченко Ю.Г., Пузаченко А.Ю. Семантические аспекты биоразнообразия // Журн. общ. биол. 1996. Т. 57, № 1. С. 5–43.

Реймерс Н.Ф. Природопользование. Словарь–справочник. М., 1990. 637 с.

Розенберг Г.С. Об оценке точности планируемого числа наблюдений // Биол. науки. 1976. № 3. С. 125–129.

Розенберг Г.С. Модели в фитоценологии. М., 1984. 256 с.

Розенберг Г.С. Геоботаническая индикация с использованием распознавания образов и регрессионных моделей // Биоиндикация: теории, методы, приложения. Тольятти, 1994. 130–137 с.

Розенберг Г.С. Количественные методы фитоиндикации // Экологический мониторинг. Методы биологического и физико–химического мониторинга. Часть III. Н. Новгород, 1998. С. 5–27.

Розенберг Г.С., Долотовский И.М. Еще раз о показателях силы влияния // Биол. науки. 1988. № 9. С. 105–110.

Розенберг Г.С., Наумова Л.Г., Бурцева Е.И. О математической корректности индекса ТКД // Экология и ценология лугов Центральной Якутии. Якутск, 1978. С. 165–169.

Розенберг Г.С., Шитиков В.К., Мозговой Д.П. Экологическая информатика: Учебн. пособие. Самара, 1993. 151 с.

Розенберг Г.С., Шитиков В.К., Брусиловский П.М. Экологическое прогнозирование (Функциональные предикторы временных рядов). Тольятти, 1994. 182 с.

Скрябин К.И., Бурцева Е.И. Опыт классификации растительности аласов с использованием подходов Браун–Бланке и оценки естественности единиц коэффициентом сходства // Теоретические и методические вопросы изучения лугов Центральной Якутии. Якутск, 1976. С. 59–71.

Слуцкий Е.Е. О сложении случайных величин как причине циклических процессов // Вопросы конъюнктуры. 1927. Т. 3, № 1. (см.: Слуцкий Е.Е. Избр. труды. Теория вероятности и математическая статистика. М.; Л., 1960. С. 99–132).

Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М., 1980. 328 с.

Усманов И.Ю. К методике планирования числа наблюдений при определении морфологических структур растений // Сельхоз. биол. 1984. № 1. С. 113–116.

Федер Е. Фракталы. М., 1991. 254 с.

Фёдоров В.В. Теория оптимального эксперимента (планирование регрессионных экспериментов). М., 1971. 312 с.

Фогель Л., Оуэнс А., Уолли М. Искусственный интеллект и эволюционное моделирование. М., 1969. 230 с.

Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. Количественная гидроэкология: методы, критерии, решения: в 2-х кн. М., 2005. Кн. 1. 281 с.; кн. 2. 337 с.

Якимов В.Н. Фрактальность видовой и пространственной структуры биологических сообществ: разработка концепции и верификация: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Н. Новгород, 2007. 18 с.

Ashby E. Quantitative analysis of vegetation // Ann. Bot. 1935. Vol. 49. P. 779–802.

Ashby E. Statistical ecology // Bot. Rev. 1936. Vol. 2. P. 221–235.

Ashby E. Statistical ecology. II. A reassessment // Bot. Rev. 1948. Vol. 14. P. 222–234.

Bossuyt B., Hermy M. Species turnover at small scales in dune slack plant communities // Basic and Applied Ecology. 2004. Vol. 5. P. 321–329.

Gauch H.G. ORDIFLEX a flexible computer program for four ordination techniques: weighted averages, polar ordination, principal component analysis and reciprocal averaging: Release B. Ithaca, 1977. 195 p.

Gauch H.G. Multivariate Analysis in Community Ecology. Cambridge, 1982. 314 p.

Goodall D.W. Objective methods for the classification of vegetation. III. An essay in the use of factor analysis // Austral. J. of Bot. 1954. Vol. 2. P. 304–324.

Green J.L., Harte J., Ostling A. Species richness, endemism and abundance patterns: tests of two fractal models in a serpentine grassland // Ecology Letters. 2003. Vol. 6. P. 919–928.

Greig-Smith P. Quantitative Plant Ecology. New York; London, 1957. 198 p.

Greig-Smith P. Quantitative Plant Ecology / 2nd ed. London, 1964. 256 p.

Greig-Smith P. Quantitative Plant Ecology / 3rd ed. Berkeley, 1983. 359 p.

Harte J., Kinzig A.P., Green J. Self-similarity in the distribution and abundance of species // Science. 1999. Vol. 284. P. 334–336.

Hennekens S.M. TURBO (VEG). Software package for input, processing, and presentation of phytosociological data. Version 1.0. IBNDLO. Lancaster, 1996. 52 p.

Hill M.O. TWINSPAN a FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two way table by classification of the individuals and the attributes // Ecology and Systematic. Ithaca: Cornell Univ. Press, 1979. 48 p.

Hurlbert S.H. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments // Ecol. Monographs. 1984. Vol. 54. P. 187–211.

Iudin D.I., Gelashvily D.B. Multifractality in ecological monitoring // Nucl. Instr. Meth. Phys. Res. 2003. Vol. 502. P. 799–801.

Laurie H., Perrier E. A multi-fractal model for the species–area relationship. 2006. www.mth.uct.ac.za/~henri/multfrac6par.pdf

MacArthur R.H., Wilson E.O. The Theory of Island Biogeography. Princeton (N.J.), 1967. 203 p.

Mandelbrot B. Les objets fractals: forme, hasard et dimension. Paris, 1975.

Oksanen L. Logic of experiments in ecology: is pseudoreplication a pseudoissue? Oikos. 2001. Vol. 94. P. 27–38.

Whittaker R. Direct gradient analysis: techniques // Handbook of vegetation science. V. 5. Ordination and classification of vegetation. Hague, 1973. P. 7–30.

Zhang Y., Ma K., Anand M., Fu B. Do generalized scaling laws exist for species abundance distribution in mountains? // Oikos. 2006. Vol. 115. P. 81–88.

ПАЛЕОРАСТИТЕЛЬНОСТЬ ПОЗДНЕЛЕДНИКОВЬЯ-ГОЛОЦЕНА ВОСТОЧНОЙ ФЕННОСКАНДИИ И ПРОБЛЕМЫ КАРТОГРАФИРОВАНИЯ

Г.А. Елина, Л.В. Филимонова

Институт биологии Карельского научного центра РАН, г. Петрозаводск.
elina@bio.krc.ru

Палеоботанические и палеогеографические исследования на востоке Фенноскандии имеют более чем 30-летнюю историю. Заключение о динамике растительности прошлого базируются на сведениях по палеоботанике, палеоклимату, дегляциации территории, уровенному режиму крупных водоемов, палеогидрологии, геолого-геоморфологическом строении региона и ботанико-географической зональности.

Основное внимание в статье уделено вопросам установления хронологических закономерностей палеорастительности, рассматриваемых в связке с геологическими, геоморфологическими и геоботаническими картами. При решении задач картографирования палеорастительности в среднем и мелком масштабах был применен новый подход, состоящий в рассмотрении материала через призму модельных территорий (МТ), достаточно репрезентативно отражающих сумму природных условий настоящего и прошлого в пределах своих ботанико-географических зон и подзон. Фоном для установления хронологических выделов палеорастительности служат рельеф и литология четвертичных отложений. Использование разнообразной информации, заключенной в торфе, сапропеле, минерогенных осадках, позволяет повысить уровень достоверности реконструкций природной среды прошлого.

Картографирование в среднем масштабе выполнено на 7 относительно небольших МТ, порядка 1–3 тыс. км², расположенных более-менее равномерно на изучаемой территории. Созданы также мелкомасштабные карты палеорастительности, в первом варианте – в программе CorelDraw, во втором – с использованием ГИС-технологий в программе MapInfo.

Главная сложность среднemasштабного картографирования растительности прошлого состоит в отсутствии прямых свидетельств состояния и размещения растительных разностей в том или ином месте и времени. Те же проблемы возникают и при мелкомасштабном картографировании, но оперировать более глобальными категориями всегда несколько легче, тем более что какой-то опыт этого плана имеется (Нейштадт, 1957; Елина, 1981; Хотинский, 1982; Zernitskaya, 1995 и др.). Все карты указанных авторов созданы для разных регионов бывшего СССР, но в те годы, естественно, на бумажной основе.

Геолого-геоморфологические карты и схемы стадияльной дегляциации последнего ледникового покрова, составленные А.Д. Лукашовым (Елина и др., 2000), позволили разработать мелкомасштабные карты палеорастительности. Для декодирования этих карт использована специальная легенда, перекликающаяся с таковой для карт современной растительности. Так было получено представление о пространственно-временных закономерностях палеорастительности во всем ее разнообразии в пределах обширного региона Восточной Фенноскандии.

Одним из направлений палеогеографии является палеофитоценология, изучающая палеофитоценозы (или палеосообщества), в том числе их состав, становление, развитие, размещение и пр. История растительности в позднеледниковье и голоцене рассматривается в динамике на фоне изменения природных условий; устанавливаются тенденции, закономерности и особенности ее развития для различных регионов.

Известно, что современная растительность является главным диагностом суммы природных факторов или, как пишет А.Г. Исаченко (1962): «наилучшим индикатором физико-географических условий...». Применяя принцип актуализма, данное положение можно использовать и для послеледникового времени. Таким образом, изучая хорологию палеорастительности, мы опираемся на закономерности ее распределения в зависимости от геологических и геоморфологических выделов. Предполагается, что рельеф и литологический состав изменяются в 10–100 раз медленнее, чем растительность (Комплексное..., 2001). Поэтому мы придаем им определяющее значение при реконструкциях палеорастительности.

Далее поэтапно рассмотрим разделы: 1. Методы. 2. Субрецентные спорово-пыльцевые спектры. 3. Палеоботанические исследования. 4. Динамика палеоклимата. 5. Реконструкции палеорастительности. 6. Среднемасштабные карты палеорастительности. 7. Мелкомасштабные карты палеорастительности.

Методы. Для решения названной проблемы использован комплекс сопряженных методов: палинологический, макрофосильный, стратиграфический, радиоуглеродный, палеоклиматический, палеогидрологический (Елина, 1981, 1994; Елина и др. 1984; Филимонова, 1995; Elina, 1991; Elina et al., 1995; Filimonova et al., 1996a, b; Filimonova, 1998; Филимонова, Климанов, 2005 и др.). Дополнительную информацию дало применение специально разработанных методов. Среди них определение индекса влажности палеосообществ болот в их динамике (Елина, Юрковская, 1986), а также серия методов по расчету интенсивности заболачивания Европейского Севера России (Елина и др., 1994б; Елина, Антипин, 1992; Юрковская, Елина, 1991). Дело в том, что постоянно увеличивающаяся степень заболоченности и заторфованности территории влияла практически на все факторы второго порядка.

Трудность палеоботанических исследований состоит в том, что они опираются только на сохранившиеся в отложениях микрофоссилии и макроостатки растений. Привлекаются также сведения по литологическому составу и радиоуглеродному датированию озерно-болотных отложений. Для получения более объективных пространственно-временных реконструкций динамики растительности в послеледниковое время необходимо получение информации об имевших место изменениях климата и гидрологии, а также геологии и геоморфологии территории. Все полученные данные рассматриваются во взаимосвязи и трактуются в соответствии с принципом актуализма. Согласно ему основные закономерности формирования растительного покрова, а также экология сохранившихся видов растений в плейстоцене в сравнении с настоящим временем существенно не изменились.

Субрецентные спорово-пыльцевые спектры (СПС). Структура современной растительности находит более или менее адекватное отражение в поверхностных, или субрецентных СПС. Выяснение особенностей их формирования и состава в разных природных зонах и типах местообитаний, а также отложениях различного генезиса имеет важное методическое значение в палинологии и палеогеографии. Установлено, что на формирование СПС влияют многие факторы. Среди них – неодинаковая пыльцевая и споровая продуктивность растений, разная способность микрофоссилий к переносу ветром и водой, различная их устойчивость к разрушающим факторам окружающей среды (Erdtman, 1943; Федорова, 1952а, б; Тюремнов, Березина, 1965; Сладков, 1967; Hicks et al., 1996 и др.).

Сбору данных по субрецентным палиноспектрам мы всегда уделяли большое внимание. Так, для выяснения состава субрецентных СПС и определения степени их адекватности современной растительности выполнен палинологический анализ поверхностных и приповерхностных образцов, отобранных в лесных, луговых и болотных сообществах из **среднетаежной подзоны Карелии** (163 СПС из 83 точек отбора). Пробы отбирали послойно, на лугах – из верхних 5 см ветоши, в лесах и на болотах – в пределах 10 см мохового покрова. Для ряда болот получены серии СПС с глубин от 3 до 25 см из их центральной части и с периферии (Филимонова, 1999а, б, 2005). Для всех точек отбора выполнены для сравнения полные геоботанические описания.

В результате исследований установлено, что в субрецентных СПС лесных, луговых и болотных сообществ проявляются черты их зональной, подзональной и региональной принадлежности, а также специфические особенности, связанные с локальной растительностью и антропогенными факторами. В СПС лесов, как правило, преобладает пыльца древесных растений, а соотношение определяется видовым составом и структурой древостоя. В формировании СПС лугов и болот основную роль игра-

ют леса окружающих территорий. Отражение современного состава растительности в субрецентных СПС чаще всего неадекватное. Доля пыльцы *Picea* в основном занижена, а *Betula* – завышена. Наибольшее варьирование «поправочных коэффициентов» отмечено для пыльцы *Picea* и *Alnus*, особенно в СПС лесов. Средние их значения для пыльцы *Picea* из СПС, отобранных на болотах, изменялись в пределах 2.2–4.8, пыльцы *Pinus* – 0.7–1.1, *Betula* – 0.4–0.6, *Alnus* – 0.7–0.8 (Филимонова, 2005).

Для **северотаежной подзоны Карелии** получены следующие данные: пыльцы ели в СПС в 2–2.5 раза меньше, а сосны и березы – в 2–3 раза больше, чем этих пород в лесах (Елина и др., 1994а)

Субрецентные палиноспектры **тундры и лесотундры**, как правило, искажены ветрозаносной пылью деревьев, что необходимо учитывать при интерпретации СПС. Наибольшую значимость для реконструкций имеет идентификация пыльцы *Betula czerepanovii*, *B. nana*, *Salix*, *Juniperus*, *Empetrum*, *Ericales*, а также *Rubus chamaemorus*, *Dryas octopetala*, *Ephedra*, *Chamaepericlymenum suecicum*, *Oxyria digina*, *Rumex*, *Saxifraga oppositifolia*, *Thalictrum alpinum*, *Urtica*, *Armeria*, *Draba*, *Helianthemum*, спор *Selaginella sellaginoides*, видовые определения представителей семейств *Lycopodiaceae* и *Polypodiaceae* (Елина, Филимонова, 2000; Елина и др., 2002).

В настоящее время для территории восточной Фенноскандии получено 270 субрецентных СПС (с параллельными подробными геоботаническими описаниями); определена степень их адекватности современной растительности. Полученная информация наряду с литературными данными по поверхностным спектрам из различных географических зон (Гричук, 1942; Cape Project ..., 2001 и др.) используется при интерпретации фоссильных СПС для повышения объективности реконструкций растительности прошлого.

Палеоботанические исследования

Результаты **палинологического анализа** разрезов озерно-болотных отложений отображают в виде спорово-пыльцевых диаграмм (СПД). Если раньше они строились вручную, то в настоящее время используются специальные компьютерные программы TILIA-2 и TILIA GRAPH (Grimm, 1992). Применение их значительно уменьшило трудоемкость работы по расчету процентного содержания микрофоссилий в каждом спорово-пыльцевом спектре и построению СПД, повысило информативность и графическое качество последних. Появилась возможность оперативно рассчитывать возраст каждого образца на основе данных радиоуглеродного и относительного датирования. Проведение кластеризации последовательности СПС облегчило выделение палинозон и проведение периодизации СПД (рис. 1).

В настоящее время мы располагаем обширным банком данных, который включает 103 оригинальных СПД, из которых 65 датированы по радиоуглероду ($n^{14}\text{C} = 269$). Палинологический анализ выполняли в основном Л.В. Филимонова, Э.И. Девятова и В.Н. Чачхиани. Ботанический анализ торфа и степень его разложения делали А. А. Белова и Н.В. Стойкина.

Идентификация макроостатков растений, встречающихся в глине и сапропеле, а также определение ботанического состава торфа и степени его разложения имеют существенное значение для реконструкций пространственно-временной динамики палеорастительности, а также процессов зарастания и заторфовывания водоемов.

Взгляд на торфяную залежь как на информационный блок, сосредоточивший в себе «знаки» развития природных экосистем, привел к разработке ряда оригинальных методов распознавания этой информации. Оказалось возможным получать данные по наиболее трудно реконструируемому фактору – режиму влажности болот; рассчитывать вертикальный и горизонтальный рост болот, а также интенсивность заболачивания территорий. Разработаны методы не только качественной оценки гидрологии болота в ее динамике, но и сопоставления ее с региональными изменениями климата, количеством осадков и палеогидрологией местности.

Наиболее информативны разрезы болот из бассейнов крупных водоемов, где на циклы влажности климата накладывается влияние трансгрессивной и регрессивной деятельности озер или морей, определяющей базис эрозии. Здесь сила влияния экзогенных факторов на развитие экосистем превышает эндогенные, «запуская» дискретные смены растительности. Столь же информативны разрезы, расположенные на периферии болот. В этом случае растительность чутко реагирует на все изменения гидрологического режима прилегающих территорий, что отражается в строении торфяной залежи и изменениях индекса влажности болотных палеосообществ (ПС) (рис. 2).

Все СПД, сопровождающиеся стратиграфическими данными органо-минеральных отложений и обеспеченные радиоуглеродными датировками, – вот **стартовая позиция для всех дальнейших построений** и основа для различного рода реконструкций.

Динамика палеоклимата. Для получения количественных значений по палеоклимату и его динамике в позднеледниковье и голоцене использован информационно-статистический метод В.А. Климанова (1976), в основе которого лежит статистическая связь субрецентных СПС с современными климатическими условиями.

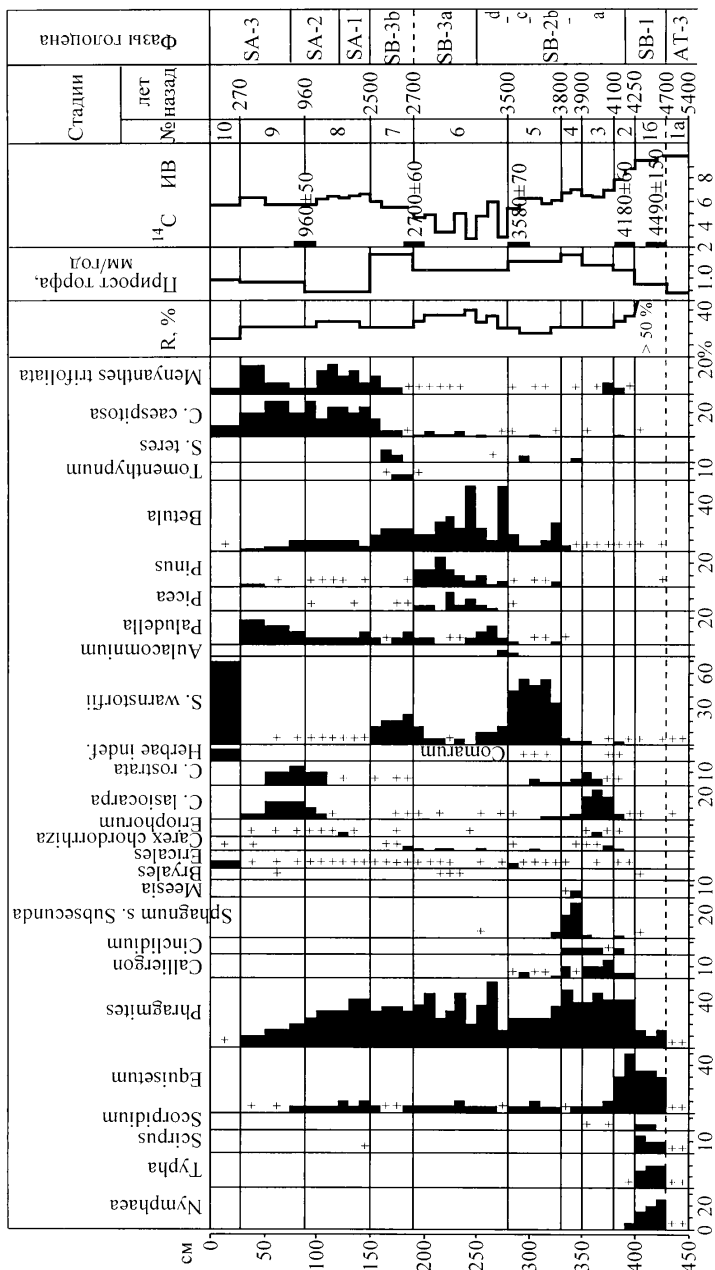


Рис. 2. Диаграмма ботанического состава, степени разложения торфа (R, %), его прироста и индекса влажности (ИВ) палеосообществ периферии болота Мошкарное

Реконструкции палеоклиматических параметров ($t_{\text{ср}}^{\circ}$ июля, $t_{\text{ср}}^{\circ}$ января, $t_{\text{ср}}^{\circ}$ года, среднегодовое количество осадков) выполнены с аллереда до современности по 11 СПД из восточной Фенноскандии и опираются на 92 радиоуглеродные датировки (Климанов, 1980, 1994; Елина и др., 1984, 1996, 2000; Климанов, Елина, 1984; Филимонова, 2005; Филимонова, Климанов, 2005).

Установлено, что на протяжении позднеледниковья и голоцена происходили неоднократные синхронные изменения термического и влажностного режимов, причем во время потеплений количество осадков увеличивалось, а при похолодании – снижалось. Характерно, что они имели циклический порядок, но отличались по продолжительности и амплитуде. Наибольшая частота колебаний климатических кривых отмечена в интервале 10500–8500 л.н. и в последние 2000 лет (рис. 3). Самые резкие изменения температур и среднегодового количества осадков имели место на рубеже периодов, а также в DR₃, PB и BO. В целом отклонения январских температур от современного уровня оказались значительно больше остальных показателей.

Реконструированные кривые палеоклимата показывают тренды его развития: от позднего дриаса к оптимуму голоцена (AT₃) наблюдается ритмично направленное потепление, а от него к настоящему времени – в целом похолодание. В AT₃, по сравнению с позднеледниковым похолоданием 10500 л.н., $t_{\text{ср}}^{\circ}$ июля возросла на 8.5°, января – на 18°, $t_{\text{ср}}^{\circ}$ года – на 12.5°, количество осадков – на 325 мм/год, что превышало современные значения на 2.5°, 4°, 3.5° и 75 мм/год соответственно.

Реконструкции палеорастиельности. Каждый СПС представлен набором пыльцы и спор, сформировавшимся в тот или иной отрезок времени, причем содержащим, как правило, микрофоссилии растений, относящихся к различным экологическим группам. При интерпретации полученных данных и проведении на их основе реконструкций ПС учитывают: принадлежность идентифицированных таксонов к зональной, региональной или локальной группе, их экологию, репродуктивность, устойчивость микрофоссилий к факторам внешней среды и химико-технологической обработке.

Рассуждения и последующие действия состоят в соотнесении ПС с определенными показателями рельефа, литологией отложений, гидрогеологией и гидрохимией конкретной местности. Опираясь на опыт по зависимостям современных растительных разностей от конкретных природных условий, делаем заключения (в данном случае упрощенные). Например, на моренной равнине, сложенной песками, доминировали сосняки, а на озерных равнинах, сформированных суглинками, ельники.

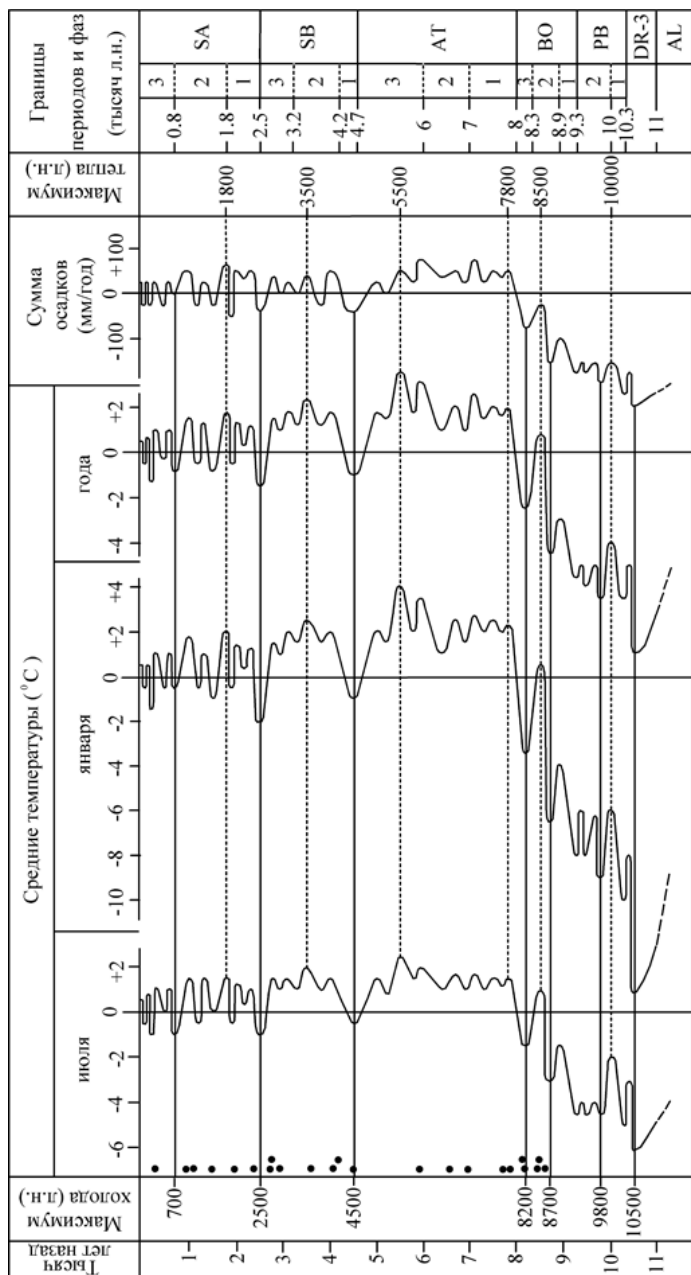


Рис. 3. Динамика палеотемператур (июля, января, года) и среднегодового количества осадков за последние 11 000 лет относительно современных показателей: $t^0 = +16^{\circ}\text{C}$, t^1 января = -11°C , t^0 года = $+2^{\circ}\text{C}$, сумма осадков в год = 550 мм. Усредненные значения палеоклиматических характеристик получены по 4 СПД из заповедника «Кивач». Слева указаны максимумы похолоданий, справа – потеплений, а также временные границы периодов и фаз позднеледниковья и голоцена (по: Хотинский, 1987). Точками отмечены радиуглеродные датировки. Периоды: SA – субатлантический; SB – суббореальный; AT – атлантический; BO – бореальный; PB – пребореальный; DR₃ – поздний дриас; AL – аллеред.

Палеорастительность реконструируется (с учетом поправочных коэффициентов) по количеству пыльцы деревьев-эпифитов примерно на уровне формаций. Привлечение всех имеющихся сведений из фоссильных спорово-пыльцевых спектров и их комплексов позволяет установить характер более детальных синтаксонов примерно на уровне групп ассоциаций.

СПД с близкими чертами объединяют в группы с целью получения более полной информации о формировании палеорастительности на конкретных территориях. Таким способом было проведено обобщение и последующая корреляция на хронологической шкале палинологических данных для 11 полигонов, расположенных в пределах всех современных ботанико-географических зон. Обобщение основано на 22 авторских и 2 литературных СПД (Экман и др., 1988, 1995). Для сравнения привлекались и другие СПД, изученные в Карелии и на Кольском п-ове (Девятова, 1976, 1986; Хомутова, 1976; Вацалова, Климанов, 1987; Каган и др., 1992; Лебедева, 1984; Кременецкий и др., 1997, 1998; Huttunen et al., 1994 и др.).

Полигоны демонстрируют постепенное увеличение количества «блоков» (от тундровой до южнотаежной палеорастительности) по направлению с севера на юг (рис. 4). Каждой из ботанико-географических зон присуща своя последовательность «блоков», которым даем краткую характеристику:

Кольский п-ов. На побережье Баренцева моря начало развития тундровой растительности датируется временем 7500 л.н. (рис. 4.1). Лесотундры господствовали от 6500 до 2500 л.н., а затем сменились тундрами. До 7500 л.н. на этой территории преобладали ледники и приледниковые водоемы.

Палинологические данные из современной подзоны лесотундры (рис. 4.2), демонстрируют более сложную картину развития растительности. Первые стадии, скорее всего, были представлены тундрой, которая 9000 л.н. уступила место лесотундре. Во время климатического оптимума распространилась в основном северная и средняя тайга, которая в большинстве местообитаний ~5000 л.н. вновь сменилась лесотундрой. Последняя доминирует и в настоящее время, сочетаясь с тундровыми группировками. В полосе современной северной тайги Колы зональная растительность несколько раз менялась на протяжении голоцена (рис. 4.3–4.4). Здесь во время климатического оптимума уже четко обозначилась среднетаежная растительность, причем на западе территории Колы она господствовала дольше: от 6500 до 2500 л.н. Позже вновь распространяется северная тайга.

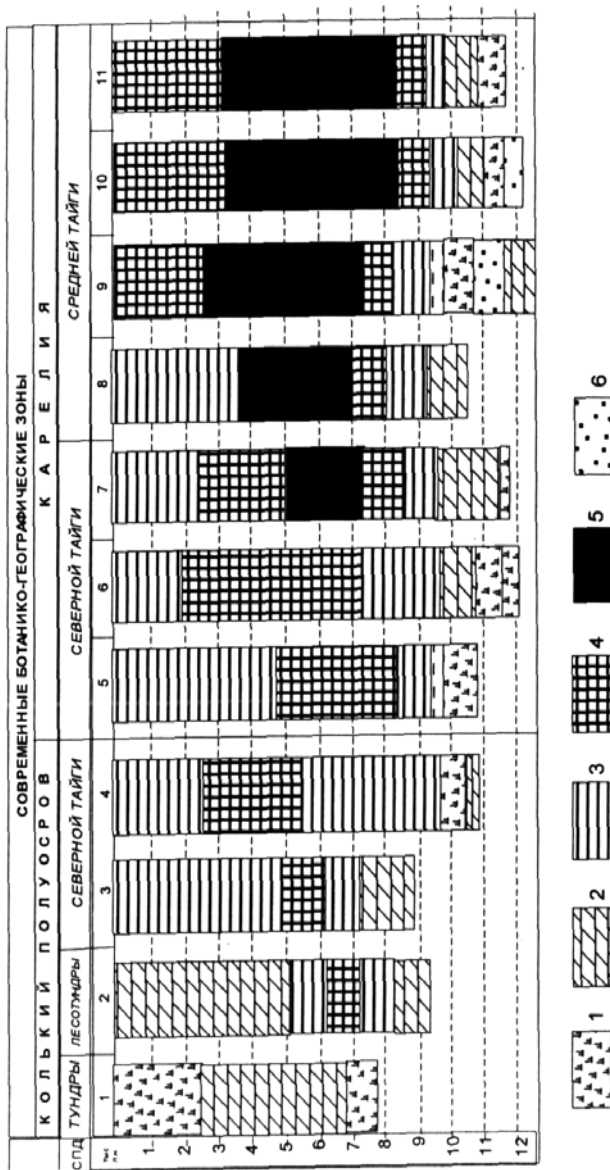


Рис. 4. Корреляция СПД тундры, лесотундры и тайги по 11 полигонам, каждый из которых обобщает данные по 2–4 наиболее типичным СПД

Кольский п-ов: 1 – северный приморский тундровый (п-ов Рыбачий); 2 – Печенгско-Воронинский лесотундровый; 3 – Ловозерский крайнесеверотаежный; 4 – Северо-Западный северотаежный (заповедник «Пасвик»). Карелия: 5 – горный крайнесеверотаежный (возв. Маанселькя); 6 – Северо-Прибеломорский северотаежный; 7 – Центрально-Кемский северотаежный; 8 – Выгозерский северотаежный; 9 – Сямозерско-Шуйский среднетаежный; 10 – Сунско-Сундозерский среднетаежный (заповедник «Кивач»); 11 – Северо-Прионежский среднетаежный.

I–VI – «блоки» палеорастительности: I – перигляциальной; II – тундровой; III – лесотундровой; IV – северотаежной; V – среднетаежной; VI – южнетаежной

В Карелии динамика палеорастительности была более «дробной» и зависела не только от географической широты, но и долготы (рис. 4.5–4.6). На северо-западе республики, в горном районе Маанселькя (современная северная тайга), начало ее развития датируется временем 10200 л.н.; в северном Прибеломорье – 11200 л.н. Характерно, что среднетаежные леса в последнем существовали значительно дольше, чем в горном районе. На моренной равнине, в центре северной Карелии (рис. 4.7), представлены уже 6 «блоков», в том числе южнотаежный.

На северо-востоке средней тайги в пределах бедной моренной равнины динамика растительности была несколько упрощенной в сравнении с более южными регионами и состояла из 5 «блоков» (рис. 4.8). Южнотаежные леса сформировались здесь от 6500 до 3500 л.н. Зато в трех последующих полигонах (рис. 4.9–4.11) представлено самое большое количество «блоков», в том числе перигляциальные ПС. Короткими по времени были тундра, лесотундра, северная тайга. Средняя тайга предшествовала южной, причем в последней частыми были элементы подтайги. С 3000 л.н. доминирующей стала средняя тайга.

Более пространная характеристика динамики палеорастительности показана в табл. 1. Для каждого временного среза приведены основные доминанты и содоминанты палеорастительности, а также отдельные параметры палеоклимата, рассчитанные по СПД Самбальское, в разрезе которого определены 52 даты по ^{14}C (Елина и др., 1996). Для получения представления о природной обстановке всей южной Карелии привлечены также другие палинологические данные (Saugamo, 1958; Девятова, 1969, 1986; Хомутова, 1976; Elina, Filimonova, 1996 и др.).

Таблица 1. Климатохронологическая схема динамики растительности голоцена южной Карелии (ЛТ – лесотундра, СТ–северная тайга, СрТ – средняя, ЮТ– южная, ПодТ – подтайга)

Рубежи, л.н	Периоды	Доминанты и содоминанты*	Под-зона	Климат		Влажность болота
				Δt^0 года	Δ осадки, мм/год	
9300	РВ	<i>Betula pubescens</i> , <i>B.nana</i> + <i>Salix sp.</i>	ЛТ	-6	-175	Высокая
8900	ВО ₁	<i>Betula pubescens</i> + <i>Pinus</i> , <i>B.nana</i> + <i>Salix sp.</i>	ЛТ	-4	-150	Переменная
8300	ВО ₂	<i>Betula pubescens</i> + <i>Pinus</i> , <i>B.nana</i> + <i>Salix sp</i>	СТ	-1 (-3)	-75	То же
8000	ВО ₃	<i>Betula pubescens</i> + <i>Pinus</i>	СрТ	-2	-50	Средняя
7000	АТ ₁	<i>Pinus</i> + <i>Betula pubescens</i> , эмпирическая граница <i>Picea</i>	СрТ	+1	-25	Низкая
6000	АТ ₂	<i>Pinus</i> + <i>Betula pubescens</i> +	СР-ЮТ	0	175	То же

Рубежи, л.н	Периоды	Доминанты и содоминанты*	Под- зона	Климат		Влажность болота
				Δt^0 года	Δ осадки, мм/год	
		<i>Picea</i>				
4700	AT ₃	<i>Pinus + Picea + Betula + Q m**</i>	ЮТ (ПодТ)	+2,5	0	Средняя
4300	SB ₁	<i>Picea + Pinus + Q m</i>	ЮТ	0	+50	Переменная
3200	SB ₂	<i>Picea + Pinus + Q m</i>	ЮТ	+2	+25 (+50)	Высокая
2500	SB ₃	<i>Picea + Pinus (Q m)</i>	Ю(Ср)Т	+1	+50	То же
1800	SA ₁	<i>Picea + (Pinus)</i>	СрТ	+0,5	-50	То же
800	SA ₂	<i>Picea + Pinus</i>	СрТ	+1	+25 (-25)	Средняя
0	SA ₃	<i>Pinus + Picea</i>	СрТ	-1,5	-25	То же

* Полуужирным шрифтом показаны доминанты, светлым – содоминанты.

** *Q m* – сумма пыльцы широколиственных пород.

Среднемасштабные карты палеорастительности. Палеорастительность следует реконструировать по хорошо изученным территориям с наиболее плотными скоплениями СПД, и что особенно важно – по временным срезам, которым была присуща климаксная растительность. Поэтому для получения целостного представления о динамике палеорастительности в Восточной Фенноскандии избран путь ее характеристики на модельных территориях (МТ). Чтобы получить представление об основных этапах изменения климата и растительности за последние 12000 лет, мы посчитали наиболее целесообразным и экономичным отработать 7 МТ. Вне МТ находится еще много СПД, «рассеянных» по изученной территории.

Названия МТ даны в соответствии с приуроченностью к бассейнам рек и озер, низменностям или возвышенностям.

Тундра: МТ-1. Бассейн р. Вороньей ($S = 352 \text{ км}^2$).

Крайнесеверная тайга: МТ-2. Бассейн оз. Ловозера ($S = 920 \text{ км}^2$).

Северная тайга: МТ-3. Возвышенность Маанселькя ($S = 1200 \text{ км}^2$), МТ-4. Бассейн р. Кемь ($S = 2600 \text{ км}^2$), МТ-5. Прибеломорская низменность ($S = 2500 \text{ км}^2$).

Средняя тайга: МТ-6. Заонежский п-ов Онежского озера ($S = 12\,000 \text{ км}^2$), МТ-7. Бассейн р. Шуя ($S = 3600 \text{ км}^2$).

Изучение перечисленных МТ завершилось изданием монографии (Елина и др., 2000), где приведены среднемасштабные карты. Для некоторых из них позднее составлены среднемасштабные карты по трем временным срезам (6000, 3500 и 1200 л.н.) с использованием ГИС-технологий (Елина и др., 2005).

Основой для палеокарт являются общие и специальные карты современности: топографические крупно- и среднемасштабные, ландшафтные, геолого-геоморфологические (в специальном преломлении), геоботанические, растительности болот, торфяного фонда, разнообразные планы рекогносцировочных и стационарных исследований, конкретные схемы подробно изученных болотных экосистем с детальной их стратиграфией, палинологические и радиоуглеродные данные.

Задача **среднемасштабного картографирования** состоит в показе конкретных зависимостей растительности от факторов среды прошлого. Для всех МТ выполнялось картографирование геологии, рельефа и современной растительности, а на их основе по фоссильным СПС составлялись карты палеорастительности. Синтаксоны ПС всегда были привязаны к постоянным хорологическим выделам, наиболее стабильным в своих очертаниях (в зависимости от геолого-геоморфологических факторов и высотного положения рельефа). Закартирована и описана растительность 5–7 временных срезов, чаще на 10500, 9500, 8500, 6000, 3500, 1200 л.н.

На таких картах хорологические категории занимают неоднотипные, но биологически достаточно равноценные местообитания. В пределах каждого выдела рельеф и почвы, комбинируясь, порождают сходные условия среды, которые и заселяются экологически близкими сообществами или их сочетаниями. При картографировании палеорастительности на МТ используются синтаксоны разработанной классификации, которые построены по всей сумме новых и ранее опубликованных СПД.

Классификационная схема включает синтаксоны палеорастительности двух иерархически соподчиненных рангов. Самым крупным – в ранге примерно типов растительности (тундровая, лесотундровая, таежная), подчиняются более мелкие – в ранге классов или групп ассоциаций (групп типов леса). Степень подробности описания таксонов второго ранга зависит от детальности выполненного палинологического анализа. Список открывают доминирующие и наиболее значимые растения; далее приводятся характерные и специфические виды (роды). После описания каждого синтаксона указаны временные рамки его встречаемости и характер местообитания в прошлом, установленные на основе всех авторских и многих литературных СПД. Поэтому временные рамки этих синтаксонов не всегда совпадают с таковыми в полигонах (рис. 4) В полной схеме отмечается также современное географическое положение, но в настоящей статье эти данные не приводятся. В целом схема построена по принципу, близкому к легендам для геоботанических карт среднего масштаба. Она включает синтаксоны 29 ПС (Елина и др., 2000); для примера приведены только 9 из них.

II. ТУНДРОВЫЕ ПС

II.1. Кустарничково-травяно-моховые: *Betula nana*, *Salix*, *Empetrum (herma-phroditum)*, *Vaccinium (vitis-idaea и myrtillus)*, *Cassiope tetragona*, *Arctous alpina*. Характерные виды: *Dryas (octopetala)*, *Ephedra (distachia)*, *Helianthemum*. Обычны травы: *Ranunculaceae (Thalictrum)*, *Polygonaceae (Rumex)*, *Asteraceae*, *Rosaceae (Filipendula ulmaria)*, *Fabaceae*, *Oxyria*, *Apiaceae*, *Cyperaceae*; *Bryales*. ПС встречались на моренных и озерных равнинах южной и средней Карелии от 11200 до 10300 л.н.; на севере – до 9300 л.н.

III. ЛЕСОТУНДРОВЫЕ ПС

III.8. Березовые кустарничково-моховые: *Betula pubescens*, *B. czerepanovii*, *Pinus sylvestris*, *Alnus incana*, *Juniperus*, *Salix*; *Betula nana*, *Ericaceae (Ledum, Arctous alpina, Fillodoce)*, *Empetrum*, *Vaccinium (vitis-idaea и myrtillus)*, *Rubus chamaemorus*; *Chamaepericlimenum sueticum*, изредка – *Lycopodium dubium*, *L. alpinum*, *L. lagopus*, *Diphasiastrum alpinum*, *D. tristachium*, *D. complanatum*, *Selaginella selaginoides*; *Bryales*, *Sphagnum*. ПС встречались повсеместно (но фрагментарно) на склонах гряд, песчаных и супесчаных (зандровых и моренных) равнинах от 11000 до 10000 л.н.; на севере территории – до 9000 л.н.

IV. СЕВЕРОТАЕЖНЫЕ ЛЕСНЫЕ ПС

IV.15. Сосновые кустарничково-мохово-(лишайниковые) (а), то же с плаунами (б) осветленные: *Pinus sylvestris*, *Betula pubescens*, *Juniperus*; *Ericaceae (Calluna vulgaris)*, *Empetrum (nigrum, hermaphroditum)*, *Vaccinium*; *Rosaceae*, *Poaceae*; *Lycopodium clavatum*, *L. annotinum*, *Diphasiastrum complanatum*; *Bryales*, (*Lichenes*). Эти ПС были широко распространены в южной и средней Карелии с 9300 до 8000 л.н., занимая повышения моренных гряд и зандровые равнины. На севере Карелии встречались с 4500 л.н. и сохранились до настоящего времени. Отмечены на Кольском п-ове 6000–5000 л.н.

IV.16. Еловые (а) и сосново-еловые (б) кустарничково-зеленомошные осветленные: *Picea (obovata)*, *Pinus sylvestris*; *Ericaceae*, *Vaccinaceae*, *Empetraceae*; *Bryales*. ПС были характерны для северо-запада Карелии с 3200 л.н.; распространены и в настоящее время.

V. СРЕДНЕТАЕЖНЫЕ ЛЕСНЫЕ ПС.

V.19. Сосновые кустарничково-зеленомошные (а) и сосновые кустарничково-лишайниковые (б): *Pinus sylvestris*, *Betula pubescens*, *Sorbus*, *Juniperus*; *Ericaceae*, *Vaccinium*, *Empetrum (nigrum)*, *Pyrola*, *Poaceae*, *Asteraceae (Solidago)*; *Diphasiastrum complanatum*, *Lycopodium annotinum*, *L. clavatum*; *Bryales*, (*Lichenes*). Встречались в южной и средней Карелии от 9300 до 8000 л.н.; в северной – от 8000 до 5000 л.н.

V.21. Еловые (а) и сосново-еловые (б) кустарничково-зеленомошные: *Picea obovata*, *P. abies*, *Pinus sylvestris*, *Ericaceae*, *Vacciniaceae* (*Vaccinium myrtillus*), *Diphasiastrum complanatum*, *Lycopodium clavatum*, *L. annotinum*; *Bryales*. Были характерны для северной Карелии от 4000 до 3200 л.н.; для средней и южной – от 2500 л.н. до настоящего времени.

VI. ЮЖНОТАЕЖНЫЕ ЛЕСНЫЕ ПС.

VI.27. Еловые (а) и еловые с сосной (б) травяно-кустарничковые (кисличные): *Picea (abies)*, *Betula pubescens*, *B. pendula*, реже *Ulmus laevis*, *U. scabra*, *Quercus robur*, *Tilia cordata*; обычны *Corylus avellana*, *Viburnum opulus*, *Sambucus*; *Vaccinium*, *Trientalis*, *Oxalis*, *Cyperaceae*; *Polypodiaceae*. Повсеместно встречались в средней Карелии от 6000 до 4500 л.н.; в южной – от 7000 до 3200 л.н.

VI.28. Черноольхово-еловые травяные: *Picea (abies)*, *Betula pubescens*, *B. pendula*, *Alnus glutinosa*, *Ulmus laevis*, *U. scabra*; *Corylus avellana*, *Salix*, *Viburnum opulus*, *Frangula alnus*; *Humulus lupulus*, *Apiaceae*, *Rosaceae* (*Rubus*), *Menyanthes trifoliata*, *Filipendula ulmaria*, *Cyperaceae*, *Poaceae* (*Phragmites*, *Calamagrostis*), *Polypodiaceae*. Были типичны для влажных хорошо проточных условий в средней и южной Карелии от 6000 до 3200 л.н.

VII. ШИРОКОЛИСТВЕННО-ХВОЙНЫЕ ЛЕСНЫЕ ПС

VII.29. Елово-липняковые и елово-вязовые травяные: *Picea (abies)*, *Tilia cordata*, *Ulmus laevis*, *Betula pubescens*, *B. pendula*, *Alnus glutinosa*; *Rosaceae* (*Padus*), *Frangula alnus*, *Viburnum opulus*, *Corylus avellana*; *Fabaceae* (*Orobus*), *Urtica*; *Polypodiaceae*. Изредка встречались на склонах гряд южной экспозиции и по берегам озер от 6000 до 5000 л.н.

На основании предложенной классификации была составлена легенда. В результате мы получили возможность картографировать зональную и региональную палеорастительность, причем на уровне классов или групп ассоциаций в их непрерывной динамике.

Изучение особенностей сукцессионного процесса палеорастительности позднеледниковья и голоцена на фоне современного состояния показывает, что именно геологическое прошлое определило ее состав и размещение растительных разностей в пределах конкретных МТ и всех временных срезов.

Сукцессии палеорастительности, представленные в континуально-дискретном ряду, демонстрируют не прекращающиеся изменения растительного покрова во времени и пространстве. Для него характерна постоянная динамичность с чередованием длительно существующих климаксных формаций с коротко живущими лабильными. Первые были присущи более или менее стабильному состоянию природно-климатической обстановки, вторые – переменам ее на стыке периодов голоцена.

Полученные данные указывают, что каждая современная ботанико-географическая зона и подзона характеризуются не только своим числом временных «блоков» (рис. 5), но и **своей последовательностью смен растительности**. Такие схемы в ранге классов или групп ассоциаций (групп типов леса) составлены для каждой ботанико-географической зоны и подзоны, но здесь приведены только 2, наиболее контрастные.

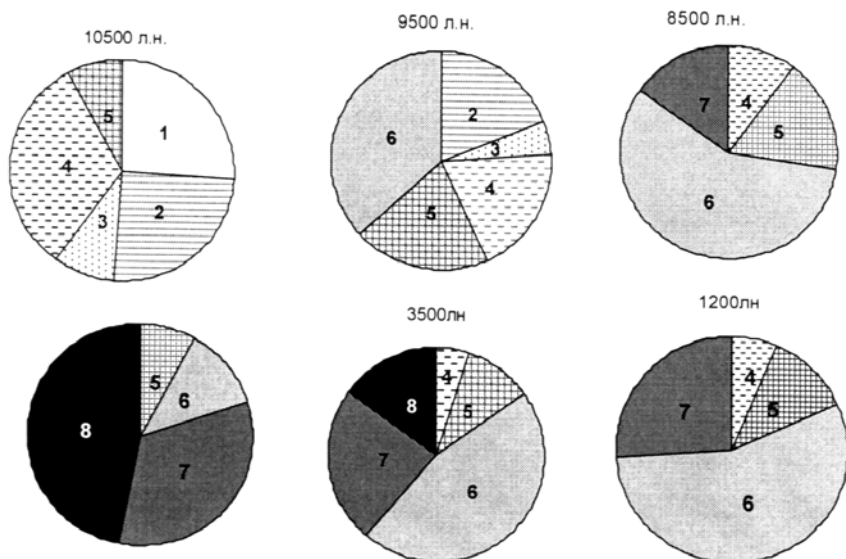


Рис. 5. Соотношение ботанико-географических зон (подзон) и других экосистем в пределах 6 временных срезов.

1 – ледники; 2 – приледниковые водоемы; 3–8 – растительность: 3 – перигляциальная; 4 – тундровая; 5 – лесотундровая; 6 – северотаежная; 7 – среднетаежная; 8 – южнетаежная

Так, для **тундры** характерны следующие смены:

1. Кустарничково-зеленомошные тундры (АТ₁: 7500–6600 л.н.).
2. Березовое редколесье в сочетании с горными тундрами (АТ₂: 6600–6000 л.н.).
3. Березовые кустарничково-зеленомошные редколесья в сочетании с горными тундрами (АТ₃, SB: 6000–2500 л.н.).
4. Ерниково (кустарничково)- зеленомошные и лишайниковые тундры (SA: 2500 л.н. – настоящее время). Как видно, здесь присутствуют 4 синтаксона, представляющих две ботанико-географические зоны.

В южной полосе средней тайги просматриваются смены уже 10 различных синтаксонов из 5 географических зон:

1. Ерниково-зеленомошная тундра в сочетании с перигляциальными ПС (DR₃: 11000–10150 л.н.).

2. Березовое редколесье и перигляциально-разнотравные ПС (PB: 10150–9300 л.н.).

3. Осветленные сосново-зеленомошные северотаежные леса (BO₁: 9300–8900 л.н.).

4. Сосновые зеленомошные и сосново-березовые злаково-разнотравные среднетаежные леса (BO₂ и BO₃: 8900–7900 л.н.).

5. Сосново-березовые травяные южнотаежные леса (AT₁: 7900–7000 л.н.).

6. Сосново-еловые травяно-зеленомошные с широколиственными породами и лещиной леса в сочетании с сосново-березовыми травяно-зеленомошными с вязом и лещиной подтаежно-южнотаежными лесами (AT₂, AT₃: 7000–4800 л.н.).

7. Сосново-еловые зеленомошные южно-среднетаежные леса (SB₁: 4800–4200 л.н.).

8. Сосново-еловые зеленомошные с вязом и лещиной в сочетании с еловыми зеленомошными южнотаежными лесами (SB₂: 4200–3200 л.н.).

9. Сосново-еловые травяно-зеленомошные среднетаежные леса (SB₃: 3200–2500 л.н.).

10. Еловые зеленомошные среднетаежные леса (SA: 2500 л.н. – настоящее время).

Мелкомасштабные карты палеорастительности. Главная задача такого картографирования – проследить основные, наиболее существенные изменения растительности в пределах крупных пространственных разностей Восточной Фенноскандии, внутри тех же временных срезов, что и при среднемасштабном картографировании. Всесторонний анализ данных показал, что на таких картах возможно отразить не только динамику зонально-подзональных границ, но и формационный состав растительности. Для всех этих карт также создана сквозная легенда из 42 знаков, в которой использован генетический принцип. Полная легенда опубликована ранее (Елина и др., 2000). Для четырех карт, приведенных на рис. 6, использованы 35 синтаксонов или их сочетаний:

ТУНДРОСТЕПНЫЕ ПС: 1 – перигляциальные полынно-маревые и разнотравные.

ТУНДРОВЫЕ ПС: 2 – кустарничковые нерасчлененные; 3 – кустарничковые из *Ericale*; 4 – кустарничковые из *Betula nana*; 5 – кустарничковые с участием березы (*Betula sect. Albae*); 6 – кустарничковые (равнинные) в сочетании с горным березовым криволесьем; 7 – горные кустарничковые.

ЛЕСОТУНДРОВЫЕ ПС: 8 – березовые горные криволесья (нижний пояс) и тундры (верхний пояс); 9 – березовые редколесья; 10 – березовые редколесья в сочетании с горными или равнинными тундрами; 11 – березовое редколесье с участием сосны.

СЕВЕРОТАЕЖНЫЕ ПС: 12 – березовые осветленные в сочетании с тундрами; 13 – березовые; 14 – березовые с сосной или сочетания **березовых** с сосновыми; 15 – сосновые в сочетании с тундрами или березовым редколесьем; 16 – сосновые в сочетании с березовым криволесьем или тундрами; 17 – сосновые; 18 – сосновые с березой или сочетания **сосновых** с березовыми; 19 – сосновые с елью или сочетания **сосновых** с еловыми; 20 – сосновые в сочетании с болотами; 21 – еловые в сочетании с горным березовым криволесьем.

СРЕДНЕТАЕЖНЫЕ ПС: 22 – сосновые с березой или сочетания **сосновых** с березовыми; 23 – сосновые зеленомошные; 24 – сосновые с елью или сочетания **сосновых** с еловыми; 24а – еловые с сосной или сочетания еловых и сосновых; 25 – еловые; 26 – еловые в сочетании с болотами.

ЮЖНОТАЕЖНЫЕ ПС: 27 – сосновые; 28 – сосновые с елью или сочетания **сосновых** с еловыми; 29 – сосновые с березой или сочетания **сосновых** с березовыми; 30 – сосновые в сочетании с болотами; 31 – сосновые с участием широколиственных пород; 32 – сосновые с елью и участием широколиственных пород; 33 – еловые; 34 – еловые с сосной или сочетания **еловых** с сосновыми; 35 – еловые с участием широколиственных пород.

Преамбулой мелкомасштабного картографирования палеорастительности было составление цифровых карт в специальной интерпретации: геолого-геоморфологической, геоморфологического районирования, геоботанической. Карты палеорастительности построены с применением цветовой гаммы, причем впервые в программе MapInfo. В каждой карте отражаются разные, но достаточно стабильные показатели климата и всей суммы природных факторов.

Климатические показатели были следующие (см. рис. 3):

10500±100 л.н. (DR₃) – позднеледниковое похолодание;

9500±100 л.н. (PB₂) – прогрессирующее потепление;

8500±100 л.н. (BO₂) – бореальное потепление;

6000±100 л.н. (AT₃) – климатический оптимум;

3500±100 л.н. (SB₃) – суббореальное потепление.

1200±100 л.н. (SA₂) – субатлантическое потепление.

Анализ показал, что каждому из перечисленных временных срезов соответствовала своя «картинка», составленная из зонально-подзональных полос и характерных для них формаций или их сочетаний. Последние

отображались особенно часто, что диктовалось как возможностями фактического материала, так и масштабом карт. В табл. 2 приведены основные количественные показатели экосистем в пределах временных срезов. Соотношение экосистем в анализируемых временных срезах наиболее четко отображается в циклограммах (рис. 5)

Таблица 2. Соотношение ботанико-географических зон (подзон) и интразональных экосистем в пределах 6 временных срезов в сравнении с современностью

Экосистемы	Площади, %						
	10500	9500	8500	6000	3500	1200	Совр
Ледники	26	–	–	–	–	–	–
Палеоводоемы	25	19	+	–	–	–	–
Перигляциальные	9	5	+	–	–	–	–
Тундровые	32	19	10	–	5	6	6
Лесотундровые	8	20	17	8	10	12	10
Северотаежные	–	37	57	12	46	56	60
Среднетаежные	–	–	15	33	24	26	24
Южнотаежные	–	–	–	47	15	–	–

Далее приведено описание характерных особенностей состояния растительности в указанные периоды истории, что примерно соответствует краткой словесной характеристике 6 составленных мелкомасштабных карт, 4 из которых (9500, 8500, 6000, 3500 л.н.) даны на рис. 6.

10500 л.н. Вдоль всех крупных водоемов, занимающих тогда значительные площади, были распространены перигляциальные полярно-маревые комплексы, трактуемые в палеогеографической литературе как тундростепи. И лишь вдали от границ позднеледниковых водоемов, например, в северной и средней внутренней Карелии, на высоких гипсометрических отметках появились тундровые, а в долинах рек и озер – даже лесотундровые ПС.

9500 л.н. Водоемы по площади все еще значительно превышали современные, но уже начала формироваться зональность. Преобладающую часть Кольского п-ова занимали тундровые кустарничковые ПС из *Ericales* и *Betula nana*, встречались также горные тундры. Роль перигляциальных ПС снизилась. На юге Кольского п-ова и в Карелии (примерно до 66° с.ш.) простирались березовые редколесья. На возвышенности Манселья лесотундры сочетались с горными тундрами. Для остальной части региона были характерны березовые осветленные леса, близкие по облику к северотаежным. В южной части Карелии доминировали уже сосново-березовые леса.

8500 л.н. Зональность проявлялась совершенно отчетливо, приближаясь к современности, но формационный состав был совершенно другим.

Как и в настоящее время, существовали тундры, лесотундры, северная и средняя тайга. Среди типичных кустарничковых тундр нередко были лесотундровые ПС, а широкая полоса лесотундры формировалась березовым редколесьем. Южная часть Кольского п-ова и почти вся территория Карелии были заняты осветленными сосновыми и березово-сосновыми лесами. Примерно по 62° 30' с.ш. проходила граница между северной и средней тайгой. В последней также господствовали сосновые леса, а в бассейнах Онежского и Ладожского озер – березово-сосновые.

6000 л.н. В условиях климатического оптимума зональность отличалась от современной наиболее значительно. Практически исчезла зона тундры, а лесотундра примыкала к самому берегу Баренцева моря. Неширокая полоса северотаежных сосновых или березово-сосновых лесов, часто уже в сочетании с болотами, «перетекала» в среднетаежные, тоже в основном, сосновые. В долинах между горными массивами на Кольском п-ове и в северо-западной Карелии формируются елово-сосновые ПС. В нижнем поясе гор были представлены березовые криволесья, а в верхнем – тундры. Примерно по 66° с.ш. проходила граница между средней и южной тайгой, что было на 500–550 км севернее, чем в настоящее время. Преобладающую часть территории занимали южнотаежные леса. В Прибеломорской низменности широко распространились болота. Для всего юго-востока Карелии характерными становятся еловые и сосново-еловые леса или сочетания еловых и сосновых с преобладанием первых. В еловых и сосновых лесах Заонежья и Приладожья встречались теплолюбивые широколиственные породы (*Quercus*, *Tilia*, *Ulmus*), а также элементы неморальной флоры в наземном ярусе. На самом юге Карелии, возможно, сформировались даже широколиственно-хвойные подтаежные леса. Заболоченность территории в среднем составляла 15–17%.

Обобщения данных по климатическому оптимуму голоцена проводились в рамках международного проекта «Biom-6000» (Tarasov et al., 1999).

3500 л.н. Существенное отличие ситуации данного временного среза от предыдущего – возвращение тундры, расширение площади северотаежных лесов и сокращение среднетаежных и южнотаежных. Тундровые и лесотундровые ПС в сочетании с горными и равнинными тундрами занимали примерно то же положение, что и в настоящее время. Преобладающее значение в северной тайге имели сосновые леса, встречались также елово-сосновые. На возвышенности Маанселькя доминировали ельники, а в горах – горное еловое и березовое криволесье. Подобная ситуация наблюдалась и в пределах горных массивов Кольского п-ова. Граница между северной и средней тайгой проходила примерно по 65° с.ш. В последней преобладали прежде всего еловые и сосново-еловые, а также елово-сосновые ПС. Бассейны Онежского и Ладожского озер были заняты юж-

нотажными еловыми и сосново-еловыми лесами. Роль болот возросла и их площадь составила 20–24%.

1200 л.н. Положение зонально-подзональных границ становится очень близким к современным. Тундры с господством кустарничков занимали северную прибрежную часть Колы. В лесотундре доминировали березовые редколесья и они же – в сочетании с болотами. В северной тайге на фоне сосновых и березово-сосновых лесов встречались также еловые с горным криволесьем и тундрами, сосново-еловые и елово-сосновые леса. На Прибеломорской низменности доминирующим соснякам сопутствовали болота. В средней тайге преимущественную роль играли сосново-еловые леса или сочетания еловых и сосновых с преобладанием первых. Заболоченность становится близкой к современной: в Карелии – около 30%, на Кольском п-ове – ~ 35%.

Подводя итоги характеристике мелкомасштабных карт палеорастительности можно подчеркнуть, что наиболее достоверным в показе тундры и лесотундры оказался зонально-подзональный уровень, реже – близкий к формационному; для тайги – всегда формационный, часто в виде сочетаний 2– 3 формаций. По характеру растительности и ее принадлежности к определенной зоне или подзоне в серии карт представлены стадии:

- 10500 л.н. – перигляциально-тундровая;
- 9500 л.н. – березовая лесотундрово-северотаежная;
- 8500 л.н. – сосновая северотаежная;
- 6000 л.н. – елово-сосновая средне- и южнотаежная;
- 3500 л.н. – еловая и елово-сосновая (все зоны: от тундровой до южнотаежной);
- 1200 л.н. – елово-сосновая северо- и среднетаежная.

Итак, мелкомасштабные карты отражают пространственно-временные серии палеорастительности, причем на фоне динамики географической зональности. Шесть таких карт, составленных с использованием цветовой гаммы, близкой к таковой в современных геоботанических картах, свидетельствуют о периодах с разными, но с достаточно стабильными показателями климата и других природных факторов.

В первой половине голоцена пространственная серия сукцессий на Кольском п-ове была направлена от тундровых формаций к северотаежным, а в Карелии – к южнотаежным или даже подтаежным (рис. 6) Перелом пришелся на пик глобального похолодания (~ 4700 л.н.), после которого движение приобретает обратный знак. Таким образом, первый тренд (от холода к теплу) продолжался от 12000 до 4500 л.н., т.е. 7500 лет; второй (от тепла к относительному холоду) – 4500 лет. Палеогеографы утверждают, что межледниковый цикл (в котором мы живем) не закончился

и может продолжаться еще 5000–7000 лет (Величко, 1982), имея тенденцию к похолоданию. Этой проблеме в последнее время посвящено множество проектов и публикаций.

В заключение отметим, что карты палеорастительности позднеледниковья-голоцена (средне- и мелкомасштабные) не имеют в литературе аналогов. Благодаря использованию ГИС-технологий они всегда открыты и доступны для дальнейшей работы. Подчеркнем, что цифровое картографирование проникает и в другие области, связанные с практическими задачами, например, инвентаризацией и мониторингом текущего состояния лесов, болот и торфяных месторождений. Решаются также задачи научно-экологического характера: уточняется биоразнообразие разных экосистем, оцениваются растительные ресурсы и др. Можно уверенно добавить, что ГИС-технологии – это основа для картографирования палеоландшафтов в пространственно-временных аспектах. Возможны и ретроспективные вероятностные построения для будущего тысячелетия. Большинство из этих направлений уже решаются как авторами статьи, так и совместно с другими сотрудниками лаборатории болотных экосистем.

ЛИТЕРАТУРА

Вацалова Т. В., Климанов В. А. Количественные палеоклиматические реконструкции в Хибинах как аналог климата будущего (методика, результаты) // естн. МГУ. Сер.1 Геогр. 1987. № 1. С. 84—88.

Величко А.А. Периодизация событий позднего плейстоцена в перигляциальной зоне // Палеогеография Европы за последние сто тысяч лет. М., 1982. С. 67–70

Гричук В.П. Опыт характеристики состава пыльцы в современных отложениях различных растительных зон Европейской части СССР // Проблемы физической географии. 1942. Вып. 11. С. 101–129.

Девятова Э.И. Развитие поздне- и послеледниковой растительности в районе Иксинской депрессии и некоторые вопросы палеогеографии голоцена Архангельской области // Голоцен. М., 1969. С. 152–164.

Девятова Э.И. Геология и палинология голоцена и хронология памятников первобытной эпохи в юго-западном Прибеломорье. Л., 1976. 121 с.

Девятова Э.И. Природная среда и ее изменения в голоцене. Петрозаводск, 1986. 109 с.

Елина Г.А. Принципы и методы реконструкции и картирования растительности голоцена. Л., 1981. 156 с.

Елина Г.А. Динамика болотообразования на северо-западе России в голоцене // Биоекологические особенности болот и их рациональное использование. Чтения памяти академика В.Н. Сукачева. XI. М., 1994. С. 61–84.

Елина Г.А., Кузнецов О.Л., Максимов А.И. Структурно-функциональная организация и динамика болотных экосистем Карелии. Л., 1984. 128 с.

Елина Г.А., Юрковская Т.К. Методы реконструкции водного режима болот голоцена // Методы исследования озерных отложений в палеоэкологических и палеоботаникологических аспектах. Вильнюс, 1986. С. 26–28.

Елина Г. А., Антипин В. К. Энде- и экзогенные сукцессии растительности болот бассейна Онежского озера в голоцене // Ботан. журн. 1992. Т. 77. № 3. С. 16–30

Елина Г.А., Кузнецов О.Л., Девятова Э.И., Максимов А.И., Стойкина Н.В. Современная и голоценовая растительность национального парка «Паанаярви» (северо-западная Карелия) // Ботан. журн. 1994а. Т. 79. № 4. С. 13– 31.

Елина Г.А., Филимонова Л.В., Кузнецов О.Л., Лукашов А.Д., Стойкина Н.В., Арсланов Х.А., Тертичная Т.В. Влияние палеогидрологических факторов на динамику растительности болот и аккумуляцию торфа // Ботан. журн. 1994б. Т. 7. № 1. С. 53–69.

Елина Г.А., Арсланов Х.А., Климанов В.А. Этапы развития растительности голоцена в южной и восточной Карелии. // Ботан. журн. 1996. Т. 81. № 3. С.1–17

Елина Г.А., Филимонова Л.В. Динамика растительности северо-запада Кольского полуострова в голоцене // Ботан. журн. 2000. Т. 85. № 9. С. 34–55.

Елина Г.А., Лукашов А.Д., Юрковская Т.К. Позднеледниковье и голоцен восточной Фенноскандии (палеорастительность и палеогеография). Петрозаводск, 2000. 241 с.

Елина Г.А., Филимонова Л.В., Лаврова Н.Б. Палинологические исследования тундровой зоны Кольского полуострова: новые методические подходы // Ботан. журн. 2002. Т. 87. № 1. С. 3–27.

Елина Г.А., Лукашов А.Д., Токарев П.Н. Картографирование растительности и ландшафтов на временных срезах голоцена таежной зоны восточной Фенноскандии. СПб. 2005. 160 с.

Исаченко А.Г. Некоторые вопросы взаимосвязи ландшафтного и геоботанического картографирования // Принципы и методы геоботанического картографирования. М.; Л. 1962. С. 169–177.

Каган Л.Я., Кошечкин Б.И., Лебедева Р.М. Кольский полуостров // История озера восточно-европейской равнины. СПб., 1992. С. 20–35.

Климанов В.А. К методике восстановления количественных характеристик климата прошлого // Вест. МГУ, Сер. геогр. 1976. № 2. С. 92–98.

Климанов В. А. Климатические условия территории Карельской АССР в голоцене // Болота Европейского Севера СССР. Петрозаводск, 1980. С. 177–185.

Климанов В. А. Климат Северной Евразии в позднеледниковье (в последний климатический ритм) // Короткопериодные и резкие ландшафтно-климатические изменения за последние 15 000 лет. М., 1994. С. 61–93.

Климанов В. А., Елина Г. А. Изменение климата северной Европы в позднеледниковье и голоцене // ДАН СССР. 1984. Т. 274. Вып. 5. С. 1164–1167.

Комплексное картографирование природной среды побережья Финского залива (район Лужской губы). СПб, 2001. 140 с.

Кременецкий К.В., Вацалова Т.В., Горячкин С.В., Черкинский А.Е., Сулержницкий Л.Д. Динамика растительности и торфонакопления на западе Кольского полуострова в голоцене. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1997. Т. 103 (3). С. 40–46.

Кременецкий К.В., Патык-Кара Н.Г., Горячкин С.В. Палиностратиграфия и геохронология голоценовых озерно-болотных отложений Кольского полуострова

- в голоцене // Стратиграфия. Геологическая корреляция. 1998. Т. 6, № 3. С. 87–96.
- Лебедева Р.М.* История развития растительности северо-востока Балтийского шита в антропогене // Природа и хозяйство Севера. Мурманск, 1984. Вып. 12. С.25–29.
- Нейштадт М.И.* История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М., 1957. 403 с.
- Сладков А.Н.* Введение в спорово-пыльцевой анализ. М., 1967. 270 с.
- Тюрмнов С.Н., Березина Н.А.* О разрушении пыльцы древесных пород в различных условиях водно-минерального режима // Вестник МГУ. Сер. V., Биол., почвовед. 1965. С. 62–71.
- Федорова Р.В.* Количественные закономерности распространения пыльцы древесных пород воздушным путем // Тр. Ин-та географии АН СССР. 1952а. Т. 2. Вып. 7. С. 91–103.
- Федорова Р.В.* Распространение пыльцы и спор текучими водами // Тр. Ин-та географии АН СССР. 1952б. Т. 52. Вып. 7. С. 46–72.
- Филимонова Л.В.* Стандартные спорово-пыльцевые диаграммы позднеледниковья и голоцена средней Карелии // Палинология в России. М., 1995. С. 86–103.
- Филимонова Л.В.* Отражение в спорово-пыльцевых спектрах состава современной растительности // Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Фенноскандии. Петрозаводск, 1999а. С. 55–56.
- Филимонова Л. В.* Поверхностные и приповерхностные спорово-пыльцевые спектры из среднетаежной подзоны Карелии. // Актуальные проблемы палинологии на рубеже третьего тысячелетия. М., 1999б. С. 311–313.
- Филимонова Л.В.* Динамика растительности среднетаежной подзоны Карелии в позднеледниковье и голоцене (палеоэкологические аспекты) / Автореф. дис... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2005. 24 с.
- Филимонова Л.В., Климанов В.А.* Изменение количественных показателей палеоклимата в среднетаежной подзоне Карелии за последние 11000 лет // Биоразнообразие, динамика и ресурсы болотных экосистем Восточной Фенноскандии. Петрозаводск, 2005. Вып.2. С. 112–120.
- Хомутова В.И.* Геохронология донных отложений по результатам палинологического анализа // Палеолимнология Онежского озера. Л., 1976. С. 41–67.
- Хотинский Н. А.* Палеоэкологическая реконструкция природной среды голоцена (модель современного межледниковья) // Палеогеография Европы за последние сто тысяч лет. М., 1982. 123 с.
- Хотинский Н.А.* Радиоуглеродная хронология и корреляция природных и антропогенных рубежей голоцена // Новые данные по геохронологии четвертичного периода. М., 1987. С. 39–45.
- Экман И.М., Лукашов А.Д., Колканен А.М., Лийва А.А.* Динамика развития озер и озерности Карельской АССР по данным радиохронологии (за последние 13000–12000 лет) // Изотопно-геохимические исследования в Прибалтике и Белоруссии. Таллин, 1988. С. 206–219.
- Экман И. М., Шелехова Т. С., Лаврова Н. Б.* История озера Мянтылампи в голоцене // Природа и экосистемы Паанаярвского национального парка. Петрозаводск, 1995. С. 54–70.

Юрковская Т.К., Елина Г.А. Крупномасштабное картографирование палеорастительности голоцена // Геоботаническое картографирование. СПб., 1991. С. 2–12
Cape Project Members: Anderson P., ...Elina G., Filimonova L. and 29 others. Holocene paleoclimate data from the Arctic: testing models of global climate change // Quaternary Science Reviews. 2001. Vol. 20. P. 1275–1287.

Elina G.A. Methods for reconstruction of regularities of paludification and mire dynamics in the Holocene. // Studies of mire ecosystems of Fennoscandia. Petrozavodsk, 1991. P. 51–60.

Elina G. A., Filimonova L. V. Russian Karelia. // Palaeoecological Event during the last 15000 Years. Regional Syntheses of Palaeoecological Studies of Lakes and Mires in Europe. John Wiley & Sons. 1996. P. 363–366; 755–756.

Elina G. A., Filimonova L. V., Klimanov V. A. Late Glacial and Holocene Paleogeography of East Fennoscandia // Climate and environment changes of East Europe during Holocene and Late Pleistocene. Moscow, 1995. P. 20–27.

Erdtman G. An introduction to pollen analysis. Wetharm. Muss. USA. 1943. 357 p.

Filimonova L.V., Tarasov P.E., Harrison S.P. Dlinnoe Mire, Karelia, Russia // Lake Status Record from the Former Soviet Union and Mongolia: Documentation of the Second Version of the Database. Paleoclimatology Publication Series Report N. 5. Boulder, Colorado, USA, 1996a. P. 50–52.

Filimonova L.V., Tarasov P.E., Pushenko M.Ya. Moshkarnoe Mire, Karelia, Russia // Lake Status Record from the Former Soviet Union and Mongolia: Documentation of the Second Version of the Database. Paleoclimatology Publication Series Report N. 5. Boulder, Colorado, USA, 1996b. P. 57–58.

Filimonova L.V. Combining various methods for reconstruction of climate, hydrology and vegetation dynamics in Late-Glacial and Holocene // Dynamics of mire ecosystems of Northern Eurasia in Holocene. International symposium. Petrozavodsk, 1998. P. 10–12.

Grimm E.S. TILIA and TILIA GRAPH: Pollen spreadsheet and graphics program // 8th International Palynological Congress. Programm and Abstracts. Aix-en-Provence, France, 1992. 56 p.

Hicks Sh., Pellikka P. and Eeronheimo H. The relationship of modern pollen deposition to local and regional vegetation in the Pallas area using high accuracy numerical vegetation mapping/ Pallas-Symposium, 1996. P. 37–47.

Huttunen A., Huttunen R.-L., Ekman I. et al. Microfossil sequences in Ilpolampi, a small Lake in northern Russian Karelia // Bull. Geol. Soc. 1994. Vol. 6, part. 2. P. 67–80.

Tarasov P.E., et al...Elina G.A., Filimonova L.V. et al. Present-day and mid-Holocene biomes reconstructed from pollen and plant macrofossil data from the former Soviet Union and Mongolia. // Journal of Biogeography 1999. № 25. P. 1029–1053.

Sauramo M. Die Geschichte der Ostsee. //Ann. Acad. Sci. Fennica, ser. A III, 51. 1958. 522 p.

Zernitskaja V.P. Stages of the Main Forest Species in Belarus in the Late Glacial Time and Holocene. Climate and environment changes of East Europe during Holocene and Late Pleistocene. Moscow, 1995. P. 28–37.

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ РАСТЕНИЙ

В. С. Ипатов

Санкт-Петербургский государственный университет

Взаимоотношения растений – широкое понятие, это любые соотношения видов друг с другом: соотношение их экологических амплитуд, связи, возникающие в результате воздействия на них внешних факторов, пространственное расположение видов относительно друг друга и т. п. Взаимодействия возникают в результате какого-либо влияния растений и они могут быть односторонними и двусторонними.

Полезным инструментом при анализе взаимодействий является их классификация. Используемые в экологии классификации взаимодействий между видами (например, Ю. Одум, 1975) не могут удовлетворить фитоценолога, поскольку не отражают разнообразия взаимодействия растений. Наиболее известны фитоценологические классификации В. Н. Сукачева (1956) и М. В. Маркова (1965). Они соответствуют объективной реальности, но неполно раскрывают ее многообразие.

Взаимодействия даже одной пары особей, коллективов могут рассматриваться в разных аспектах. Учитывая эти обстоятельства, нами (Ипатов, Кирикова, 1997) разработана следующая двухуровневая классификация взаимодействий между растениями

I. По субъектам

1. Индивидуальные.
2. Коллективные.

II. По способам воздействия

1. Механические.
2. Физические.
3. Экологические.
4. Ценологические.
5. Химические (аллелопатия).
6. Информационно- биологические.

III. По участию среды

1. Непосредственные.
2. Топические (опосредованные).

IV. По роли среды в питании растений

1. Трофические.
2. Ситуационные.

V. По последствиям для растений

1. Конкуренция и взаимоограничение.

2. Приспособительные (адаптационные).
3. Изживание — ограничение, изживание — элиминация.
4. Недопущение.
5. Самоограничение.
6. Самоблагоприятствование.

Согласно предложенной классификации конкретное взаимодействие между субъектами может квалифицироваться одновременно по-разному. Например, конкуренция (определение приведено далее), выделенная по последствиям для растений, относится по роли среды к трофическим отношениям, по участию среды – к топическим, по способам воздействия – к ценотическим, по субъектам – к индивидуальным. Изживание по роли среды может быть трофическим или ситуационным или одновременно и тем, и другим и т. д.

Индивидуальные взаимодействия осуществляются между особями растений.

Коллективные взаимодействия. К ним относятся взаимодействия коллективов между собой, а также коллективов с отдельными особями.

Механические взаимодействия связаны с изменением положения тела в пространстве и возникают при соприкосновении и давлении частей тела растений друг на друга.

Физические взаимодействия. Живые растения генерируют слабые электромагнитные колебания; влияют ли эти поля на жизнедеятельность растений-соседей неизвестно. Установлено электрическое взаимодействие и при контакте подземных частей разных растений (Шабана, Маслоброд, 1991). По-видимому, электрические явления в зоне сосущих корней могут играть существенную роль в распределении почвенных растворов между соседними растениями. Между сосущими корешками растений возникает разность электрических потенциалов, которая не может не влиять на интенсивность поглощения ионов, содержащихся в почвенном растворе. Исследование этих процессов может дать частичный ответ на вопрос о тонких механизмах конкуренции.

Экологические взаимодействия. Наибольшую роль в растительном покрове играют **экологические** воздействия растений друг на друга путем трансформации отдельных экологических факторов и среды в целом. Экологические воздействия не имеют специфического характера, не отличаются от воздействия на растения неживых объектов.

Ценотические взаимодействия. Это специфические отношения, свойственные только живым растениям и имеющие активный характер. Например, потребление контактирующими растениями питательных веществ одновременно из одного источника при их дефиците приводит к

определенному распределению питательных веществ между растениями. Ценоотическими являются информационные взаимодействия — передача сигналов о состоянии растений и неэквивалентная (по энергетическим затратам) по сравнению с сигналами реакция на них. Однако об этом практически ничего неизвестно.

Химические взаимодействия (аллелопатия). Выражаются в ингибировании или стимулировании жизненных процессов веществами, выделяемыми растениями прижизненно или высвобождающимися из мертвых тканей растений и не являющимися продуктами питания растений.

Информационно-биологические взаимодействия – передача генетической информации.

Непосредственные взаимодействия. Под этим подразумеваются прямые контакты между растениями, когда элементы среды не служат промежуточным звеном. Непосредственными являются все механические взаимодействия. К ним также относятся срастания корней.

Топические взаимодействия. При этом типе отношений средством взаимодействия служат трансформирование или создание растениями элементов среды (свет, тепло, питательные вещества, детрит, ингибиторы и т. п.).

Трофические взаимодействия. Воздействие при этом типе отношений заключается в изменении растениями количества, состава, состояния вещества и энергии, представляющих собой продукты потребления.

Ситуационные взаимодействия. К ним относятся воздействия на жизнедеятельность растений путем изменения и формирования элементов среды, не являющихся продуктами потребления. Ими могут быть температурный режим, влажность воздуха, кислотность почвы в той мере, насколько она определяется растениями, колины и т. п.

Рассмотрим взаимоотношения, выделяемые **по их последствиям** для растений. При совместном произрастании растений всегда обнаруживается взаимное или одностороннее влияние растений друг на друга, выражающееся в изменении ростовых процессов, а также нередко онтогенеза. Для фитоценолога наибольший интерес представляют такие признаки, как масса, размеры, плотность (проективное покрытие, число особей на единицу поверхности), встречаемость, темпы онтогенеза (например, задержка развития); по ним оценивается состояние сообщества. Результатом воздействия могут быть увеличение или уменьшение этих признаков с изменением интенсивности воздействия. В ряде случаев (например, при конкуренции и взаимоограничении) взаимодействие может быть выявлено только при рассмотрении этого процесса во времени.

Конкуренция и взаимоограничение. Имеются столь разные толкования конкуренции, что возникает трудность в понимании исследователями друг друга. Анализ различных трактовок этого термина привели Г. С. Birch (1957) и А. Мильн (1964). Очень часто к конкуренции относят любые неблагоприятные влияния растений друг на друга. Столь широкая трактовка понятия делает его неэффективным при анализе взаимоотношений. О. Харпер (1964), учитывая эти обстоятельства, предложил термин «интерференция» для обозначения неблагоприятных влияний, которые возникают при взаимодействии растений, считая, что конкуренцию следует ограничить более узким кругом явлений. По Ч. Дарвину, объектами конкуренции являются пища и пространство. Но в его определении содержится неопределенность: не дано ответа на вопрос, как перераспределяются объекты конкуренции. F. Clements и V. Shelford (1939) включили в определение конкуренции указание на характер распределения ресурсов среды, понимая конкуренцию как попытку получить большую, чем при пропорциональном распределении, долю чего-либо имеющегося в ограниченном количестве: пищи, пространства, строительных материалов. К сожалению, такое представление о конкуренции не нашло последователей, и правомерность его не проверялась.

Мы используем термин «конкуренция» для обозначения только таких взаимодействий, при которых вещество и энергия, находящиеся в ограниченном количестве, распределяются между взаимодействующими субъектами непропорционально их потребностям. Иными словами, растения, имеющие большие потребности, при конкуренции получают больше той доли вещества и энергии, которой они были бы обеспечены при пропорциональном их потребностям распределении. Конкуренция возникает при потреблении из одного и того же источника и непоследовательно во времени, а одновременно (Ипатов, 1970; Ипатов, Кирикова, 1997). Теоретически необходимо допустить возможность и пропорционального потребностям распределения ресурсов среды – взаимоограничения.

Растения, имеющие большие размеры к моменту вступления в конкурентные отношения, имеют, как правило, и большие потребности. По мере увеличения размеров доля потребления у одних увеличивается, а у других – уменьшается, что приводит к дифференциации растений на господствующие и угнетенные (при равенстве потребностей – индетерминантные). Если процесс конкуренции продолжается достаточно долго, он приводит к элиминации угнетенных организмов. В лесоведении такое явление исследуется под названием «самоизреживание». Е. Н. Синская (1948) считала признаком конкуренции элимина-

цию части растений. Однако сводить конкуренцию только к элиминации было бы неверно, поскольку элиминацию растений могут вызывать и иные типы взаимоотношений. Кроме того, для элиминации требуется довольно большой срок, поэтому у короткоживущих растений до элиминации процесс конкуренции не доходит.

Для иллюстрации возможных последствий того или иного типа распределения ресурсов среды воспользуемся предельно упрощенной численной моделью, используя величины: радиус ствола – r , прирост по радиусу – Δr . Допустим, что потребности дерева соответствуют его размерам, а реальное потребление ресурсов – приросту по размерам. Примем в качестве характеристики размеров r , а прироста – Δr . Ресурсы среды обозначим как C , при этом выражать их будем в тех же единицах, что и r , Δr . Договоримся, что три взаимодействующих дерева имеют доступ одновременно ко всем ресурсам, которые постоянны и деревьями используются полностью. В действительности площади питания деревьев перекрываются только частично и ресурсы среды, как уже говорилось, непостоянны. Принципиально наше допущение не изменит результат взаимодействия, а только сделает его более четким. Во взаимодействие вступают деревья по преимуществу разных размеров, а значит, и с разными потребностями.

Для простоты рассмотрим распределение ресурсов среды между тремя деревьями.

В случае *взаимоограничения* — пропорционального распределения ресурсов среды – прирост трех деревьев будет на каждом этапе развития определяться соотношением:

$$\Delta r_1 + \Delta r_2 + \Delta r_3 = \frac{Cr_1}{r_1 + r_2 + r_3} + \frac{Cr_2}{r_1 + r_2 + r_3} + \frac{Cr_3}{r_1 + r_2 + r_3} .$$

Прирост каждого из них:

$$\Delta r_i = \frac{Cr_i}{\sum_{j=1}^3 r_j} .$$

Каждый год радиус (потребности) увеличивается на Δr . Нетрудно убедиться, что прирост у деревьев хотя и разный, но остается постоянным, а гипотетические кривые хода выражаются прямыми (рис. 1А) и отличаются от реальных (рис. 2).

При пропорциональном распределении угнетенные деревья (у которых в результате взаимодействия прирост уменьшается) не появляются и не могут появиться в принципе.

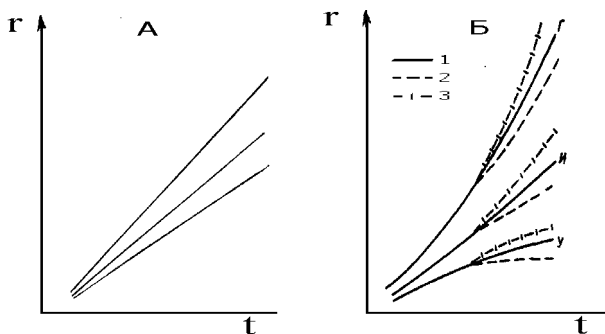


Рис. 1. Модели хода роста деревьев

А – при пропорциональном распределении ресурсов, Б – при непропорциональном распределении ресурсов; t – возраст, r – радиус, Г – господствующее дерево, И – индетерминантное дерево, У – угнетенное дерево; 1–3 – ресурсы среды не меняются (1), уменьшаются (2), увеличиваются (3)

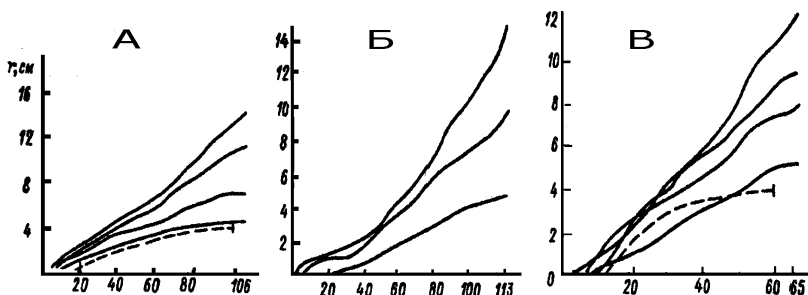


Рис. 2. Кривые хода роста деревьев по радиусу

А – ельник чернично-бруснично-зеленомошный; Б – ельник кислично-зеленомошный; В – сосняк бруснично-зеленомошный; штриховая линия – ход роста побитого дерева.

Рассмотрим теперь непропорциональное потребностям распределение вещества и энергии как механизм конкурентных отношений. Непропорциональность распределения осуществим введением степени k у радиуса (эквивалент потребностей) – r^k . Естественно, что k должно быть более 1 ($k > 1$). В этом случае прирост (эквивалент потребления) выразится при взаимодействии трех деревьев:

$$\Delta r_i = \frac{C r_i^k}{\sum_{j=1}^3 r_j^k}$$

Приведем численный пример расчета Δg и g для гипотетического случая, когда взаимодействуют три дерева, черпающих ресурсы среды из одного источника. Примем, что к началу взаимодействия деревья имеют исходные значения g : $g_{1исх} = 2,0$, $g_{2исх} = 2,5$, $g_{3исх} = 3,5$. Показатель степени для простоты принят равным 2 ($k = 2$). Ресурсы среды $C = 6,5$, т. е. они находятся в дефиците и меньше суммарной потребности: $C < \sum_{j=1}^3 r_{jисх}$. У двух деревьев прирост уменьшается, это – *угнетенные* деревья. У одного (с наибольшими потребностями) прирост увеличивается и постепенно приближается к постоянному. Это *господствующее* дерево. Здесь не учтена возможная ситуация, когда потребности у взаимодействующих деревьев одинаковы. В таком случае прирост у них будет одинаковым, тенденция хода роста неопределенна. Такие деревья назовем *индетерминантными*. Со временем различие в потребностях у них обязательно появится, и ход роста будет формироваться по типу либо угнетенных, либо господствующих.

В реальной обстановке, как говорилось, ресурсы среды не остаются постоянными. Во-первых, идет освоение пространства на первых этапах развития деревьев, во-вторых, изменяются климатические условия. Однако дифференциация деревьев, быстрее или медленнее, все равно происходит. В принципе модель хода роста деревьев при непропорциональном потребностям распределении среды (рис. 1Б) не отличается от реально существующей (рис. 2). Отмечу, что эта модель применима до возраста биологического старения, при старении прирост у всех деревьев снижается. Впрочем, к этому времени в древостое останутся только господствующие деревья.

Жизнедеятельность любого дерева можно выразить как соотношение трех величин: потребностей (максимальное количество вещества и энергии, которые может поглотить данное растение), минимального уровня потребления, необходимого для поддержания жизни, ниже которого следует гибель, и реального уровня потребления. По мере увеличения размеров растения потребности возрастают (до начала старения). Минимальный уровень потребления также увеличивается. Реальный уровень потребления при пропорциональном распределении (взаимоограничении) снижается одинаково по отношению к потребностям всех растений. При снижении реального уровня до минимального вероятность гибели и крупных, и мелких деревьев одна и та же и носит случайный характер, а при резком снижении ресурсов среды (например, из-за погодных условий) должна наблюдаться массовая гибель деревьев независимо от размеров. В реальном процессе самоизреживания преимущественно гибнут отстающие в росте. Отмечается гибель отдельных крупных деревьев, но она но-

сит случайный характер и не является результатом взаимодействия. Таким образом, характер элиминации деревьев при взаимоограничении не имеет ничего общего с реальным процессом самоизреживания. Очевидно, взаимоограничение неприменимо для объяснения процессов, происходящих в древостое.

При непропорциональном распределении ресурсов среды уровень потребления снижается до минимального (смертельного) только у угнетенных деревьев, что приводит к их элиминации.

Модель непропорционального распределения ресурсов позволяет объяснить процесс самоизреживания древостоя. Господствующие деревья оказываются в меньшей мере зависимыми от ценотической обстановки. И прирост, и ход роста таких деревьев зависит главным образом от условий абиотической среды, что позволяет использовать в качестве индикаторов среды именно эти показатели, а не средние значения, полученные для всей совокупности деревьев. Конкуренция приводит не только к уменьшению числа деревьев на единицу площади, но и к изменению соотношения ценотических классов деревьев: доля угнетенных и индетерминантных уменьшается, а господствующих увеличивается. Со временем у индетерминантных деревьев определяется тенденция хода роста, и они переходят либо в класс угнетенных, либо господствующих. Угнетенные элиминируются; небольшая часть господствующих переходит в класс угнетенных и также элиминируется. Конкуренция постепенно затухает и, по-видимому, в спелом и перестойном древостое практически не проявляется. В спелом лесу преобладают господствующие деревья. Наличие разных ценотических классов может быть обнаружено при анализе распределения деревьев по признаку, отражающему их ценотическое положение. Еще более полувека назад Н. Кищенко (1926) и Н.В.Третьяков (1927) указывали, что на характере распределения деревьев по толщине отражаются ценотические (социальные) отношения, но, к сожалению, анализа этого явления они не проводили. Позже мной обнаружено (Ипатов, 1968, 1969, 1970), что кривые распределения деревьев по толщине (окружности) имеют деформации, разделяющие кривые на участки, каждому из которых соответствует свое распределение, принадлежащее одному из ценотических классов деревьев (рис. 3). Дифференциация особей на три группы в посевах культурных растений отмечена Л. И. Любименко и др. (1925).

Приведенная модель предельно упрощена и не может быть использована для описания конкуренции между множеством деревьев в древостое. Для этой цели А. Б. Ястребов (1988, 1989) применил балансовые уравнения роста. Им показано, что наилучшее описание хода роста дерева в дре-

востое, то есть при взаимодействии, достигается, если принять непропорциональное потребностям распределение ресурсов среды. Траты дерева на поддержание жизнедеятельности оказались пропорциональными квадрату площади сечения ствола.

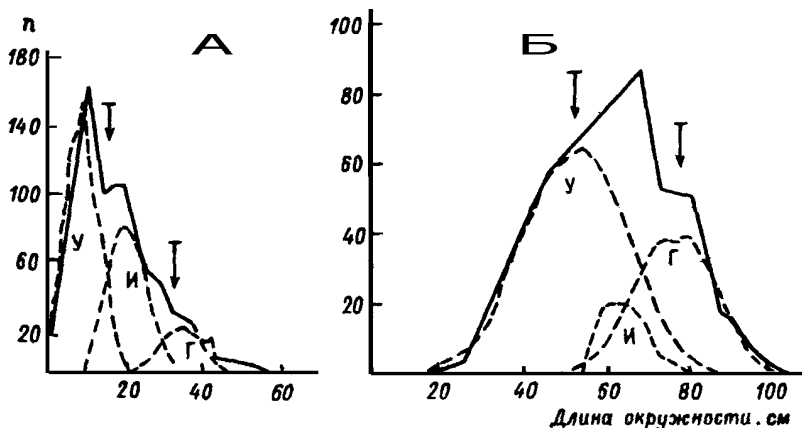


Рис. 3. Распределение деревьев по толщине (окружности)

А – сосна, сосняк лишайниково-зеленомошный, возраст 35 лет; Б – сосна, сосняк чернично-зеленомошный, возраст 100 лет; Сплошная линия – все деревья; штриховая: У – угнетенные, И – индетерминантные, Г – господствующие, n – число деревьев

Итак, конкуренцию можно определить как процесс непропорционального потребностям распределения ресурсов среды между растениями, приводящий к дифференциации растений на разные ценоотические группы и к элиминации угнетенных. Конкуренция между растениями может возникнуть только при определенных условиях: 1) качественном сходстве потребностей; 2) одновременном потреблении ресурсов из одного источника; 3) дефиците ресурсов среды. Понятно, что, если ресурсы имеются в избытке, то потребности всех растений полностью удовлетворяются, поэтому о взаимодействии путем распределения ресурсов среды говорить не приходится. Одновременное потребление из одного источника может происходить, когда ассимилирующие органы (активные корни, кроны) находятся в одном слое и контактируют друг с другом. Это наблюдается при перекрывании, хотя бы частично, площадей питания. Если корневые системы и фотосинтезирующий аппарат находятся в разных слоях, то потребление ресурсов происходит не одновременно, а последовательно. Одни из партнеров по взаимодействию по-

требляют независимо, а другим приходится довольствоваться остатками. Это уже иной тип взаимодействия.

Приспособительные (адаптивные) взаимодействия (их также можно назвать толерантными отношениями). Они выражаются в том, что трансформируемая одними растениями (воздействующими) среда оказывается в пределах толерантности для растений-акцепторов. В полной мере проявляются эти взаимодействия, только если воздействующий вид является мощным эдификатором и к тому же представлен в данном исследовании во всем диапазоне своего развития. Полный цикл приспособительной реакции акцептора можно представить в виде кривой (рис. 4). Восходящая ветвь отражает благоприятствование, вершина – состояние комфорта. Нисходящая ветвь может быть квалифицирована как изживание, заканчивающееся элиминацией.

Чаще можно обнаружить неполный цикл приспособительного взаимодействия (рис. 5). Усеченный цикл возникает в тех случаях, когда в силу биологических особенностей воздействующих видов максимальная трансформация ими среды не столь велика, чтобы приводить к изживанию и элиминации воздействующего вида.

Изживание (рис. 6) – видимо, основная форма взаимодействия при сменах растительных сообществ.

Недопущение выражается в создании растениями одних видов неблагоприятных условий для прорастания и развития зачатков растений других видов, что приводит к гибели всходов. Его можно трактовать и как пространственное исключение.

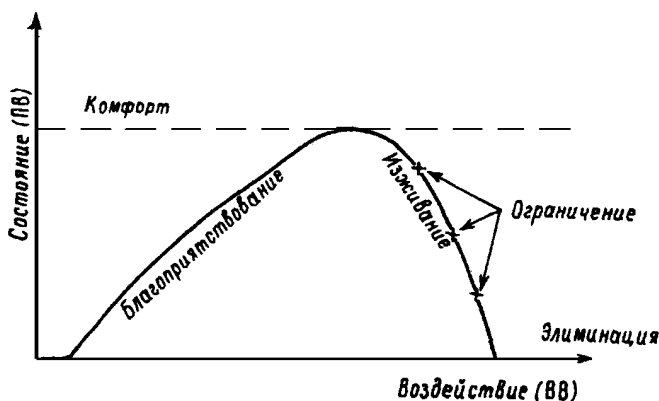


Рис. 4. Полный цикл приспособительного (адаптационного) взаимодействия
ПВ – подчиненный вид, ВВ – воздействующий вид

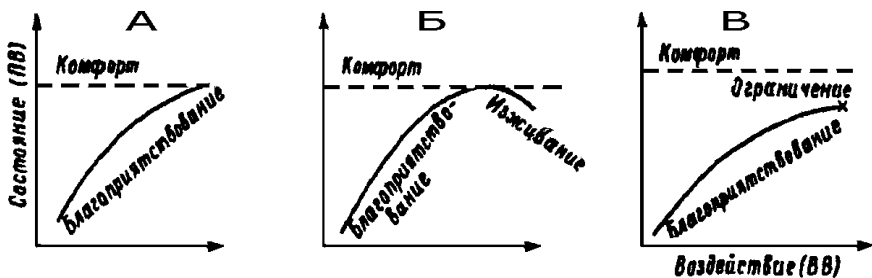


Рис. 5. Варианты неполного цикла приспособительного (адаптационного) взаимодействия:

А – благоприятствование–комфорт; Б – благоприятствование–комфорт–частичное изживание; В – благоприятствование–ограничение

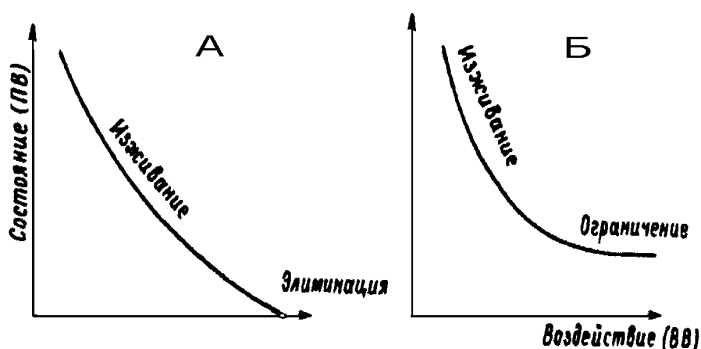


Рис. 6. Взаимодействие, выражающееся в изживании подчиненного вида:

А – изживание–элиминация; Б – изживание–ограничение.

Самоограничение возникает в период интенсивного роста растений, когда переход элементов минерального питания из недоступных в доступные для питания формы отстает от их потребления растениями, что приводит к существенной задержке или даже прекращению роста растений.

Самоблагоприятствование. Растения, меняя среду, не могут не влиять и сами на себя. Такое влияние должно проявляться прежде всего в эдификаторных синузиях, поскольку в первую очередь они определяют состояние биотопа. Комфортность возникает в результате трансформации среды в благоприятную для самих растений сторону. Явление благоприятствования мы обнаружили в сосновых и ольховых древостоях, в моховых и лишайниковых синузиях, в синузиях кислицы

(Ипатов, Кирикова, 1989). О самоблагоприятствовании свидетельствуют и данные, полученные Л. Я. Смоляницким (1977) при изучении формирования ковра сфагновых мхов.

Реально в сообществе все типы взаимодействия осуществляются одновременно и образуют сплошную систему.

ЛИТЕРАТУРА

Барнацкий В. Е. Роль срастания корней в дифференциации деревьев в лесу // Лесн. хоз-во. 1968. № 6. С. 10–17.

Ипатов В. С. Некоторые аспекты общественной жизни растений // Ботан. журн. 1967. Т. 52. № 1. С. 97–105.

Ипатов В. С. Дифференциация древостоя. 1 // Вестн. ЛГУ. 1968. № 21. С. 59–68.

Ипатов В. С. Дифференциация древостоя. 2. Выявление деформаций у кривых распределения деревьев по толщине // Вестн. ЛГУ. 1969. № 15. С. 44–53.

Ипатов В. С. Дифференциация древостоя. 3. Разложение кривых распределения деревьев по толщине на составляющие // Вестн. ЛГУ. 1970. № 3. С. 66–77.

Ипатов В. С. Некоторые вопросы теории организации растительного покрова // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 2. С. 184–195.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Самоблагоприятствование в растительном сообществе // Ботан. журн. 1989. Т. 74. № 1. С. 14–21.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Фитоценология. СПб, 1997. 316 с.

Кайрюкитис Л. А., Юодвалькис А. И. Явление смены характера взаимоотношений между индивидами внутри вида // Лесоведение и лесн. хоз-во. 1976. Вып. 11. С. 16–24.

Кищенко И. Опыт применения статистического метода к изучению строения древесно-астительных сообществ // Лесоведение и лесоводство. 1926. № 2.

Куркин К. А. Взаимоотношения растений в луговых фитоценозах: особенности, типы, механизмы // Экология. 1998. № 6. С. 419–423.

Любименко В. Н., Щеглова О. А., Булгакова З. П. Опыт над соревнованием за место у растений // Журн. Русск. ботан. об-ва. 1925. № 3, 4.

Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. Бриофилы – своеобразная экологическая группа растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1989. Т. 94. Вып. 4. С. 64–73.

Марков М. В. Экспериментальное изучение взаимоотношений между растениями в растительном сообществе // Экспериментальная геоботаника. Казань, 1965. С. 9–89.

Мильн А. Определение понятия конкуренция у животных // Механизмы биологической конкуренции. М., 1964. С. 55–81.

Мирошниченко Ю. М. Динамика и продуктивность пустынной растительности. Л., 1986. 158 с.

Одум Ю. Основы экологии. М., 1975. 740 с.

Смоляницкий Л. Я. Некоторые закономерности формирования дернины сфагновых мхов // Ботан. журн. 1977. Т. 62. № 9. С. 1262–1272.

Сукачев В. И. О внутривидовых отношениях в растительном мире // Бюл. МО-ИП. Отд. Биол. 1956. Т. 61. Вып. 2. С. 5–19.

Третьяков Н. В. Закон единства в строении насаждений. М.; Л., 1927.

Трофимец В. И., Ипатов В. С. Средообразующая роль лишайникового и мохового покровов в сухих сосняках // Ботан. журн. 1990. Т. 75. № 8. С. 1102–1110.

Харпер О. Некоторые подходы к изучению конкуренции растений // Механизмы биологической конкуренции. М., 1964. С. 11–54.

Шабана С. Н., Маслоброд С. Н. Некоторые биофизические особенности функционирования фитоценозов // Биоэлектрогенез и транспортные процессы у растений. Н. Новгород, 1991. С. 58–65.

Ястребов А. Б. Математическая модель роста дерева в древостое // Вестн. ЛГУ. 1988. Сер. 3. Вып. 3. № 17. С. 44–52.

Ястребов А. Б. О процессе дифференциации древостоя // Вестн. ЛГУ. 1989. Сер. 3. Вып. 1. № 3. С. 45–53.

Birch G. C. The meanings of competition // J. Amer. Nat. 1957. Vol. 91. N 5. P. 5–18.

Clements F. E., Shelford V. E. Bio-Ecology. New York, 1939. 165 p.

К ВОПРОСУ О МЕХАНИЗМАХ УСТОЙЧИВОСТИ И РАЗВИТИЯ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

А. М. Крышень

Институт леса Карельского научного центра РАН, Петрозаводск
kryshen@krc.karelia.ru

«Сообщество есть организация растений, имеющая своей функцией более полное, чем отдельным растением, использование производительных сил местообитания»

(В.Н. Сукачев, 1972, с. 21)

В основе предлагаемого к обсуждению вопроса лежит проблема отношения индивидуума и сообщества, которая до сих пор активно обсуждается в фитоценологии (см. например форумы в *Journal of Vegetation Science*: 2004. Vol. 15; 2006. Vol. 17; 2007. Vol. 18). Наиболее контрастно она проявляется в моделировании взаимоотношения растений; растительное сообщество соответственно определяется как система. В то же время любая система должна отвечать определенным критериям (Новосельцев, 2003). Принципиальными с точки зрения фитоценологии являются такие свойства системы, как целостность (в результате взаимодействия элементов системы образуется новое качество, отсутствующее у частей, и при этом каждая составная часть приобретает новое качество, отсутствующее у него вне данной системы) и неаддитивность (свойства системы невозможно свести к свойствам его частей и вывести лишь из них). Надо понимать, что применение современного математического аппарата и необходимость соотносить результаты различных исследований неизбежно ведут к формализации наблюдений и методов, а чрезмерная формализация исследований часто приводит к игнорированию указанных выше свойств целостности и неаддитивности и рассмотрению растительного сообщества как простого набора растений с определенными экологическими свойствами. Все это в свою очередь приводит к закономерному вопросу о месте фитоценологии в науке о растительности (Миркин и др., 2000; Ewald, 2003 и др.), так как теряется собственно объект фитоценологических исследований – сообщество.

Не останавливаясь на определении растительного сообщества (его давали многие исследователи, в том числе и с точки зрения системного подхода, – см., например: Норин, 1987; Василевич, 1983 и др.), перейду сразу к обсуждению механизмов устойчивости и развития растительного сообщества (в англоязычной литературе часто используется аналогичное по-

нятие – assembly rules). И здесь также встает вопрос: как понимать устойчивость растительного сообщества? Т.А. Работнов (1973) писал об устойчивости сообществ в случаях закономерных изменений их видового состава, количественного соотношения компонентов и продуктивности при сезонных, флюктуационных и демулационных изменениях. То есть, если происходящие после нарушения в сообществе процессы ведут к восстановлению исходной структуры сообщества, такое состояние следует считать устойчивым. С этим можно было бы согласиться, если бы при восстановлении коренного сообщества система не проходила через несколько стадий сукцессии (Т.А. Работнов, 1994, писал о трех стадиях восстановления елового леса после рубки), то есть имелся бы временной ряд сообществ различного типа. В этом случае говорить об устойчивости будет не совсем корректно и лучше применять термин «развитие» (Василевич, 1983), понимая под развитием качественные и необратимые изменения сообщества, в том числе изменение внутренних и внешних связей системы. Таким образом, вопрос заключается не только в том, как сообществу удается поддерживать свою целостность, но и в том, что и как определяет направление и скорость изменений его структуры. В научной литературе в этой связи говорится о многообразии взаимоотношений ценоэлементов (см., например: Работнов, 1996; Ипатов, Кирикова, 2000), значении конкуренции (Harper, 1977; Ипатов, Кирикова, 1997; Keddy et al., 2002; Grime, 2006 и др.) и организующей роли среды (Норин, 1991; Decocq, 2002; Korner, 2003; Grime, 2006 и др.). Указание на направление поиска ответа на поставленный выше вопрос есть уже в высказываниях основателя фитосоциологии И.К. Пачоского (1921, с. 18): «В основе растительного сообщества заложен принцип, имеющий в виду выгоду целого, а не составляющих его элементов» и В.Н. Сукачева, вынесенного мной в эпиграф. И если с этими положениями согласиться, то надо признавать то, что соединение видов для совместного существования и изменения сообщества во времени направлены на достижение его (сообщества) максимальной продуктивности в конкретных условиях. Приняв этот тезис (определяющую роль социального начала) за гипотезу, посмотрим, как процессы, происходящие в разнотипных фитоценозах, укладываются в общую для всех схему.

В фитоценологии применяются различные методы исследования структуры растительных сообществ. Наиболее распространены те из них, которые основаны на выполнении большого количества описаний и применении математических методов для анализа этих описаний. Достоинством этой группы методов является то, что объекты исследуются в своих естественных условиях и, что очень важно, большой объем работ переносится на камеральный период. В то же время такой под-

ход имеет очень серьезный недостаток – для применения математических методов необходимо формализовать наблюдения. Формализация это, по сути, упрощение, а в случае растительных сообществ – это, как правило, выделение элементов (растений) из системы и рассмотрение их в отрыве от сообщества. Безусловно, можно создавать модели развития сообщества, усложнять их, учитывая все большее и большее количество переменных, но при этом, чем сложнее модель, тем выше вероятность ее недостоверности из-за неверно заданных параметров, тем более что не всегда ясно, как учитывать характеристики среды. Очень хорошо сказал Дж. Джефферс (1981, с. 39) об увлечении моделированием сложных естественных систем: «Математическое моделирование настолько опьяняющее занятие, что «модельеру» очень легко отойти от реальности и увлечься применением математических языков к искусным абстрактным формам». Именно такие результаты мы все чаще и чаще наблюдаем в научных публикациях – за множеством сложных формул потерял биологический смысл исследуемого явления. Чаще всего встречается ошибка, когда в результате в общем-то корректного применения статистических методов наиболее часто встречающиеся события выдаются за общие закономерности.

Другая группа методов исследования растительных сообществ связана с постановкой эксперимента. Она хороша тем, что эксперимент может быть повторен другими исследователями и результаты экспериментов могут сравниваться и проверяться. Как правило, эксперимент ставится для ответа на конкретный вопрос, для подтверждения или опровержения гипотез, выработанных в том числе и с применением статистических методов. К сожалению, постановка эксперимента часто требует особых условий, далеких от реальных, или исследования проводятся с «вырванными» из сообщества растениями. И даже в этих случаях значимость экспериментальных данных в исследованиях структуры растительных сообществ трудно переоценить, так как зачастую только экспериментально можно проверить наличие и способы взаимосвязей растений друг с другом и со средой (см., например: Павлов и др. 1998).

Наибольшей ценностью, на мой взгляд, обладают долговременные наблюдения за сообществом. Основным недостатком таких исследований является их трудоемкость и длительность, но именно долговременные наблюдения могут дать ответ на вопрос о реальных процессах, происходящих в сообществах, и исключают ошибку, когда кратковременные случайные изменения выдаются за закономерные (Klotzli, 1995; Крышень, 2006 и др.).

Приведенное выше разделение методов на группы, конечно же, условно. Наиболее значимы результаты исследований, сочетающие инст-

рументальные и экспериментальные методы, долговременные наблюдения, моделирование и математическую обработку данных. Именно такой подход позволяет правильно интерпретировать результаты, исследовать закономерности развития сообщества и прогнозировать его развитие.

Нередко публикации по структуре растительных сообществ являются «побочным» продуктом подробного изучения узкого набора однотипных сообществ, направленного к тому же на решение прикладных задач. Необходимо понимать, что это должно накладывать ограничения на распространение выявленных закономерностей применительно к более широкому набору объектов. Представляемые в данной публикации результаты получены на основе многолетних исследований в совершенно разных по структуре и динамике растительных сообществах и на большом количестве объектов¹.

Первой группой таких объектов были лесные питомники, которые характеризуются периодическими разрушениями растительного сообщества, – несколько раз за сезон частичное или полное уничтожение надземной части напочвенного покрова с помощью ручных прополок и иногда с применением гербицидов, а один раз в 3–4 года полное механическое уничтожение растительного сообщества, сопровождающееся применением химикатов.

Второй – сообщества на ранних стадиях восстановления леса на концентрированных вырубках. Это уже совсем другие по динамике сообщества. Здесь идут естественные (без вмешательства человека) или регулируемые (посадка, агротехнические и лесоводственные уходы и т.п.) процессы восстановления сообщества после однократного полного или частичного его разрушения.

Третьей – спелые и коренные леса – сообщества, отличающиеся от названных выше естественной динамикой напочвенного покрова, определяемой в основном древесным ярусом. Здесь процессы протекают относительно медленно, а видимые изменения затрагивают, как правило, только часть сообщества, не меняя его в целом.

Лесные питомники. Цикл существования растительного сообщества полей лесных питомников выглядел следующим образом. Черный пар обрабатывался механически (боронование) и химически для уничтожения сорняков. В посевах первого года преобладали малолетние (одно-, двухлетние) сорняки, главным образом торица полевая, иногда крестовник обыкновенный. В посевах второго года происходила смена

¹ Краткость изложения и форма публикации не позволяет привести подробные данные по каждому объекту и исследованию, но все они опубликованы и ссылки на литературу приводятся.

доминантов, преобладали многолетние сорняки: пырей ползучий, хвощ полевой, щавелек и некоторые другие в зависимости от почвенных условий. В посевах третьего года обилие сорняков снижалось из-за усиливающего влияния самих семян, которые образовывали к этому времени плотные ряды, а к доминантам присоединялись полевика тонкая и иван-чай. На первый взгляд ситуация напоминала «классический» вариант зарастания залежей (Шенников, 1964), но периодически прерываемый. Приняв такую логику, изменения легко объяснить большей конкурентоспособностью многолетников, что подтверждается к тому же многочисленными публикациями (Crawley, May, 1987; Prach, Pysek, 1999 и др.), а преобладание малолетних трав в первый год – агротехническими приемами, призванными ослабить наиболее злостные сорняки, размножающиеся вегетативно.

Однако экспериментально было показано, что малолетние растения могут при определенных условиях успешно конкурировать с многолетними за пространство и сдерживать развитие последних. Применяя гербицид гол, который в очень низких дозах препятствовал росту только сорных растений семенного происхождения, мы получили практически полноценное по массе сообщество многолетников, перешагнув предполагаемую стадию сукцессии (рис. 1). Опыт, повторенный на различных полях, демонстрировал одни и те же закономерности, результаты отличались лишь составом многолетних растений. И все же это было бы всего лишь результатами эксперимента (а как отмечалось выше, эксперимент не всегда отражает реальные процессы), если бы не был описан питомник, где содоминировали торица и пырей на всех полях независимо от возраста посевов. Агротехника выращивания посадочного материала на этом питомнике отличалась тем, что контроль сорняков осуществлялся преимущественно ручными прополками, гербициды вносились только на паровые поля и в очень незначительных количествах. Внешне торица доминировала на всех полях лесного питомника независимо от возраста, но слабое присутствие пырея было обманчиво, его биомасса в разы превосходила биомассу всех остальных видов сообщества, но под землей (рис. 2). При этом масса живых семян в почве сравнима с массой надземной части фитоценоза, что еще раз подтверждает необходимость учета запаса семян в почве, на что неоднократно указывали многие исследователи (Марков, 2001; Diaz-Villa et al., 2003 и др.). Представленное сообщество лесного питомника, сочетающее высокую биомассу нескольких видов с большим запасом семян в почве, вполне можно обозначить как «идеальное» исходя из принципов устойчивости системы и ее продуктивности.

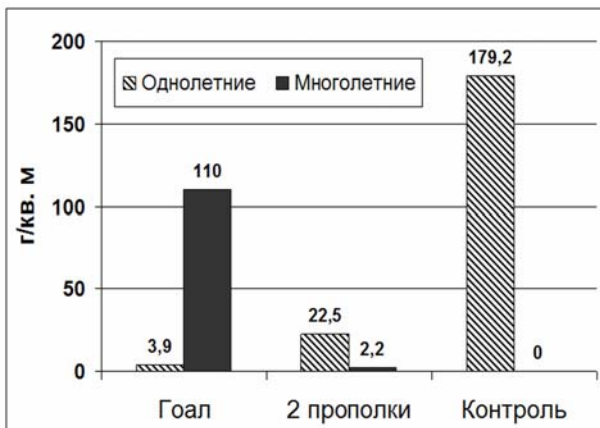


Рис. 1. Реакция многолетних видов сорных растений лесных питомников на довсходовое внесение гербицида гоал (0,5 кг/га), препятствующего развитию растений семенного происхождения.

По оси абсцисе – вариант опыта, по оси ординат – масса сорных растений в воздушно-сухом состоянии (г/м²)

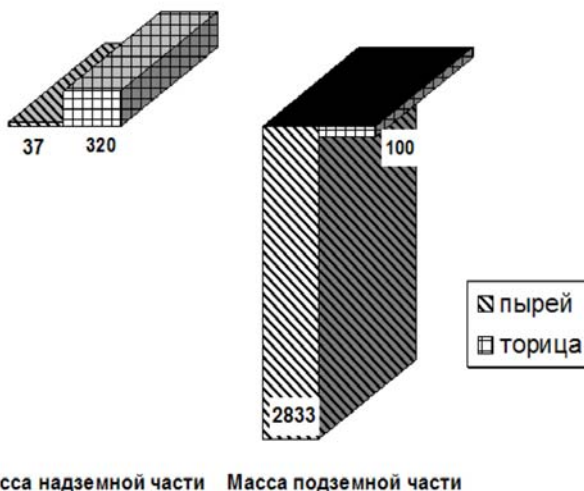


Рис. 2. Структура биомассы сорных растений «идеального» (минимум применения гербицидов, контроль сорняков – ручные прополки) лесного питомника.

Числа на диаграмме – биомасса (г/м²) в воздушно-сухом состоянии

Нормальное существование любой ценопопуляции предполагает ее способность все время себя воспроизводить. В периодически частично разрушаемых сообществах успех вида обеспечивается способностью быстро занимать освободившееся пространство. Фактически для этого есть два эффективных способа – высокая семенная продуктивность и вегетативная подвижность. У торицы полевой и пырея ползучего мы столкнулись с разными стратегиями переживания мощного и постоянного антропогенного воздействия. Но главное здесь не противостояние различных стратегий существования в условиях повторяющихся деструкций растительного покрова, а в способности ценопопуляций регулировать свое состояние, в том числе и в зависимости от состояния ценопопуляций других видов.

Просто высокая семенная продуктивность не может обеспечить эффективное поддержание численности ценопопуляции. Каким бы высоким ни было содержание семян в почве, если они прорастают одновременно, запас истощается мгновенно и однократная ручная прополка может фактически уничтожить ценопопуляцию. Как решается это проблема? Частично за счет двух приспособлений торицы: быстрая вегетация и прорастание семян только с определенной глубины. Таким образом сохраняется достаточный их запас, а при бороновании часть семян снова попадает в зону прорастания. Но боронование проводится только на паровых полях, а ручная прополка посевов – несколько раз за сезон и каждый раз после прополки восстанавливается покров из торицы. У мари белой (другого очень распространенного на полях питомников сорняка) образуются семена с различным периодом покоя, экспериментально было показано, что у семян торицы такая дифференциация отсутствует. Можно было бы предположить, что они реагируют на свет, который начинает интенсивно поступать после прополки, но экспериментально было показано, что у торицы на свет обратная реакция – на свету ее семена не прорастают вовсе. В то же время экспериментально было показано, что семена торицы отрицательно реагируют на слабые концентрации вытяжек из надземных частей сорняков (в том числе и самой торицы), и именно такое приспособление позволяет семенам абсолютно точно распознавать, занято место или свободно (Крышень, 1993, 1996). Подтверждением того, что реакция семян на выделения (смывы) из надземных частей растений – тонкий механизм распознавания занято место или свободно, являются следующие, также экспериментальные, наблюдения: 1) вытяжка из подземных частей влияла на прорастание семян только в значительно больших концентрациях; 2) после промывания водой обработанных семян их энергия прорастания была даже выше, чем на контроле (смоделирована ситуация ручной прополки); 3) наиболее сильная реакция семян была на вытяжки

из надземных частей растений видов, близких по биологии, в том числе из надземной части растений самой торицы. Но уникальным кажется то, что 4) семена торицы полевой положительно (!) реагируют на слабые концентрации вытяжки из семян и проростков сосны обыкновенной, что может объяснить ее преимущественное прорастание по посевным строчкам и одновременно с сосной и елью. Такая реакция торицы при внешнем сходстве ее всходов со всходами хвойных, мешая проведению ручных прополок, в сочетании с быстрой вегетацией и способностью ее семян дозревать на сорванных растениях обеспечивает доминирование вида на полях лесных питомников.

Второй, абсолютно иной, способ существования в условиях периодически разрушаемого сообщества демонстрирует пырей ползучий. Вегетативная подвижность и чрезмерно высокая именно вегетативная продуктивность обеспечивают этому виду успех в конкурентной борьбе с другими сорняками (Крышень, 1990, 1993). Экспериментально было выявлено, что из 34-см отрезка корневища за год выросло 18 м (!). При этом отрезки корневища пырея, имеющие всего одну почку, в большинстве своем прекрасно прорастают. Аккуратная раскопка корневищ показала, что они не отклоняются от препятствия в виде корней других растений, а успешно прорастают сквозь них. Таким образом, в отличие от тонкого механизма саморегуляции у ценопопуляции торицы полевой в случае с пыреем наблюдается достаточно грубый механизм, основанный на конкурентной силе. Но, что удивительно, столь мощный конкурент, как пырей, все же проигрывает торице и другим видам борьбу за надземное пространство. Можно было бы решить, что ценопопуляция пырея в принципе не может иметь высокую густоту, но на полях питомников достаточно часто встречаются участки с проективным покрытием пырея более 40–50%. Учитывая все эти данные, как, если не социальными моментами, можно объяснить то, что мощный конкурент уступает пространство другим видам, которые слабее его по всем параметрам?

Описанные выше абсолютно разные по своей природе приспособления обеспечивают воспроизводство и стабильное существование ценопопуляций отдельных видов, но эти примеры не раскрывают механизмов поддержания высокопродуктивного состояния всего фитоценоза. Всего на питомниках Карелии произрастают более 70 видов сорных растений, но доминируют на различных участках не более 15. Экспериментально и с помощью математических методов было показано, что их взаимоотношения непостоянны и исход конкурентной борьбы этих видов зависит от конкретных условий произрастания (Крышень, 1993, 1995). Фактически сложилась растительная система, в которой преимущество получает вид, способный максимально продуктивно использовать условия среды. Веду-

шим фактором структуры растительного сообщества на питомниках является агротехнический (антропоический) вклад его в варьирование структуры сообщества – около 25%. Значим также почвенный фактор – около 20%: в типичных условиях доминирует пырей, более влажные почвы дают преимущество хвощу полевому, кислые – щавельку и т.п. (Крышень, 1993, 1994). Таким образом, складывается многовидовое полидоминантное сообщество, продуктивность которого обеспечивается достаточно широким набором видов, различающихся по экологии и биологии и покрывающих широкий спектр разнообразных факторов. Поскольку факторы меняются резко и непредсказуемо, набор потенциальных доминантов достаточно высок, а их приспособления к подобным условиям существования разнообразны (от тонких – реакция на химические выделения растений, до очень грубых – мощной вегетативной подвижности и жизнеспособности мелких вегетативных частей растений). Пожалуй, общим для большинства сорных видов полей питомника является способность быстро реагировать на изменение условий существования.

Питомники – это пример существования сообщества в экстремальных условиях, где следовало бы ожидать хаотичной смены видов, но за годы существования в условиях периодических деструкций сложился определенный набор видов и определенные взаимосвязи их друг с другом и со средой, обеспечивающие продуктивность сообщества и самовоспроизводство всех ценопопуляций. Деятельность человека всегда направлена на сокращение массы сорных растений в пользу культивируемых, но до появления высокоэффективных гербицидов широкого диапазона действия сообщество сорных растений перестраивалось и приспособлялось к хозяйственным мероприятиям. На мой взгляд, основным таким приспособлением является сосуществование совершенно разных по биологии трав, с совершенно разными приспособительными реакциями на внешние воздействия.

Другим принципиально отличающимся от питомника растительным сообществом является вырубка. Вырубка – это стадия восстановления лесного сообщества, продолжающаяся от момента рубки древостоя до смыкания крон древесных растений. Основное отличие заключается в том, что здесь нет периодических разрушений сообщества, а идет его восстановление – направленное изменение. На вырубках совершенно другой набор видов, и, несмотря на то, что некоторые из характерных обитателей питомника заносятся сюда и могут даже некоторое время иметь высокое обилие, они никогда не будут доминировать и присутствие их кратковременное. Даже пырей ползучий, имеющий принципиально такие же приспособления (вегетативную подвижность), как типичные доминанты вырубков вейники лесной и наземный, а также луговик извилистый, не мо-

жет с ними конкурировать за пространство вырубки. Пожалуй, только полевица тонкая и иван-чай типичны для вырубок и в то же время являются доминантами санитарных полос и краев полей питомников преимущественно с трехлетними посевами, то есть участков питомников, расположенных за пределами наиболее активной хозяйственной деятельности.

Восстановление лесной растительности на вырубках часто приводят как пример того или иного типа сукцессии. Так, А.П. Шенников (1964) относит его к эндоэкогенетическим сменам, то есть изменения структуры сообщества обусловлены изменениями местообитания, которые в свою очередь вызваны жизнедеятельностью сообщества. Как возможная указывается причина смены одного фитоценоза другим из-за изменения среды доминантами таким образом, что она становится неблагоприятной для них самих (Раменский, 1971). Такой вариант развития сообщества, когда ценопопуляция меняет среду в сторону неприемлемого для себя состояния, можно представить только в одном случае – при истощении местообитания, но на вырубках все происходит с точностью до наоборот – идет восстановление почвы, накапливается органика. Поэтому логичнее кажется другой механизм – изменение среды предыдущими видами таким образом, что она становится благоприятной или по крайней мере доступной для видов последующих стадий (модель способствования по: J. Connell и R. Slatyer, 1977), которые являются в свою очередь более сильными конкурентами. Такой вариант вполне логичен, например, в жарком климате, когда кустарничковая растительность предохраняет всходы древесных растений (наиболее уязвимая жизненная стадия) от перегрева и иссушения (Gomez-Aragicio et al., 2005). Однако на этапе формирования сомкнутых молодняков все виды, участвующие в формировании сообщества вейниковой вырубке, произрастают на ней или в непосредственной к ней близости в сходных условиях экотопа. Кроме того, доминанты, определяющие изменения структуры изучаемых сообществ, обладают широкой экологической амплитудой, и изменения условий произрастания, произведенные одним из видов, не могут быть решающими для внедрения в сообщество другого. То есть предложенный механизм изменения структуры сообщества не объясняет, как соседствующие виды с широкой, в значительной степени перекрывающейся экологической амплитудой сменяют друг друга в процессе развития сообщества на вырубке, тем более что происходит не вытеснение, а, скорее, взаимное дополнение видов, и к тому же изменения на различных вырубках или в разные периоды на одной и той же вырубке разнонаправлены. Б.М. Миркин с коллегами (2000) рассматривает сукцессию на вырубке как пример простой автогенной развивающейся по модели толерантности (все участвующие в формировании сообщества виды имеют равные возможности, но

остаются и постепенно занимают ведущее положение те, которые наиболее устойчивы к изменениям среды), то есть среда выступает неким фильтром. Эта модель на первый взгляд кажется адекватно описывающей динамику растительного сообщества на ранних стадиях восстановления растительности, и применение статистических методов даст именно такую картину (см., например: Jones, del Moral, 2005), но долговременные наблюдения на постоянных опытных участках показали, что и эта модель далека от реальности, о чем речь пойдет дальше. Есть еще модель торможения (виды тормозят развитие других до тех пор, пока сами не ослабнут), которая на первый взгляд также может быть применена для описания изменений, происходящих на вырубке, так как имеется достаточно четкий цикл развития доминирующих злаков. То, что все модели эндогенной сукцессии, предложенные J. Connell и R. Slatyer (1977), могут быть применены при описании процессов, происходящих на вырубке, неудивительно – они являются хорошей иллюстрацией попыток переноса закономерностей взаимодействия отдельных видов на все сообщество. Т.А. Работнов (1983) и В.И. Василевич (1983) сукцессию на вырубке приводят в качестве примера экзогенной сукцессии. Такой подход основан на том, что начало процессам положено мощным внешним воздействием и его последствия ощущаются достаточно длительное время. В.Н. Сукачев (1972), также рассматривая вырубку в качестве примера экзогенной сукцессии, отмечал, что здесь присутствует и сингенез, и эндогенез, и заключает, что все эти три процесса, «действуя одновременно и накладываясь один на другой, чрезвычайно разнообразят и усложняют сукцессию биогеоценозов» (с. 374).

Проиллюстрировать процессы развития сообщества на вырубках можно девятилетними наблюдениями за формированием растительного покрова на изначально очень контрастных постоянных пробных площадях (ППП), одна из которых заложена на месте сжигания порубочных остатков, где закономерно наблюдалось значительное участие иван-чая. Постепенно в сообщество на этой ППП внедрялись полевница тонкая и вейник лесной, последний к 9 году имел уже большее проективное покрытие, чем иван-чай. На вплотную примыкающей к этой ППП изначально сформировалось типичное для района исследования злаковое сообщество с доминированием полевницы и вейника, постепенно происходит заселение участка иван-чаем. На обеих площадках в течение 9 лет развитие шло таким образом, что происходило выравнивание долей преобладающих видов, в том числе и за счет проникновения и разрастания видов из соседних участков (напомню, что приведен пример наиболее контрастных изначально ППП, в других случаях выравнивание происходило еще быстрее). За это время коренным образом отличавшиеся по составу и строению ППП приобрели сходный облик (рис. 3).

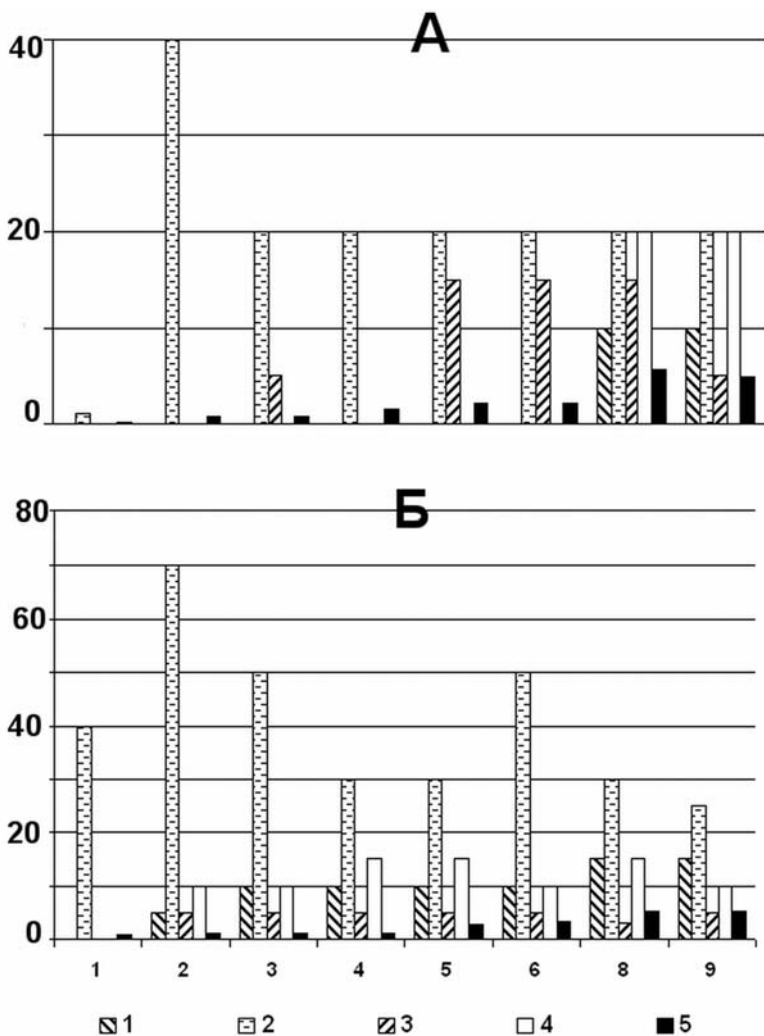


Рис. 3. Изменение проективного покрытия доминантов и групп видов на примыкающих вплотную друг к другу ППП:

А – ППП расположена на месте сжигания порубочных остатков; Б – растительный покров на ППП развивался без воздействия огня. По оси абсцисс – возраст вырубki, лет; по оси ординат проективное покрытие в %.

Виды: 1 – полевица тонкая; 2 – вейник лесной; 3 – иван-чай; 4 – древесные; 5 – другие

Приведенная иллюстрация процессов противоречит общепринятым теориям об абсолютном преобладании злаков на вырубке, а также некоторым гипотезам, выдвинутым нами в процессе исследований. Так, по результатам факторного анализа и некоторых других статистических исследований достоверным было конкурентное вытеснение злаков иван-чаем. И это как раз тот случай, когда наиболее часто встречающиеся случаи выдавались за закономерные. На самом деле независимо от первоначальных условий и соотношения видов на вырубках формируются сообщества, как правило, с 2–3 наиболее продуктивными в конкретных условиях доминирующими видами. С механистической точки зрения, представляющей фитоценоз как простую систему взаимодействующих объектов, подобные процессы не поддаются объяснению. Но если допустить, что в результате объединения и совместной жизнедеятельности растений происходит образование нового качества – сообщества (добавить социальный аспект), то целесообразность наличия нескольких высокопродуктивных с широкой экологической амплитудой доминантов становится очевидной (Раменский, 1971). Поскольку формирование и развитие сообщества проходит под одновременным влиянием множества факторов, именно такая его организация способствует максимальной реализации ресурсов изменяющейся среды, так как имеет более широкие пределы высокопродуктивного существования.

Еще один немаловажный результат исследований на вырубках хотелось бы отметить особо. Комплексное применение различных методов достаточно четко продемонстрировало усиление с возрастом роли внутреннего (ценотического, социального) фактора в развитии сообщества. Этот фактор становится ведущим с момента образования древесного яруса (Крышень, 2006).

В фитоценологической литературе достаточно широко распространено мнение о жестко (генетически) детерминированной конкурентоспособности видов (Кан Ихи, 1964; Gurevitch, Taub, 1996; Keddy et al., 2002 и др.). Наши исследования как на вырубках (Крышень, 2006), так и в питомниках (Крышень, 1993) показали, что результат взаимоотношений видов с относительно высоким обилием зависит от конкретных условий местообитания (Callaway, 1998; Hooper, 1998; Runk et al., 2004; Gaucherand et al., 2006 и др.). И действительно, если конкурентоспособность видов жестко детерминирована, то развитие сообщества неизбежно должно приводить к одновидовым или по крайней мере маловидовым сообществам с единственным доминантом. Но разве может быть устойчивым такое сообщество, если оно существует в изменчивых условиях? Как только внешние условия достигают критического для этого вида уровня, его обилие резко снижается, и вся система резко снижает по крайней мере на

какое-то время продуктивность. Поэтому гораздо надежнее с точки зрения продуктивности и устойчивости (развития) системы сосуществование нескольких высокопродуктивных видов, расширяющих экологическую амплитуду устойчивости сообщества и позволяющих более полно использовать ресурсы местообитания. Именно так устраивается фитоценотическая система на вырубках и в питомнике, отличие лишь в контрастности свойств доминирующих видов, что в свою очередь логично объясняется резкостью изменения условий среды. И если на питомниках изменения внешних условий столь часты и сильны, что задействуются разнообразные регуляторные механизмы сообщества, то на вырубках после катастрофического разрушения идет достаточно быстрая настройка системы под условия местообитания, а затем и его (местообитания) изменения в сторону повышения продуктивности. В первые годы видовой состав на отдельных участках вырубок из года в год меняется значительно (Крышень, 2006), иллюстрируя феномен «карусели» (van der Maarel, Sykes, 1997; Маслов, 2001; Otsus, Zobel, 2002 и др.). В это же время взаимоотношения доминантов растительного сообщества не постоянны, и исход борьбы за пространство, которое представляется как интегральный ресурс (Работнов, 1992; Schwinning S., Weiner J. 1998), зависит от конкретных условий. Но внешне хаотичные «движения» сообщества на различных участках вырубки достаточно быстро выравнивают ситуацию, формируя олигодоминантное сообщество из видов близкой экологии. На севере на вырубках сообщество формируется из нескольких доминирующих видов таежных кустарничков, в средней тайге доминируют злаки и иван-чай, в южной к ним присоединяются виды крупнотравья. M. Werger с соавторами (2002) продемонстрировал, как на ранних стадиях сукцессии формируются сообщества, способные максимально использовать свет, сочетая растения различной высоты и морфологии. Какое-то время в напочвенном покрове вырубок содоминируют древесные виды, затем они выходят из пространства травянистых растений и формируют древесный ярус, который начинает играть ведущую роль в ряду всех факторов, определяющих структуру травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов. То есть формирование древесного яруса коренным образом меняет ситуацию, наступает следующий этап развития лесного сообщества. Меняются и механизмы устойчивости и развития сообщества. В таежной зоне движение к климаксу ведет к внешне упрощенному строению сообщества. Зрительный эффект упрощенности образуется за счет снижения видового разнообразия. В северных широтах при недостатке солнечной энергии система уже не может обеспечить свою устойчивость простым, но затратным способом – увеличением видового разнообразия (Одум, 1975). Здесь гораздо эффективнее обеспечить устойчивость эди-

фикаторных, наиболее продуктивных в конкретных условиях ценопопуляций. Внутренняя структура каждой ценопопуляции усложняется за счет возрастной дифференциации, а структура сообщества в целом – за счет мозаичности (Watt, 1947; Носова, 1987; Clark et al., 2003; Piovesan et al., 2005; Kembel, Dale, 2006; Larson, Franklin, 2006 и др.) и образования многочисленных устойчивых связей между организмами внутри биоценоза. Общеизвестным механизмом устойчивости климаксовых лесных сообществ является оконная динамика. Следует, однако, признать комплексность условий окон и множественность факторов, обеспечивающих воспроизводство главных древесных пород, а следовательно, и состав, и структуру напочвенного покрова (Ипатов, Кирикова, 1981; Георгиевский, 1995; Battles, Fahey, 1995; Kneeshaw, Bergeron, 1998; Vandenberghe et al., 2006 и др.), а соответственно и сложность, и многообразие вариантов такого механизма. Состав доминантов (наиболее продуктивных видов) так же, как и в случае питомников и вырубок, определяется богатством и влажностью почвы, только масштаб выделов другой – соразмерный доминантам.

Таким образом, рассмотрев структуру трех принципиально отличающихся по динамике типов растительных сообществ, мы обнаруживаем различные пути поддержания их устойчивости или развития, определяемые уровнем и частотой фитосоциальных стрессов². В питомниках и на рубках, несмотря на внешне хаотичное изменение в короткие промежутки времени, сообщество все же приходит к определенному состоянию, которое характеризуется доминированием нескольких наиболее продуктивных в данных условиях и на данном этапе развития видов. Во всех случаях различными методами было продемонстрировано отсутствие жестко детерминированного результата конкурентных взаимодействий доминирующих видов и разнообразие жизненных стратегий³ доминантов. В условиях нестабильной среды, когда внешние факторы доминируют в структуре системы, устойчивые конкурентные цепочки создавали бы жесткий, но «хрупкий каркас» сообщества. Любое внешнее воздействие, достаточно сильное, чтобы снизить численность и продуктивность одного доминанта, неминуемо должно привести к длительному

² Фитосоциальный стресс – состояние системы, характеризующееся многообразными и сложными взаимодействиями элементов растительного сообщества, направленными на уравнивание происходящих в нем процессов, – определение, аналогичное таковому в биологических и общественных науках. По Korner (2003), «стресс» – критический уровень лимитирующего фактора. Понятие заимствовано из технических наук, что, на мой взгляд, в фитоценологии нелогично.

³ Стратегия жизни – совокупность приспособлений, свойств, черт, обеспечивающих виду возможность обитать совместно с другими организмами и занимать определенное положение в соответствующем ценозе (Работнов, 1975).

кризису системы. Но если система состоит из видов, не исключających, а дополняющих друг друга, то изменение внешних условий приводит к тонкой и быстрой ее настройке путем изменения обилия доминантов – таким образом расширяются границы (временные и пространственные) высокопродуктивного состояния системы – растительного сообщества. При формировании древесного яруса внутренние факторы структуры сообщества начинают доминировать и включаются другие механизмы развития сообщества. В таежной зоне система стремится обеспечить свою устойчивость за счет устойчивости ценопопуляции древесного эдификатора, который в свою очередь определяет строение нижних ярусов. В основе устойчивости климаксовых лесных сообществ лежит внутривидовая изменчивость эдификатора и оконная динамика (пространственная и «временная» неоднородность).

Особо необходимо отметить, что нельзя исследовать структуру сообщества в отрыве от его положения в пространстве и во времени. Несмотря на наличие некоторых общих закономерностей в развитии сообществ, пространственно-временные координаты в значительной степени определяют видовой состав, а также масштаб и продолжительность изменений структуры.

Работы выполнялись при поддержке РФФИ (02-04-48467, 06-04-48599).

ЛИТЕРАТУРА

- Василевич В.И.* Очерки теоретической фитоценологии. Л., 1983. 247 с.
- Георгиевский А.Г.* Динамика растительности окон в ельниках-черничниках южной тайги // Ботан. журн. 1995. Т. 80, № 4. С. 8–19.
- Джеффферс Д.* Введение в системный анализ: применение в экологии. М., 1981. 252 с.
- Ипатов В.С., Кирикова Л.А.* Фитоценология. СПб, 1997. 316 с.
- Ипатов В.С., Кирикова Л.А.* Влияние сквозистости полога древостоя на характер напочвенного покрова в зеленомошно-лишайниковых сосняках // Экология. 1981. № 3. С. 39–45.
- Ипатов В.С., Кирикова Л.А.* Классификация отношений между растениями в сообществах // Ботан. журн. 2000. Т. 85, № 7. С. 92–100.
- Кан Ихси С.* Конкуренентоспособность растений, ее наследуемость и некоторые связанные с ней проблемы // Механизмы биологической конкуренции. М., 1964. С. 309–331.
- Крышень А.М.* Сорные растения лесных питомников Карелии и борьба с ними. Петрозаводск, 1990. 46 с.
- Крышень А.М.* Сорная растительность лесных питомников Карелии (взаимоотношения сорных растений и их влияние на сеянцы *Pinus sylvestris* L.). Дис. ... канд. биол. наук. СПб, 1993. 200 с.

Крышень А.М. Изучение структуры растительного покрова лесного питомника. Ч. 1. Влияние агротехники, почвенных и погодных условий // Вестник Санкт-Петербургского университета. Сер. 3. Биолог. 1994. Вып. 2. С. 40–48.

Крышень А.М. Изучение структуры фитоценоза лесного питомника. Ч. 2. Использование дисперсионного и корреляционного анализа для изучения взаимоотношений сорных растений // Вестник Санкт-Петербургского университета. Сер. 3. Биолог. 1995. Вып. 1. С. 97–99.

Крышень А.М. Фитоценологические особенности *Spergula arvensis* (Caryophyllaceae) // Ботан. журн. 1996. № 10. С. 45–52.

Крышень А.М. Растительные сообщества вырубок Карелии. М., 2006. 264 с.

Марков М.В. Особенности взаимодействия активной и пассивной частей популяций у некоторых жизненных форм цветковых растений // Экология. 2001. № 5. С. 331–338.

Маслов А.А. Пространственно-временная динамика популяций растений: новый подход к изучению механизмов сукцессии // Актуальные проблемы геоботаники. Современные направления исследований в России: методология, методы и способы обработки материалов. Петрозаводск, 2001. С. 129–130.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И. Современная наука о растительности. М., 2000. 264 с.

Новосельцев В.И. Системный анализ: современные концепции (второе издание, исправленное и дополненное). Воронеж, 2003. 360 с.

Норин Б.Н. Некоторые вопросы теории фитоценологии. Ценотическая система, ценотические отношения, фитогенное поле // Ботан. журн. 1987. Т. 72, № 9. С. 1161–1174.

Норин Б.Н. Структурно-функциональная организация фитоценозов // Ботан. журн. 1991. Т. 76, № 4. С. 526–536.

Носова Л.М. О горизонтальной структуре сосновых культур на дерново подзолистых почвах // Динамика естественных и искусственных лесных биогеоценозов Подмосковья. М., 1987. С. 5–25.

Одум Ю. Основы экологии. М., 1975. 740 с.

Павлов В.Н., Онищенко О.И., Аксенова В.Г. и др. Роль конкуренции в организации альпийских фитоценозов Северо-Западного Кавказа: экспериментальный подход // Журн. общей биологии. 1998. Т. 95. № 5. С. 453–476.

Пачоский И.К. Основы фитосоциологии. Херсон, 1921. 346 с.

Работнов Т.А. Изучение ценологических популяций в целях выяснения «стратегий жизни» видов растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80, № 2. С. 5–17.

Работнов Т.А. Факторы устойчивости наземных фитоценозов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1973. Т. 78, Вып. 4. С. 67–76.

Работнов Т.А. Фитоценология. М., 1983. 296 с.

Работнов Т.А. Является ли объем физической среды ресурсом для растения? // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1992. Т. 97. Вып. 5. С. 81–82.

Работнов Т.А. Еловый лес как трехстадийная сукцессионная система // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99. Вып. 2. С. 53–60.

Работнов Т.А. Влияние одних растений на другие при совместном произрастании в фитоценозах // Журн. общей биологии. 1996. Т. 57, № 3. С. 376–380.

Раменский Л.Г. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л., 1971. 334 с.

Сукачев В.Н. Избранные труды. Л., 1972. Т. 1. 418 с.

Шенников А.П. Введение в геоботанику. Л., 1964. 447 с.

Battles J.J., Fahey T. Spatial patterning in the canopy gap regime of a subalpine *Abies-Picea* forest in the northeastern United States // *J. of Vegetation Science*. 1995. Vol. 6. P. 807–814.

Callaway R.M. Competition and facilitation on elevation gradients in subalpine forests of the northern Rocky Mountains, USA // *Oikos*. 1998. Vol. 82. № 3. P. 561–573.

Clark D.F., Antos J.A., Bradfield G.E. Succession in sub-boreal forests of West-Central British Columbia // *J. of Vegetation Science*. 2003. Vol. 14. № 5. P. 721–732.

Connell J.H., Slatyer R.O. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization // *American Naturalist*. 1977. Vol. 111. № 982. P. 1119–1144.

Crawley M.J., May R.M. Population dynamics and plant community structure: competition between annuals and perennials // *J. of Theor. Biol.*, 1987. Vol. 125. № 4. P. 475–489.

Decocq G. Patterns of plant species and community diversity at different organization levels in a forested riparian landscape // *J. of Vegetation Science*. 2002. Vol. 13. № 1. P. 91–106.

Diaz-Villa M.D., Maranon T., Arroyo J., Garrido B. Soil seed bank and floristic diversity in a forest-grassland mosaic in southern Spain // *J. of Vegetation Science*. 2003. Vol. 14. № 5. P. 701–709.

Ewald J. A critique for phytosociology // *J. of Vegetation Science*. 2003. Vol. 14. № 2. P. 291–296.

Gaucherand S., Liancourt P., Lavorel S. Importance and intensity of competition along a fertility gradient and across species // *J. of Vegetation Science*. 2006. Vol. 17. № 4. P. 455–464.

Grime J. P. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences // *J. of Vegetation Science*. 2006. Vol. 17. № 2. P. 255–260.

Gurevitch J., Taub D. Competition and genetic background in a rapid-cycling cultivar of *Brassica rapa* (Brassicaceae) // *American Journal of Botany*. 1996. Vol. 83. № 7. P. 932–938.

Gymez-Aparicio L., Gymez J.M., Zamora R., Boettinger J. L. Canopy vs. soil effects of shrubs facilitating tree seedlings in Mediterranean montane ecosystems // *J. of Vegetation Science*. 2005. Vol. 16. P. 191–198.

Harper J. L. *Population Biology of Plants*. London; New York; San Francisco, 1977. 892 p.

Hooper D.U. The role of complementary and competition in ecosystem responses to variation in plant diversity // *Ecology*. 1998. P. 704–719.

Jones C.C., del Moral R. Effects of microsite conditions on seedling establishment on the foreland of Coleman Glacier, Washington // *J. of Vegetation Science*. 2005. Vol. 16. P. 293–300.

Keddy P., Nielsen K., Weiher E., Lawson R. Relative competitive performance of 63 species of terrestrial herbaceous plants // *J. of Vegetation Science*. 2002. Vol. 13. № 1. P. 5–16.

Kembel S. W., Dale M. R. T. Within-stand spatial structure and relation of boreal canopy and understorey vegetation // *J. of Vegetation Science*. 2006. Vol. 17. № 6. P. 783–790.

Klotzli F. Projected and chaotic changes in forest and grassland plant communities. Preliminary notes and theses // *Ann. Bot.* 1995. Vol. 53. P. 225–231.

Kneeshaw D., Bergeron Y. Early response of *Abies balsamea* seedlings to artificially created openings // *J. of Vegetation Science*. 1998. Vol. 9. № 4. P. 543–550.

Korner C. Limitation and stress – always or never? // *J. of Vegetation Science*. 2003. Vol. 14. № 2. P. 141–143.

Larson J.A., Franklin F.J. Structural segregation and scales of spatial dependency in *Abies amabilis* forests // *J. of Vegetation Science*. 2006. Vol. 17. № 4. P. 489–498.

Otsus M., Zobel M. Small-scale turnover in a calcareous grassland, its pattern and components // *J. of Vegetation Science*. 2002. Vol. 13. № 2. P. 199–206.

Piovesan G., Di Filippo A., Alessandrini A. et al. Structure, dynamics and dendroecology of an old-growth *Fagus* forest in the Apennines // *J. of Vegetation Science*. 2005. Vol. 16. № 1. P. 13–28.

Prach K., Pysek P. How do species dominating in succession differ from other? // *J. of Vegetation Science*. 1999. Vol. 10. № 3. P. 383–392.

Runk K. et al. Do different competitive abilities of three fern species explain their different regional abundances? // *J. of Vegetation Science*. 2004. Vol. 15. № 3. P. 351–356.

Schwinning S., Weiner J. Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants // *Oecologia*. 1998. Vol. 113. № 4. P. 447–455.

Vandenbergh C., Frelechoux F., Gadallah F., Buttler A. Competitive effects of herbaceous vegetation on tree seedling emergence, growth and survival: Does gap size matter? // *J. of Vegetation Science*. 2006. Vol. 17. № 4. P. 481–488.

Van der Maarel E., Sykes M.T. Rates of small-scale species mobility in alvar limestone grassland // *J. of Vegetation Science*. 1997. Vol. 8. P. 199–208.

Watt A.S. Pattern and process in the plant community // *The J. of Ecology*. 1947. Vol. 35. № 1. P. 1–22.

Wenger M.J. A., Hirose T., During H.J. et al. Light partitioning among species and species replacement in early successional grasslands // *J. of Vegetation Science*. 2002. Vol. 13. № 5. P. 615–626.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ШКАЛ В ГЕОБОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ

А. Ю. Королюк

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, Новосибирск
akorolyuk@csbg.nsc.ru

Основы создания и применения экологических шкал в России были заложены Л. Г. Раменским, первый их вариант представлял территорию европейской части страны (Раменский и др., 1956). По мере накопления новых данных стали создаваться региональные шкалы (Цаценкин, 1967, 1970; Цаценкин, Касач, 1970; Методические указания..., 1974, 1978; Седедец, 2000).

Опыт использования экологических шкал имеет недолгую историю. Появление монографии Л. Г. Раменского и его учеников вызвало бурную теоретическую дискуссию. Основные проблемы в использовании шкал были проанализированы А. А. Ниценко (1957). Как достоинства взглядов Л. Г. Раменского на растительный покров и разработанных им экологических шкал отмечались следующие:

1. Стремление связать растительность с особенностями местообитания путем тонкого анализа видового состава.

2. Утверждение о том, что для выделения синтаксонов растительности недостаточно использования нескольких доминирующих видов. Для классификации и типизации растительных сообществ необходим тщательный анализ всего флористического состава.

3. Вывод об экологической неоднородности формации в традиционном понимании советских геоботаников.

В то же время А. А. Ниценко отметил ряд недостатков экологических шкал.

1. Для построения шкал использовалась шкала проективного покрытия, причем в области малых покрытий она достаточно детальна и требует определения десятых долей процента. Точное определение проективного покрытия видов на пробных площадках является трудоемким процессом и при массовом сборе материалов становится невозможным. Кроме того, и это более важно, обилие или проективное покрытие видов не является постоянным признаком фитоценозов и изменяется как внутри вегетационного сезона, так и в разные годы. Предложенная дробность шкалы проективного покрытия не позволяет использовать для построения и дополнения шкал большую часть доступных геоботанических описаний. Субъективность оценок покрытия, особенно в маршрутных условиях, не вызывает сомнений. Полностью избежать ошибок, связанных с неправильным определением покрытия растений, можно лишь в случае использования признака присутствия – отсутствия ви-

да, но в данном случае теряется индикационное значение доминирования того или иного растения.

2. Разработчиками экологических шкал абсолютизировались экологические связи растительности и недооценивались фитоценоотические. Этот недостаток можно считать достоинством, если мы анализируем отношения растительности и факторов среды.

3. Шкалы строились без точных определений экологических факторов. Как показывают исследования, большинство экологических факторов, это относится и к часто используемым градиентам увлажнения и богатства – засоленности почв, в значительной мере динамичны. Флористический состав сообщества в большей степени зависит от средних, чаще среднемноголетних экологических условий и с этой точки зрения, является более постоянным показателем, отражающим экологические параметры местообитания.

4. Градации факторов дробны, что придает экологическим шкалам иллюзорную видимость точности. Действительно, шкалы очень детальные, особенно это касается градиента увлажнения, разбитого на 120 ступеней. Как показывают исследования, в средней части шкалы различие в несколько ступеней существенны. При анализе растительности Барабинской лесостепи нами было установлено, что существуют статистически значимые различия между средними показателями богатства – засоленности и увлажнения для ассоциаций Браун-Бланке, причем различия между соседствующими синтаксонами могут составлять всего 3–5 ступеней.

5. Последовательный взгляд Л. Г. Раменского на растительный покров как на континуальное явление привел к отказу от типировки (классификации) сообществ. Несмотря на это многие из его учеников и последователей успешно классифицировали растительность, применяя различные подходы и методы.

6. Одно из основных и принципиальных возражений А. А. Ниценко и многих других исследователей заключается в утверждении того, что экология видов меняется в различных регионах. По мнению автора, в связи с региональным характером экологические шкалы можно корректно использовать лишь на территории, для которой они разрабатывались. В противном случае могут возникнуть ошибки как в определении положения конкретных видов растений на осях экологических факторов, так и при оценке экологии сообществ. Вероятнее всего, шкалы корректно работают на больших территориях планетарного ранга – внутри климатических зон и секторов континентальности. С этих позиций следует признать правомочным создание региональных шкал. Последующее сравнение позволит сделать выводы о возможности их объединения для более крупных территорий. По поводу последней проблемы показательна попытка анализа флоры Англии с использованием европейских индексов (Thompson et al., 1993). Авторы работы пред-

полагали невозможность использования западноевропейских шкал для анализа флоры и растительности Англии. Результаты показали обратное: виды растений вели себя сходным образом, что позволило сделать вывод об их экологической однородности и устойчивости.

В геоботанических работах экологические шкалы обычно используются для анализа положения растительных сообществ на осях экологических факторов (Сорокина, 1953; Прижуков, 1962; Ипатов, 1964; Самойлов, 1970; Седедец, 1976; Голуб и др., 1978; Петухов, Родионов, 1981; Лапшина, 1986; Лапшина и др., 1996; Дідух, Плюта, 1994 и др.). Чаще всего проводится ординация по факторам увлажнения и богатства – засоленности почв. Экологические шкалы используются для анализа условий произрастания растений определенной территории или при сравнении экологии растений крупных регионов, выделения экологических групп видов (Дмитриева, Савченко, 1975; Сабуров, 1984). На примере растительности небольшого района Дальнего Востока была предпринята попытка выделения групп сопряженно произрастающих видов с последующей их ординацией (Комарова, Прохоренко, 2001). В результате были выделены комбинации индикаторных видов и на их основе построена классификация растительности. В нескольких работах была продемонстрирована возможность использования шкал для ординации сообществ, выделенных методами эколого-флористической классификации (Габбасов, Саяхова, 1974; Прокопьев, 1980; Королук и др., 2005). В. Н. Федорчук (1976) на примере лесов Валдайско-Онежской гряды показал, что синтаксоны, выделенные по методу Браун-Бланке, в большинстве случаев экологически однородны при их оценке по шкалам Л. Г. Раменского. Совместное использование экологических шкал и подходов эколого-флористической классификации показало увеличение надежности при выделении и распознавании экологически однородных синтаксонов и их ординации (Комарова, Прохоренко, 2001).

Немногочисленные публикации касались опыта использования шкал для анализа динамики растительности (Долгушин, 1969; Казанская, 1965; Казанская, Утехин, 1971; Родман и др., 1972; Ткаченко, 2000). Была показана возможность эффективного использования шкал для изучения разногодичной динамики сообществ, пастбищной и рекреационной дигрессии, зоогенных сукцессий. Была продемонстрирована возможность прогноза и анализа динамики растительности при техногенном воздействии (Богачев, Соболев, 1969). Шкалы могут быть использованы для оценки зависимости между экологическими факторами и частными ресурсными характеристиками отдельных видов, популяций и сообществ (Федорчук, 1987; Ханина и др., 2000).

Рядом авторов были предприняты попытки сравнения различных экологических шкал. Ю. И. Самойловым (1973) было предложено три метода оценки их пригодности. Первый заключался в сравнении амплитуд одних и

тех же видов из разных шкал – использовалась медиана амплитуды, которая оценивалась как точка оптимальных условий для произрастания вида. Было показано, что шкалы различных западноевропейских исследователей объективны и, в сущности, тождественны. Кроме того, было показано хорошее совпадение со шкалами Л. Г. Раменского. Это еще раз подтверждает вывод о возможности создания единых шкал для крупных регионов. Второй метод основывался на сравнении конкретных экологических рядов с прямыми измерениями факторов и оценок по шкалам.

Для шкал Л. Г. Раменского были проанализированы методы вычисления экологических амплитуд видов и основные недостатки интервальных оценок (Ипатов и др., 1974). Была отмечена важность выявления центра амплитуды вида, поскольку именно он характеризует оптимальные для вида условия. Определение экологических оптимумов растений является одной из приоритетных задач современной геоботаники (Работнов, 1974; Крылова, 1983; Заугольнова, 1985). Многие исследователи склоняются к мысли о необходимости превращения амплитудной шкалы Л. Г. Раменского в шкалу оптимумов (Ипатов, Тархова, 1969; Работнов, 1979; Самойлов, 1986). По существующим шкалам возможно вычисление среднего арифметического, что корректно для симметричных распределений. Для вычисления оптимума при несимметричном распределении предлагается использовать моду (Плохинский, 1961).

В последнее десятилетие интерес к использованию экологических шкал резко возрос, что, вероятнее всего, объясняется доступностью новых информационных технологий. В Западной Европе вышла в свет новая редакция шкал, включающая индексы по высшим сосудистым растениям, мхам и лишайникам (Ellenberg et al., 1991). Для территории Украины опубликована монография, обобщающая опыт использования экологических шкал, а также предлагающая серию новых методов и приемов экологического анализа растительности (Дідух, Плюта, 1994). Для российского Дальнего Востока были разработаны оригинальные шкалы, позволившие провести частичную систематизацию флоры региона по 7 параметрам и полную по трем: увлажнению, богатству и засоленности почвы, рекреационной и пастбищной дигрессии (Селедец, 2000). Для территории Сибири экологические шкалы были разработаны около 30 лет назад коллективом Всесоюзного НИИ кормов имени В. Р. Вильямса отдельно для лесного и степного биомов (Методические указания..., 1974, 1978).

В Европе экологические шкалы разрабатывались многими авторами (Hundt, 1966; Landolt, 1977; Frank, Klotz, 1988 и др.). Наиболее активно используются шкалы Г. Элленберга (Ellenberg, 1974, 1979; Ellenberg et al., 1991).

Одно из коренных различий между европейскими и российскими разработками заключается в формате шкал. В работах Л. Г. Раменского и его последователей для каждого вида приводятся амплитуды на осях факторов для различных обилий. Это информативно для определения степени эвритопности расте-

ний, но вызывает затруднения в оценке оптимальных экологических условий, так как распределение вида на осях факторов не всегда носит нормальный характер. В европейских экологических шкалах для каждого вида приводится одно значение (индекс) – его оптимум на градиенте фактора, причем ступеней фактора выделяется мало. Такая форма шкал затрудняет оценку экологической амплитуды, но дает ясную картину об экологических предпочтениях растений.

Из многочисленных работ, касающихся различных аспектов использования экологических шкал в геоботанических исследованиях, можно сделать следующие выводы.

- Шкалы объективно отражают экологические требования видов.
- Указания на неточности и ошибки шкал Л. Г. Раменского в отношении отдельных видов в значительной мере ошибочны.
- Для видов растений необходимо вычисление баллов, отражающих оптимальные условия.
- Экологические шкалы должны разрабатываться для крупных регионов – ячеек зонально-секторального расчленения Евразии.
- Точность шкал Л. Г. Раменского, в первую очередь шкалы увлажнения, мнимая. Предпочтение должно быть отдано шкалам с малым числом градаций (около 10). Шкалы неоднородны – они чрезмерно дробны на краях экологической амплитуды и вполне информативны в ее средней части. Так, различие в 10 ступеней в верхней части шкалы увлажнения несущественно. Например, 90 или 100 баллов могут характеризовать одни и те же ценозы прибрежно-водной растительности. Данные сообщества обычно флористически бедны и появления одного или двух видов могут сильно сдвинуть оценку положения сообщества на градиенте фактора. В качестве иллюстрации этого можно привести появление на сплавинах однолетней лебеды (*Chenopodium album*¹). В таком случае оценка увлажнения сообщества в сравнении с типичной маловидовой сплавиной сдвигается в сухую сторону в среднем на 12–18 баллов. В противовес этому в зоне между 40 и 60 ступенями увлажнения различия в 10 ступеней колоссальны. Они могут соответствовать типам растительности или классам формаций, порядкам или классам эколого-флористической классификации. Так, граница между остепненными лугами и луговыми степями проходит в достаточно узкой границе около 52-й ступени (Дымина, Ершова, 2001). Также узка граница между настоящими и луговыми степями Западно-Сибирской равнины, по нашим данным она лежит между 48 и 52 ступенями. Неоднородность шкалы приводит к следующему. Несмотря на преимущество шкал с малым количеством баллов, которые используются в европейских странах, мы не можем в настоящее время корректно редуцировать отечественные шкалы. При равномерном разбиении шкалы мы теряем высоко информативную точность

¹ Латинские названия растений даны по сводке С.К. Черепанова (1995).

средней части градиента. Непропорциональное разбиение шкалы в этом случае предпочтительнее, но, не обладая материалами, представляющими экологическое разнообразие сообществ, разбиение можно сделать лишь субъективно. Поскольку развернуть редуцированные шкалы к исходной форме впоследствии станет невозможным, более рациональным в данной ситуации следует признать использование дробной шкалы.

- Предложенные Л. Г. Раменским методы оценки местообитаний и определения положения сообществ на градиентах экологических факторов в той или иной степени используют середину амплитуды экологических шкал, которая обычно рассматривается как оптимум вида.

- Интервальные оценки распределения видов по осям факторов не позволяют проводить их корректное изменение. Это связано в первую очередь с тем, что для вида неизвестно на каком количестве геоботанических описаний установлены значения. Это приводит к субъективности при изменении шкал. Допустим, что положение данного вида в стандартных шкалах определялось по 5 описаниям, а в нашем распоряжении таких описаний 100, и они представляют эколого-ценотический ареал вида. В этой ситуации правильным решением была бы коррекция шкалы, базирующаяся на анализе новых материалов. В противоположной ситуации, когда количество описаний, включающих данное растение, мало и они представляют край эколого-ценотического ареала, можно неоправданно изменить экологическую амплитуду вида, сдвинув одну из ее границ.

Мы базируемся на следующем утверждении: флористический состав сообщества отражает среднесуточные экологические показатели местообитания, проективное же покрытие отдельных видов значительно изменяется от года к году и внутри вегетационного периода. Особенно ярко сменодоминантность и варьирование обилий видов растений проявляется в условиях пульсирующего увлажнения юга Западно-Сибирской равнины. Поэтому именно флористический состав следует считать наиболее стабильным признаком фитоценоза. Анализ набора видов в ценозах является эффективным методом для ординации растительности и изучения ее экологии.

Наш опыт использования экологических шкал в исследовании растительности Сибири позволяет говорить о том, что отечественные шкалы (Методические указания..., 1974, 1978) могут эффективно использоваться для ординации сообществ, но в них далеко не полностью представлена сибирская флора. Следует признать актуальным создание новых шкал, объединяющих отечественные и европейские традиции. Для этого на основании анализа репрезентативного материала и с использованием существующих шкал необходимо определить оптимумы видов на осях основных экологических факторов. Для оценки широты экологической амплитуды информативно определение среднеквадратичного отклонения или дисперсии.

Определение оптимума вида

Первая проблема в использовании отечественных экологических шкал заключается в том, что в них не указаны оптимумы видов. В качестве оптимума вида для растений, представленных в опубликованных шкалах, мы используем середину амплитуды вида на оси фактора.

Вторая проблема заключается в том, что в экологических шкалах представлены далеко не все виды растений. Для вычисления оптимума нового вида мы используем методику, позволяющую учесть экологическую неравномерность массива геоботанических описаний. Доступная нам база данных геоботанических описаний по территории Сибири содержит около 15 тысяч описаний. Если проанализировать эту совокупность по какому либо экологическому фактору, то мы увидим нормальное распределение. Это приводит, например, к тому, что отрезок градиента увлажнения, соответствующий сухостепному и пустынно-степному увлажнению, представлен в десятки раз меньшим числом описаний, чем остепненнолуговой. Это связано с тем, что разнообразие и площади, занятые остепненными лугами, несоизмеримо больше, чем сухими и опустыненными степями. По той же причине относительно слабо представлен блок описаний, представляющих переувлажненные местообитания, что, помимо этого, связано с более слабой изученностью прибрежно-водной растительности юга Сибири. В данной ситуации для определения оптимума вида мы должны использовать веса, которые придадут большее значение описаниям тех ступеней экологического фактора, которые слабее представлены в базе геоботанических описаний.

Методика определения оптимумов состоит из следующих шагов:

1. Для всех геоботанических описаний вычисляются статусы по формуле:

$$Stat = \frac{\sum_{i=1}^N mid(i)}{N},$$

где $Stat$ – статус описания; $mid(i)$ – медиана i -го вида (Методические указания ..., 1974); N – количество видов в описании.

2. Для каждой ступени подсчитывается количество попавших в нее описаний (каждая ступень приобретает вес, который больше у ступеней с малым количеством описаний).

3. Делается выборка описаний с анализируемым видом.

4. Вычисляется оптимум вида по следующей формуле:

$$Opt = \frac{\sum_{i=1}^N (Stat(i) * K)}{\sum_{i=1}^N K},$$

где Opt – оптимум вида; $Stat(i)$ – статус описания; N – количество описаний с участием данного вида;

$$K = (M - L) * L,$$

где M – общее количество описаний; L – количество описаний данной ступени в общей совокупности описаний.

Третья проблема заключается в том, что для некоторых видов из опубликованных экологических шкал середина амплитуды не соответствует оптимуму. В случае явных ошибок в определении амплитуды мы можем вычислить оптимум вида по изложенной выше схеме.

На наш взгляд, причина несоответствия оптимума и середины амплитуды чаще всего связана с нерепрезентативностью материалов, по которым строились шкалы. Можно предположить следующую ситуацию. Для какого-либо растения был подобран массив описаний, представляющий центральную часть его ценотической и экологической амплитуды, в этом случае оптимум будет соответствовать середине амплитуды. По каким-либо причинам к этому массиву были добавлены описания, представляющие предел экологической ниши вида. Это расширяет амплитуду в одну сторону, а соответственно сдвигает середину. Смоделировать такую ситуацию можно на примере тростника (*Phragmites australis*). Допустим, у нас есть значительное количество описаний водно-болотной растительности, представляющих ступени от 70 до 110. Работая в ленточных борах степной зоны Кулунды, мы выполнили несколько десятков описаний сухих боров и песчаных степей (статусы увлажнения от 44 до 48), содержащих в своем составе тростник. Данное явление связано с относительно близким залеганием грунтовых вод и слабым капиллярным поднятием воды песком. В этой ситуации верхние горизонты почвы сухие, что определяет господство степных растений с неглубокой корневой системой, а тростник получает воду со значительно большей глубины. Если мы расширим амплитуду тростника с учетом этих данных, то середина его амплитуды сдвинется в сухую сторону почти на 20 ступеней. Мы можем предполагать, что ситуация, подобная описанной выше, может быть типичной для растений, представленных небольшим количеством описаний или находящихся в данном регионе на краю своего экологического ареала. Для правильной оценки экологии конкретного вида нам необходим репрезентативный массив описаний, представляющий его эколого-ценотический ареал.

Так как для многих растений это невозможно, мы вынуждены при вычислении оптимумов использовать веса для описаний из различных частей экологической амплитуды.

Работа с геоботаническими описаниями

Дальнейшие построения базируются на материалах, представляющих территорию Сибири и Казахстана. Как базовые мы используем экологические шкалы, разработанные для степной и лесостепной зон (Методические указания ..., 1974).

Ниже приведено конкретное описание ячменевго луга ассоциации *Artemisia commutatae-Hordeetum brevisubulati* Mirkin et al. 1985 со значениями увлажнения и богатства – засоленности видов (табл. 1). С использованием экологических шкал мы можем определить положение (статусы) описаний на осях экологических факторов. По списку видов мы можем оценить экологическую неоднородность сообщества.

Таблица 1. Экологические показатели видов ячменевго луга

Вид	У1	У2	Б31	Б32	У_СР	Б3_СР
<i>Carex duriuscula</i>	33	58	12	17	45,5	14,5
<i>Elytrigia repens</i>	35	77	12	17	56	14,5
<i>Artemisia commutata</i>	36	62	12	14	49	13
<i>Veronica incana</i>	40	59	11	14	49,5	12,5
<i>Poa pratensis</i>	47	71	11	16	59	13,5
<i>Lappula squarrosa</i>	48	63	12	14	55,5	13
<i>Potentilla conferta</i>	48	58	11	14	53	12,5
<i>Crepis tectorum</i>	49	70	11	13	59,5	12
<i>Saussurea amara</i>	52	71	13	18	61,5	15,5
<i>Achillea asiatica</i>	53	65	11	13	59	12
<i>Puccinellia tenuiflora</i>	53	81	12	21	67	16,5
<i>Hordeum brevisubulatum</i>	56	82	11	17	69	14
Статусы описания					57,0	13,6

Условные обозначения: У1 – нижняя граница увлажнения, У2 – верхняя граница увлажнения, Б31 – нижняя граница богатства – засоленности, Б32 – верхняя граница богатства – засоленности, У_СР и Б3_СР – середины амплитуд.

В приведенном примере мы наблюдаем широкий разброс видов по отношению к увлажнению – от 45,5 до 69. В составе фитоценоза присутствуют ксерофитные степные растения: *Artemisia commutata*, *Carex duriuscula*, *Veronica incana*, а также мезофитные луговые виды: *Hordeum brevisubulatum* и *Puccinellia tenuiflora*. Значительные отличия мы наблюдаем и в положении видов на градиенте богатства – засоленности – от 11 до 16,5. Можно говорить об экологической неоднородности данного со-

общества (элементами здесь выступают виды растений) и искать ее причину в своеобразии экологических режимов местообитания. В данном случае это может быть связано с переменностью режима увлажнения и засоленности, а также с сильным антропогенным воздействием.

Используя амплитуды видов можно определить положение описания на оси фактора, а также оценить его экологическую неоднородность. Отметив в табл. 1 максимальное значение У1 и минимальное значение У2, мы определяем отрезок соответствия, на котором пересекаются амплитуды всех видов, – увлажнение от 56 до 58 ступени. Проведя ту же процедуру с богатством – засоленностью, мы получаем значение 13. Сравнение со статусами, вычисленными по оптимумам видов, показывает идентичность результатов. Сопоставления результатов оценки положения описания двумя методами позволяют сделать вывод об их хорошем совпадении для многовидовых сообществ.

Для маловидовых ценозов результаты определения статусов с использованием амплитуд и их середины могут значительно различаться. В качестве примера рассмотрим описание обычного для степной зоны Обь-Иртышского междуречья сообщества, состоящего из двух видов – сведы (*Suaeda salsa*) и тростника, которые развиваются в условиях переменного увлажнения по периферии соров соленых озер (табл. 2). Отрезок увлажнения, на котором пересекаются амплитуды обоих видов, составляет от 56 до 67, его середина соответствует 61–62 ступеням, что заметно отличается от статуса, оцененного по оптимумам. Для маловидовых сообществ необходимо заметить следующее. Часто в таких ценозах выделяется один доминант, а другие виды менее обильны. В этом случае при подсчете статуса описания с использованием оптимумов мы можем использовать поправочные коэффициенты, придающие больший вес доминирующим видам. В тростниковой заросли со сведой учет доминирования увеличит статус увлажнения и уменьшит богатства – засоленности, а в сообществе сведы с единичными особями тростника ситуация будет обратной. Для экологической оценки монодоминантных ценозов преимущество имеют амплитудные шкалы.

Таблица 2. Экологические показатели видов сведово-тростникового сообщества (условные обозначения см. в табл. 1)

Вид	У1	У2	БЗ1	БЗ2	У СР	БЗ СР
<i>Phragmites australis</i>	56	99	9	19	77,5	14
<i>Suaeda maritima</i>	41	67	18	25	54	21,5
Статусы описания					66	18

Отрезок соответствия и экологическую неоднородность описания удобнее визуализировать в следующем виде (рис. 1). Следует отметить,

что существуют сообщества, в которых амплитуды видов не пересекаются, обычно такие ценозы представляют большой интерес для понимания динамики и пространственной структуры растительного покрова. В качестве примера можно привести упомянутые выше степи с участием ковыля (*Stipa zalesskii*) ($Y_1=35$, $Y_2=48$) и тростника ($Y_1=56$, $Y_2=99$).

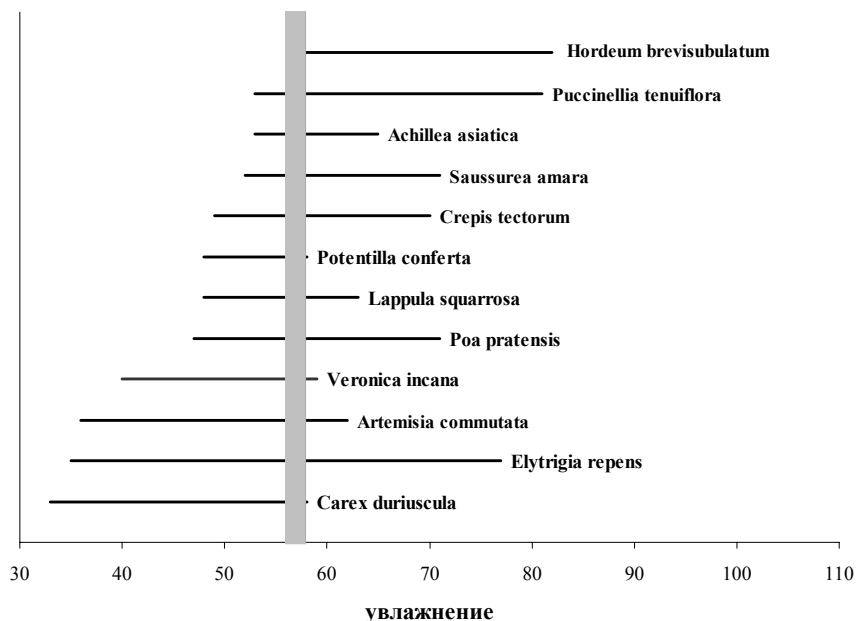


Рис. 1. Амплитуды видов из описания ячменевого луга (ранжированы по нижней границе амплитуды увлажнения – Y_1)

Чтобы определить экологический статус синтаксона, указанным выше способом вычисляется среднее значение статусов относящихся к нему описаний.

Аналогично определению экологической неоднородности сообщества, мы можем оценить амплитуду экологических условий по выборке описаний. Например, ординация сообществ ассоциации *Artemisia commutatae-Hordeetum brevisubulati* показывает, что на градиенте увлажнения описания располагаются между значениями 57,1 и 59,5, на градиенте богатства – засоленности почв – между 12,6 и 13,8 (рис. 2). В данном случае можно говорить о небольшом разбросе, а соответственно об экологической однородности ассоциации (элементами здесь выступают конкретные сообщества – описания,

а не виды растений). В то же время выше было показано, что описания этой ассоциации могут быть неоднородными. Это значит, что степень экологической однородности синтаксона может не зависеть от степени экологической однородности слагающих его сообществ.

Важной процедурой экологического анализа является сравнение нескольких типов сообществ с целью показать различия в их положении на градиентах экологических факторов. Нередко совокупности описаний, представляющих разные синтаксоны, не пересекаются (рис. 2).

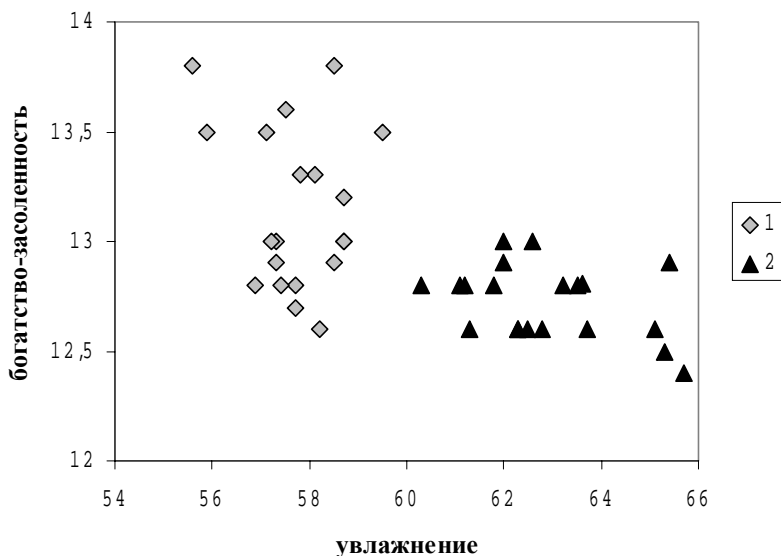


Рис. 2. Ординация сообществ (описаний) ассоциаций *Artemisio commutatae-Hordeetum brevisubulati* (1) и *Thalictro-Hordeetum brevisubulati* Mirkin et al., 1985 (2)

Сложнее обстоит дело, когда существует пересечение. В этом случае необходимо показать достоверное различие сравниваемых групп описаний, когда это различие нельзя приписать случайному варьированию в пределах одной однородной совокупности (Василевич, 1969). Одним из статистических методов, применяемых в таких целях, является вычисление доверительных интервалов. Доверительный интервал вычисляется по следующей формуле (Зайцев, 1984):

$$M - t \cdot mM < ИЗ < M + t \cdot mM,$$

где M – средняя арифметическая, в данном случае – значение статуса ассоциации; t – нормированное отклонение от средней арифметической, зависит от объема выборки; mM – ошибка средней арифметической, вычисляется следующим образом:

$$mM = \frac{\sigma}{\sqrt{N}},$$

где σ – среднее квадратическое отклонение; N – объем выборки.

При достоверном отличии статусов двух ассоциаций доверительные интервалы их средних не должны пересекаться. Обработав таким образом материалы по степям Западного Алтая, мы можем утверждать, что все ассоциации достоверно различаются по положению на осях увлажнения и богатства – засоленности почв (рис. 3).

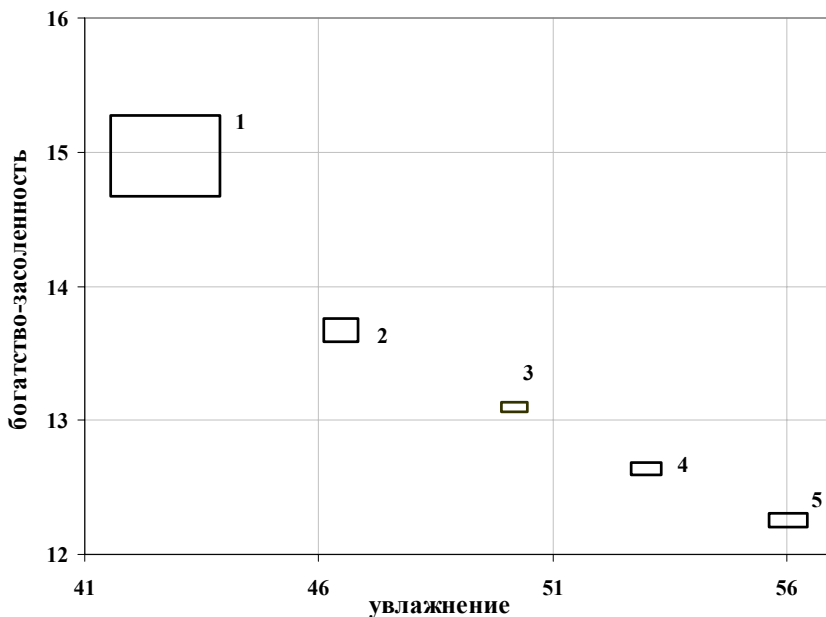


Рис. 3. Ординация степных ассоциаций Западного Алтая (по: Королюк, 2007):

1 – *Astragalo stenoceratis*–*Stipetum lessingianae*; 2 – *Artemisio austriacae*–*Stipetum capillatae*; 3 – *Artemisio austriacae*–*Stipetum zalesskii*; 4 – *Carici humilis*–*Stipetum zalesskii*; 5 – *Potentillo chrysanthae*–*Dactylidetum glomeratae*. (Прямоугольники показывают доверительный интервал для среднего при 95%-ном доверительном уровне (или 5%-ном уровне значимости)).

Анализ структуры растительного покрова

Одна из основных задач в исследовании пространственной структуры растительности связана с анализом изменения экологических показателей в пространстве и связанных с ними изменений в растительности.

Интересные результаты можно получить, анализируя растительность по ландшафтным профилям. Для этого на основе статусов описаний строятся графики изменения экологических факторов, сопряженные с реальным профилем (рис. 4).

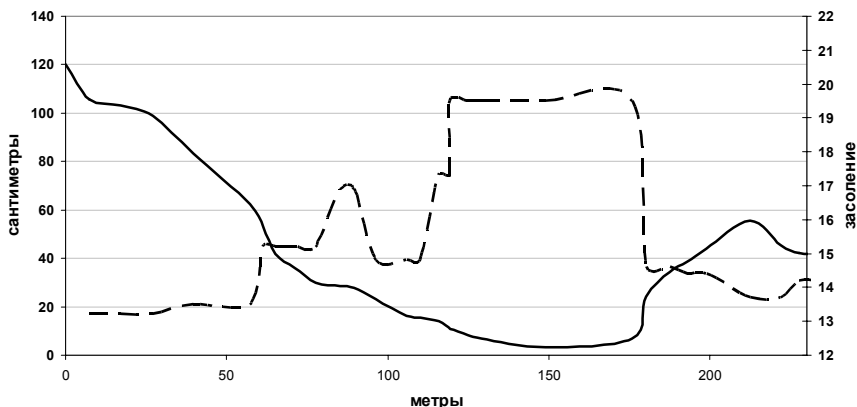


Рис. 4. Результаты обработки описаний с нивелировочного профиля № 5, пересекающего солончаково-лугово-степной комплекс ленточного бора Алтайского края

сплошная линия – профиль; пунктирная – засоление

На базе ландшафтных профилей можно создавать топоординационные схемы растительности, полезные в исследовании пространственной структуры растительного покрова.

Данная методика позволяет на одном рисунке визуализировать экологическое положение сообществ и их топологические связи (соседство). Топо-ординационная схема может быть построена как для комплекса растительности, содержащего небольшое количество элементов (см. пример ниже), так и для крупного региона с разнообразной растительностью (Корлюк, 1992). Для этого выполняются следующие действия:

1. Вычисление статусов для всех типов сообществ.
2. Ординация типов сообществ.

3. Определение топологических связей. Для этого оценивается вероятность контакта между всеми парами сообществ. В своих исследованиях мы используем результаты описания профилей. В этом случае подсчитываются случаи контакта между различными типами сообществ (табл. 3). Как показывает наш опыт, это наиболее простой, но в то же время эффективный метод. Также возможно определение топологических контактов по длине границ между различными типами. Это можно делать тремя способами.

Таблица 3. Топологические связи сообществ (количество контактов на профиле № 5)

Тип сообществ	1	2	3	4	5	6
1 – песчаные степи		2				
2 – гемипсаммофитные степи			7			
3 – солонцеватые степи				5		
4 – солончаковатые луга					3	1
5 – сообщества однолетних галофитов						1
6 – бескильницевые сообщества						

- С использованием GPS: прокладываются пути по границам различных сообществ, в камеральных условиях подсчитываются их длины.
- По крупномасштабной геоботанической карте подсчитываются длины границ между различными типами сообществ.
- Это же самое делается по результатам дешифрирования снимков (например, QuickBird).

4. Топологические связи наносятся на ординационные схемы (рис. 5).

Для описания и анализа пространственной организации растительного покрова предгорий нами была разработана оригинальная методика – построение модели сопки. В условиях когда большая часть сохранившихся от распашки массивов естественных экосистем связана с мелкосопочным рельефом, структура растительности определяется распределением сообществ по склонам различной крутизны, экспозиции и формы. Для единообразного и формального описания растительного покрова мелкосопочных массивов нами была разработана модель (обобщенная схема) сопки. Она ориентирована по сторонам света и разбита на сектора. Четыре кольцевые структуры представляют склоны различной крутизны: внешнее кольцо – ровные участки зональных местообитаний, далее следуют зоны пологих (до 5 градусов), среднекрутых (от 5 до 15) и крутых (более 15) склонов, внутренний круг соответствует выпуклым каменистым вершинам сопки и гряд (рис. 6). Для каждого крупного степного массива описания располагались на схеме сопки в соответствии с экспозицией и крутизной склона. Для описаний вычислялись статусы увлажнения. Далее с

использованием средств ArcView 3.2 строилась плотностная модель, отражающая распределение сообществ различного увлажнения по склонам сопки. Из первичного анализа были исключены фитоценозы ложбин, которые независимо от экспозиции склона отличаются значительно большей увлажненностью, их включение приводит к сильному варьированию статусов увлажнения на склонах любой экспозиции.

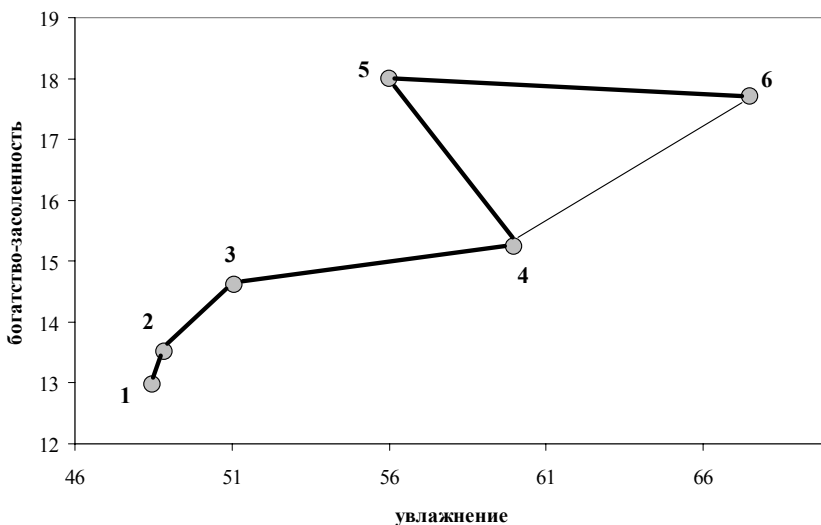


Рис. 5. Топоординационная схема растительности солончаково-лугово-степного комплекса. Жирной линией показаны постоянные связи, тонкой – наблюдаемые лишь иногда. Номера сообществ см. в табл. 3.

Данная методика с небольшой корректировкой может быть применена и к другим типам ландшафтов: балочные системы, аласные котловины Якутии, ландшафты экспозиционной лесостепи и др.

Для анализа закономерностей пространственного изменения какого-либо фактора по геоботанической карте можно реализовать различные подходы, базирующиеся на современных геоинформационных технологиях.

Для каждого номера легенды крупномасштабной карты могут быть рассчитаны следующие показатели:

1. Экологический статус. Для гомогенных контуров растительности вычисляется статус слагающего его типа сообщества (синтаксона). Для комплекса растительности – средневзвешенный по площади статус образующих его сообществ.

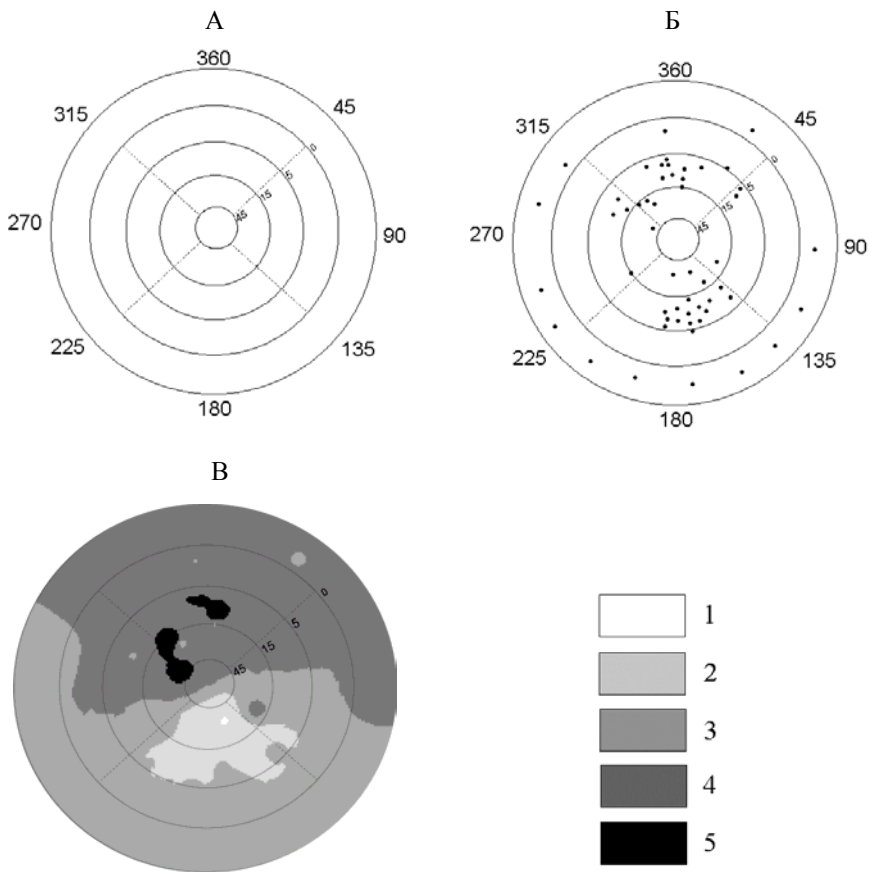


Рис. 6. Модель сопки. А – пустая форма; Б – форма с нанесенными описаниями; В – модель сопки (с. Целинное Алтайского края) с плотностной раскраской по увлажнению:

1 – ступени с 44 по 48 (разнотравные дерновинно-злаковые степи); 2 – 48–52 (богаторазнотравные дерновинно-злаковые степи); 3 – 52–56 (луговые степи); 4 – 56–60 (остепненные луга); 5 – 60–64 (травяные леса и настоящие луга)

2. Экологическая неоднородность. Для гомогенного контура могут использоваться статистические показатели, характеризующие неоднородность синтаксона. Для комплекса растительности в простейшем случае неоднородность определяется длиной градиента анализируемого факто-

ра, например, от самого сухого сообщества до самого увлажненного. Более информативную картину мы получаем в результате учета доли площадей сообществ различной экологии.

В дальнейшем, используя возможности геоинформационных систем, мы можем генерировать карты экологических факторов, строить картосхемы распределения типов местообитаний с заданными характеристиками по одному или нескольким факторам. Такие построения могут быть полезны для выявления потенциальных местообитаний видов растений или сообществ, для построения прогнозных моделей динамики растительного покрова и др.

Интересной задачей в этом плане видится определение экологической емкости территории. Для Барабинской лесостепи (Обь-Иртышское междуречье) нами была оценена экологическая емкость различных типов территориальных единиц растительности. Оказалось, что наибольшей емкостью обладают лугово-болотно-солончаковые комплексы, образующие пояса вокруг озерно-болотных котловин. Широкий интервал экологических условий определяет существование на небольшой протяженности экологически разнородного набора типов местообитаний и растительных сообществ. Флора, слагающая данный комплекс, также экологически неоднородна. Здесь представлены разные экологические группы растений – от болотной до остепненно-луговой. Растения различаются по ширине экологических амплитуд, представлены как эвритопные, так и стенотопные виды. Внутри пояса растительные сообщества образуют сложноорганизованный, но закономерный рисунок. Все эти явления направлены на то, чтобы растительный покров был способен максимально быстро ответить на динамические изменения экологических факторов. Это особенно важно в условиях Барабинской лесостепи, которая характеризуется пульсирующим характером увлажнения во внутривековых климатических циклах. В противовес лугово-болотно-солончаковым комплексам автоморфные ландшафты представляют гомогенную растительность с единообразной и экологически однородной флорой, они имеют несоизмеримо меньшую экологическую емкость.

Экологический анализ территории по геоботаническим картам может быть полезен в исторических реконструкциях и прогнозах. Упрощенный путь анализа включает следующие шаги:

1. Определяется экологическая емкость различных современных ландшафтов.

2. Строится модель динамики ландшафтов в результате климатических изменений.

3. Строится прогнозная геоботаническая карта.

4. С учетом экологической емкости комплексов растительности и экологических характеристик видов оцениваются возможные пути транс-

формации флоры, например, определяются местообитания, в которых могут сохраниться интересующие нас группы растений.

Анализируя геоботаническую карту или космический снимок (изображение которого в первую очередь определяется растительностью и экологическими характеристиками), мы можем оценить, что станет с группами тех или иных видов (в какие позиции ландшафта они уйдут, для каких видов не останется ниши и т.д.), прогнозировать структуру растительного покрова, оценивать возможности восстановления растительности, если изменения экологических условий повернутся вспять.

Представленные выше возможности использования экологических шкал легко реализуются в стандартных компьютерных пакетах, а также в виде авторских программ. Из существующих программных пакетов наиболее полно описанные выше алгоритмы реализованы в интегрированной ботанической информационной системе IBIS (Зверев, 2007). В ней возможны сортировка видов и описаний в валовых таблицах по различным комбинациям экологических показателей; расчет для описаний и их групп статусов и индексов экологического согласия; составление экологического паспорта описания; генерализация таблиц для построения экологических спектров; поиск в базе данных описаний, удовлетворяющих заданным экологическим условиям, и др. Система поддерживает амплитудные, оптимумные и амплитудно-оптимумные форматы шкал.

Работы по экологическому анализу растительности Южной Сибири проводятся при финансовой поддержке РФФИ (грант 05-04-48212, РФФИ-ГФЕН КНР № 06-04-39012) и интеграционных проектов СО РАН: «Сопряженный анализ и моделирование пространственной структуры биотической и абиотической составляющих наземных экосистем (Алтайский экорегион)», «Почвенно-биотические комплексы Западно-Сибирской равнины: пространственно-типологическая организация, мониторинг и методы классификации».

ЛИТЕРАТУРА

Богачев В.К., Соболев Л.Н. Об изучении динамики растительности в связи с гидростроительством // Ботан. журн. 1969. Т. 54, № 8. С. 1278–1282.

Василевич В.И. Статистические методы в геоботанике. Л., 1969. 232 с.

Габбасов К.К., Сяхова Н.И. О сравнении результатов обработки списков по Браун–Бланке и использовании экологических шкал Л. Г. Раменского // Количественные методы анализа растительности. Уфа, 1974. С. 150–152.

Голуб В.Б., Добрачев Ю.П., Пастушенко Н.Ф., Яковлева Е.П. О способах оценки экологических условий по шкалам Л.Г.Раменского // Биол. науки. 1978. № 7. С. 131–136.

- Дідух Я.П., Плюта П.Г.* Фітоіндикація екологічних факторів. Київ, 1994. 280 с.
- Дмитрієва С.И., Савченко И.В.* Опыт применения экологических шкал для сравнения условий произрастания растений // Биол. науки. 1975. № 10. С. 70–74.
- Долгушин И.Ю.* О возможном влиянии Нижнеобского водохранилища на почвы и растительность его побережий // Природные условия и особенности хозяйственного освоения северных районов Западной Сибири. 1969. С. 172–186.
- Дымина Г.Д., Еришова Э.А.* Луговые степи и остепненные луга Сибири и использование для их различия шкал Раменского // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. Барнаул, 2001. Вып. 7. С. 99–111.
- Зайцев Г.Н.* Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М., 1984. 425 с.
- Заугольнова Л.Б.* Понятие оптимумов у растений // Журн. общей биологии. 1985. Т. 46, № 4. С. 106–113.
- Зверев А.А.* Программно–информационное обеспечение исследований растительного покрова: Автореф. дис. канд. биол. наук. Томск, 2007. 22 с.
- Ипатов В.С.* О применении экологических таблиц для оценки типов леса // Вестн. ЛГУ, сер. биол. 1964. № 21. С. 150–152.
- Ипатов В.С., Тархова Т.Н.* Исследования разногодичной изменчивости растительного покрова в таежном лесу // Ботан. журн. 1969. Т. 54, № 12. С. 1939–1951.
- Ипатов В.С., Кирикова Л.А., Самойлов Ю.И.* Некоторые методические аспекты построения экологических амплитуд видов // Экология. 1974. № 1. С. 13–23.
- Казанская Н.С.* Экологическая схема изменения луговой растительности под влиянием выпаса в условиях Курской области // Тр. Центральночерноземного гос. заповедника. 1965. Вып. 9. С. 117–128.
- Казанская Н.С., Утехин В.Д.* Опыт применения экологических шкал Л.Г.Раменского при количественном изучении динамики растительности // Ботан. журн. 1971. Т. 56, № 8. С. 1135–1140.
- Комарова Т.А., Прохоренко Н.Б.* Региональные экологические шкалы и использование их при классификации лесов полуострова Муравьев–Амурский // Ботан. журн. 2001. Т. 86. № 7. С. 101–114.
- Королюк А.Ю.* Структурная организация растительного покрова и методы ее изучения (на примере Барабинской равнины): Автореф. дисс. канд. биол. наук. Новосибирск, 1993. 22 с.
- Королюк А.Ю.* Степная растительность (**Festuco–Brometea**) предгорий Западного Алтая // Растительность России. 2007. № 10. С. 38–60.
- Королюк А.Ю., Троева Е.И., Черосов М.М., и др.* Экологическая оценка флоры и растительности Центральной Якутии. Якутск, 2005. 108 с.
- Крылова И.Л.* О фитоценоотическом оптимуме некоторых видов растений // Эколого–ценотические и географические особенности растительности. М., 1983. С. 121–134.
- Лапина Е.Д.* Использование экологических шкал для оценки и прогноза хозяйственной ценности природных угодий // Пути рационального использования почвенных, растительных и животных ресурсов Сибири. Томск, 1986. С. 86–91.
- Лапина Е.И., Намзалов Б.Б., Королюк А.Ю.* Фитоэкологическое картографирование // Экологическое картографирование Сибири. Новосибирск, 1996. С. 136–149.

Методические указания по экологической оценке кормовых угодий лесостепной и степной зон Сибири по растительному покрову. М., 1974. 246 с.

Методические указания по экологической оценке кормовых угодий тундровой и лесной зон Сибири и Дальнего Востока по растительному покрову. М., 1978. 302 с.

Ниценко А.А. (рецензия) Л.Г. Раменский, И.А. Цаценкин, О.Н. Чижииков, Н.А. Антипин Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову // Ботан. журн. 1957. Т. 42, № 7. С. 1110–1114.

Петухов И.А., Родионов Б.С. К экологической характеристике растительности Убсунурской котловины в Тувинской АССР // Изв. ТСХА. Вып. 2. 1981. С. 61–69.
Плохинский Н.А. Биометрия. Новосибирск, 1961. 364 с.

Прижук Ф.Б. Опыт оценки растительности поймы р. Луги по экологическим таблицам Л.Г.Раменского // Ботан. журн. 1962. Т. 47, № 1. С. 92–95.

Прокопьев Е.П. Опыт экологической классификации растительности поймы Иртыша // Ботан. журн. 1980. Т. 65, № 6. С. 795–803.

Работнов Т.А. Луговедение. М., 1974. 384 с.

Работнов Т.А. О применении экологических шкал для индикации эдафических условий произрастания растений // Журн. общ. биол. 1979. Т. 40. № 1. С. 35–42.

Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижииков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., 1956. 472 с.

Родман Л.С., Голуб В.Б., Горяинова И.Н. Опыт применения шкал Л.Г.Раменского для оценки динамики растительности лугов южной части Волго–Ахтубинской поймы в условиях зарегулированного стока // Докл. ТСХА. 1972. Вып. 187. С. 185–191.

Сабуров Д.Н. Опыт классификации луговой растительности Центральной России по экологическим группам видов // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1984. Т. 89. Вып. 1. С. 72–82.

Самойлов Ю.И. Опыт классификации лугов поймы реки Мсты // Ботан. журн. 1970. Т. 55, № 10. С. 1419–1431.

Самойлов Ю.И. Некоторые результаты сравнения экологических шкал Раменского, Элленберга, Хундта и Клаппа // Ботан. журн. 1973. Т. 58. № 5. С. 646–655.

Самойлов Ю.И. Экологические шкалы Л.Г. Раменского и аспекты их применения // Ботан. журн. 1986. Т. 71, № 2. С. 137–147.

Селедец В.П. Применение экологических шкал в ботанических исследованиях на советском Дальнем Востоке // Комаровские чтения. Владивосток, 1976. Вып. 24. С. 62–78.

Селедец В.П. Метод экологических шкал в ботанических исследованиях на Дальнем Востоке России. Владивосток, 2000. 248 с.

Сорокина В.А. Опыт применения методов Л.Г.Раменского // Ботан. журн. 1953. Т. 38. № 5. С. 718–728.

Ткаченко В.С. К познанию механизма становления потенциальных фитоценоструктур хомутовской степи // Вопросы степеведения. Оренбург, 2000. С. 82–92.

Федорчук В.Н. Совместное использование методов Браун–Бланке и Раменского для выделения экологически однородных групп лесных сообществ // Ботан. журн. 1976. Т. 61, № 6. С. 859–868.

Федорчук В.Н. О связи производительности древостоев с оценками лесных сообществ по экологическим шкалам // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1987. Т. 92, Вып. 2. С. 80–87.

Ханина М.А., Серых Е.А., Королюк А.Ю., и др. Состав эфирного масла сибирских популяций *Artemisia pontica* – перспективного лекарственного растения // Химия растительного сырья. 2000. № 3. С. 85–94.

Цаценкин И.А. Экологические шкалы для растений пастбищ и сенокосов горных и равнинных районов Средней Азии, Алтая и Урала. Душанбе, 1967. 226 с.

Цаценкин И.А. Экологическая оценка кормовых угодий Карпат и Балкан по растительному покрову. М., 1970. 250 с.

Цаценкин И.А., Касач А.И. Экологическая оценка пастбищ и сенокосов Памира по растительному покрову. Душанбе, 1970. 471 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб, 1995. 992 с.

Ellenberg H. Zeigerwerte der Gefaspflanzen Mitteleuropas // Scripta geobotanica. Gottingen, 1974. Vol. 9. 197 p.

Ellenberg H. Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas // Scripta geobotanica. 1979. Vol. 9. № 1. 122 p.

Ellenberg H., Weber H.E., Dull R., et al. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa // Scripta geobotanica. 1991. Vol. 18. 248 p.

Frank D., Klotz S. Biologisch – ökologische Daten zur Flora der DDR. Halle, 1988. 103 p.

Hundt R. Ökologisch–geobotanische Untersuchungen an Pflanzen der Mitteleuropäischen Wieservegetation. 1966. 176 p.

Landolt E. Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora // Veröff. Geobot. Inst. der Eidgen. Techn. Hochschule in Zurich. 1977. Vol. 64. P. 1–208.

Thompson K., Hodgson J.G., Grime J.P., et al. Ellenberg numbers revisited // Phytocoenologia. 1993. Vol. 23. P. 277–289.

МЕХАНИЗМЫ СУКЦЕССИЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ СПЛОШНЫХ ВЫРУБОК В ЕЛЬНИКАХ ЮЖНОЙ ТАЙГИ

Н.Г. Уланова

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова
nulanova@mail.ru

Истощение лесных ресурсов в европейской части России – одна из острейших проблем лесного хозяйства России. Мощное воздействие лесохозяйственной деятельности в 1930–1980-х гг. привело к преобладанию на огромных площадях вторичных березово-осиновых лесов, которые образуют новые, измененные человеком, ландшафты. Сохранившиеся естественные хвойные леса фрагментированы и недоступны для освоения, а массивы коренных лесов вообще отсутствуют. Рубка наиболее продуктивных и ценных лесов способствовала ухудшению структуры лесного фонда (Ярошенко, 2004).

Сплошные рубки – основной способ уничтожения таежных лесов России. В конце 80-х гг. на них приходилось более 90% от общего объема заготавливаемой в стране древесины, в последние годы – 70% (Ярошенко, 2005). Молодые вырубки занимают 812 тыс. га в Северо-Западном, 153 тыс. га – в Центральном федеральном округе (на 1 января 2006 года), по данным Рослесинфорга ФГУП, занимая 0.6–2% лесопокрытой площади лесного фонда. По всей видимости, доля сплошных рубок будет оставаться весьма большой и в обозримом будущем, что связано и с особенностями ведения хозяйства в таежных лесах, и с имеющейся лесозаготовительной техникой, и с устоявшимися традициями. Так что вопрос о том, как правильнее всего вести сплошные рубки, еще долго будет оставаться для России весьма важным.

Большинство коренных ельников европейского Центра России практически срублено в настоящий момент, поэтому исследования сукцессионных процессов после уничтожения коренных лесов можно считать последним шансом для выявления механизмов естественного лесовосстановления на разных уровнях организации растительного покрова: на флористическом, популяционном и ценоотическом. Изучение этих процессов стало актуальным для геоботаников и экологов при разработке научно обоснованных методов оптимизации лесопользования и лесовосстановления после антропогенных катастроф.

Исследование растительности сплошных вырубок ведется под руководством автора на кафедре геоботаники биологического факультета МГУ с 1983 г. в подзоне южной тайги в пределах Восточно-Европейской равнины. Исследования проведены в Тверской области на территории Цен-

трально-лесного государственного биосферного заповедника (ЦЛГБЗ), в Вологодской области в национальном парке «Русский Север», в Новгородской и Костромской областях. Впервые в мировой лесной экологии на основе регулярных длительных наблюдений изучены динамические тенденции и популяционные механизмы пространственно-временной природной динамики растительных сообществ после сплошных рубок южно-таежных ельников.

1. Экологические условия сплошных вырубок

Растительность вырубок возникает в определенных лесорастительных условиях на месте лесного фитоценоза (рис. 1). Поэтому исходные условия и лесная растительность определяют состав и структуру растительного покрова вырубок. Однако определяющее значение оказывает технология лесозаготовки и сезон рубки. В результате важными параметрами становятся сохранность древостоя и подроста, а также проведение посадок ели.

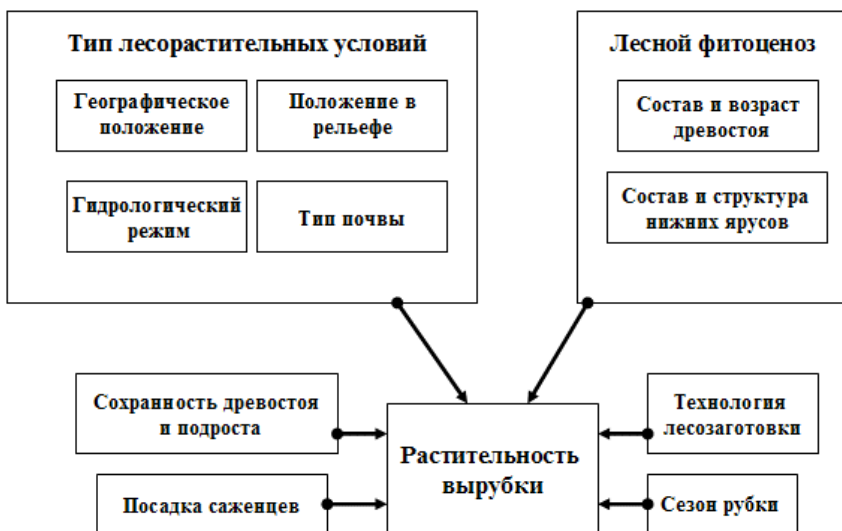


Рис. 1. Основные факторы, определяющие формирование растительности после сплошной рубки ельников

Удаление полога древостоя приводит к резкому изменению экологических условий существования сохранившейся и формирующейся растительности (Орфанитский, Орфанитская, 1971; Молчанов, 1978; Побединский, 1980; Федоров и др., 1981; Vitousek, Matson, 1985; Тощева, 1988; Уланова, Тощева, 1989; Гордеева и др., 1990; Попова, Перевозникова, 1996; Бабинцева и др., 1998; Ballard, 2000; Куваев и др., 2001; Giardina, Rhoades, 2001; Swank et al., 2001; Обыденников, 2002; Ярошенко, 2004).

1. Увеличивается освещенность и изменяется радиационный баланс.

2. Изменяются суточные и сезонные температурные режимы воздуха и почвы; возрастают амплитуда колебаний климатических показателей в течение дня, суток и по сезонам; возрастает опасность заморозков.

3. Изменяется гидрологический режим за счет снижения суммарного испарения, уменьшается транспирация и испарение задержанных осадков; увеличивается влажность почвы и повышается уровень грунтовых вод. Увеличение поверхностного стока приводит к почвенной эрозии.

4. Изменяются основные физические и химические свойства почв. Происходит значительное уплотнение почвы, снижение пористости, уменьшение аэрации и водопроницаемости, ускоряется разложение и минерализация подстилки. Уменьшается кислотность почв.

5. Усиливается круговорот азота в первые 5 лет после рубки за счет возрастания содержания доступного растениям азота и активизации процесса азотфиксации в почвах.

6. Возрастает микробиологическая активность почв и подстилки за счет увеличения доли аэробной бактериальной флоры, при этом угнетаются микоризные и другие грибы лесной подстилки.

7. Происходит смена биоценозов с образованием травяных сообществ с новым комплексом микрофлоры почвы и зооценоза открытых территорий. Образование новых фитоценозов детерминировано, с одной стороны, сохранностью лесной растительности, с другой – условиями новых экотопов.

8. Формируется техногенный микрорельеф на месте фитогенного лесного.

При нарушениях растительного и почвенного покрова в процессе рубки и трелевки древесины техникой на лесосеке образуются и пространственно обособляются четыре типа экотопов (Уланова, 2006б):

1) ненарушенные и малонарушенные – вдоль стен леса, около пней и куртин недорубов без воздействия лесозаготовительной техники на почву;

2) средненарушенные – при протаскивании срубленных деревьев и проходе тракторов; в результате уничтожается подрост, кустарники, травы и сдираются мхи, подстилка и даже верхние почвенные горизонты.

Происходит перемешивание подстилки, порубочных остатков с верхними горизонтами почвы;

3) сильнонарушенные – при многократном проходе тракторов с хлыстами по волокам и дорогам происходит полное уничтожение и перемешивание растительности и подстилки с верхними горизонтами почвы, при этом может оголяться подзолистый горизонт. На магистральных трелевочных волоках, погрузочных площадках, в местах складирования срубленной древесины почва уничтожается полностью и обнажается даже подстилающая порода;

4) кучи или валы из порубочных остатков и выкорчеванных пней.

Почвенный покров вырубок ельников представляет собой комплекс контрастных почвенных комбинаций техногенного происхождения (Тощева, 1988). Условия экотопов отличаются положением в мезо- и микрорельефе, почвами, микроклиматическими и гидротермическими условиями. Качественно новые растительные сообщества вырубков представляют собой комплекс фитоценозов, различных по площади и конфигурации. В итоге в пределах одного исходного лесного фитоценоза после рубки леса формируется комплекс фитоценозов, приуроченных к определенным экотопам. Фитоценозы существенно отличаются ходом последующих восстановительных процессов, и это сказывается впоследствии на структуре древесного яруса вторичного леса (Паутов, Ильчуков, 2001; Ильчуков, 2003).

2. Изменение флористического богатства растительности в процессе зарастания сплошных вырубок ельников

Флористический состав считается важнейшим признаком растительных сообществ. При глобальных антропогенных (рубки) нарушениях изменения, происходящие во флористическом составе сообществ, носят, с одной стороны, закономерный, а с другой – стохастический (случайный) характер. Экологический диапазон местообитаний, который определяется благоприятностью условий для произрастания растений в фитоценозах, рассматривается как определяющий фактор видового разнообразия (Palmer, 1994; Vegon et al., 1996; Kimmins, 2004). Флористическое богатство новых «открытых» фитоценозов оказывается значительно выше исходных лесных (Крышень, 2003). Экотопический отбор новых видов растений, появляющихся из семян, спор и органов вегетативного размножения, происходит довольно быстро и приводит к формированию сомкнутых пионерных фитоценозов. Однако в каждом конкретном фитоценозе видовой состав может заметно различаться. Так, например, флористическое богатство вырубков зависит от расстояния до сельхозугодий и поселков.

Динамика видového разнообразия растительности на сплошных вырубках исследована на 28 постоянных пробных площадях (ППП) с 1983 по 1999 г. в течение 16 лет в основных типах ельников (чернично-сфагновый, черничный, кисличный, липняковый, таволгвый) в охранной зоне ЦЛГБЗ (Уланова, 2006б). Мониторинговые наблюдения проведены на ППП большого размера (около 2 га), что позволило оценить динамику флористического состава в ходе сукцессии, нивелируя влияние сильной вариабельности видového богатства, связанную с высокой комплексностью фитоценозов техногенного происхождения. Полные геоботанические описания проводились на молодых рубках ежегодно в течение первых 5 лет, а позже – через каждые 5 лет. Всего в обработку вошли 126 геоботанических описаний. Для сравнения были использованы описания исходных лесных фитоценозов.

Существенные изменения интегральной характеристики фитоценозов – видového богатства (общего числа видов) растительности вырубок – произошли за 25 лет сукцессии. Видовое богатство сосудистых растений в процессе зарастания увеличивается в 4 раза в течение первых 3 лет по отношению к исходному типу леса (рис. 2). В дальнейшем происходит постепенное уменьшение общего числа видов, при этом существует достоверная высокая связь между общим числом видов и возрастом после рубки ($r = -0,90$).

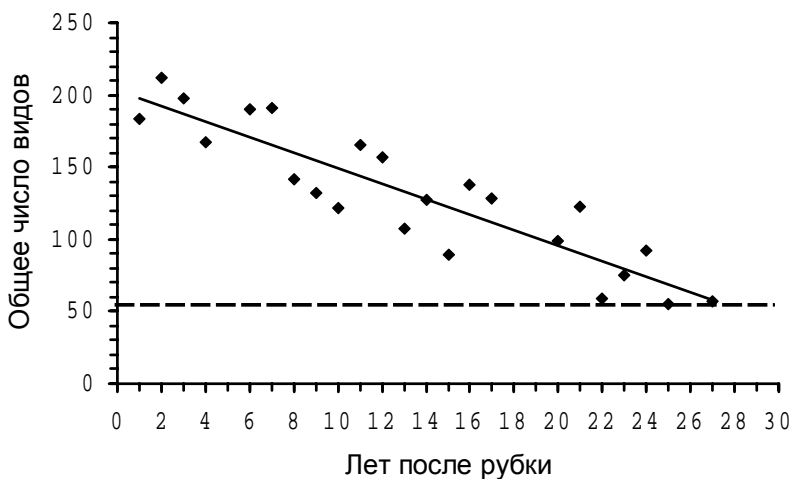


Рис. 2. Изменение общего видového богатства растительности после рубки ельников по результатам мониторинговых наблюдений

Выделено пять главных этапов в изменении видового состава растительности вырубок (Уланова, 2006б).

Первый этап (1–2 года после рубки) связан с уничтожением лесного фитоценоза и образованием «открытых» фитоценозов, в которых преобладает экотопический отбор. Высокое разнообразие экотопов, образующихся в процессе разработки вырубок лесозаготовительной техникой, позволяет прижиться большому числу видов, не характерных для исходных сообществ. Это способствует резкому увеличению флористической емкости сообществ.

Второй этап (3–6 годы после рубки) – новое травяное сообщество становится закрытым, начинает преобладать фитоценотический отбор при сохранении экотопического отбора, который определяет комплексность растительности вырубок. В этот период происходит дифференциация видов на доминанты и соподчиненные виды. При этом часть рудеральных видов, в основном сорных, луговых, резко сокращает обилие. Доминантами становятся виды, обладающие пионерной стратегией жизни, такие как малина (*Rubus idaeus*), вейники (*Calamagrostis arundinacea*, *C. epigeios*, *C. canescens*), ситник (*Juncus effusus*), иван-чай (*Chamerion angustifolium*) и щучка (*Deschampsia cespitosa*).

Третий этап (7–11 годы после рубки) – переломный в изменении видового состава. Мелколиственные породы деревьев, такие как береза (*Betula pendula*), осина (*Populus tremula*) и ива козья (*Salix caprea*), в массе появляющиеся сразу после рубки леса, выходят из яруса трав. Подрост начинает формировать сомкнутый ярус. Уменьшение освещенности под пологом подроста и увеличение корневой конкуренции за воду и элементы минерального питания ведут к постепенному исчезновению луговых, болотных, водных и других видов.

Четвертый этап (12–17 годы после рубки) – сомкнутые молодые лесные сообщества. В этот период происходит смена флористического состава на лесной.

Пятый этап (с 18 лет после рубки) – лесной. К этому времени флористический состав приближается к лесному и полностью формируется лесная экосистема.

Приводимые временные границы последних трех этапов изменения флористического состава условны и связаны с особенностями породного состава леса, образующегося на вырубках, и от регулярности и интенсивности проведения рубок осветления. Полное восстановление исходного флористического состава лесных фитоценозов происходит за 20–30 лет после рубки леса.

3. Особенности лесовозобновления на сплошных вырубках ельников

Биологические и экологические свойства лесообразующих пород в значительной мере определяют основные черты и особенности их возобновления и последующего формирования древостоев, а также смены поколений и пород (Бабинцева и др., 1998; Zhukovskaya, Ulanova, 2006). Исследование популяционной биологии березы и осины, механизмов появления их возобновления и дальнейшего развития их популяций на вырубках остается до сих пор актуальной проблемой фитоценологии (Уланова и др., 2005). Особенно важной эта проблема стоит сейчас, так как береза и осина стали основными лесообразующими породами таежной зоны европейской России и необходимо переводить их в главные (целевые) лесные породы (Авдеев и др., 2003).

Механизмы развития популяции березы бородавчатой в течение 10 лет после рубки ельника черничного изучены на постоянной пробной площади в охранной зоне Центрально-лесного заповедника. Детальный анализ жизни 182 берез от стадии проростка до генеративного состояния позволил понять закономерности формирования древостоя березняка (рис. 3). Пять поколений возникли из семян, однако только первые три поколения достигли виргинильного состояния и сформировали сомкнутый полог древостоя (Уланова, 2006а). Подрост развивается быстро, однако выходят в ярус и формируют древостой только особи, достигшие взрослого состояния к 5–7 годам. В результате формируется одновозрастной древостой (с разницей возраста деревьев в 3–5 лет) исключительно семенного происхождения.

Осина является породой довольно требовательной к плодородию почвы, поэтому смена осиной происходит после рубки ельников на лучших по плодородию и увлажнению почвах. Доминирование осины на вырубках южно-таежных лесов обусловлено следующими факторами: повсеместным участием ее в коренных материнских древостоях, чрезвычайной способностью к образованию корневых отпрысков, слабым влиянием метеорологических показателей на ход вегетативного возобновления, активным нарушением верхнего почвенного слоя, что благоприятствует появлению побегов из спящих почек на корнях осины. Развитие отпрысков от корней материнских деревьев происходит только в первые 5 лет после рубки, лучший же подрост образуется в первые два года. В результате подрост осины полностью заселяет сплошные вырубки даже при небольшом ее участии в составе материнского древостоя. Немногочисленные семенные проростки появляются только в первый год и не доживают до весны следующего года.

Механизмы развития популяции осины на начальных стадиях формирования древостоев осинника после рубки ельника сложного изучены на постоянной пробной площади в течение первых 8 лет (Уланова, 2006б). Детальный анализ жизни 150 осин показал, что весь древостой сформировался уже весной в первый вегетационный сезон после рубки и исключительно из деревьев корнеотпрыскового происхождения (рис. 4). Быстрый рост и развитие позволил лучшим отпрыскам достичь взрослого состояния на третий год жизни, именно они и образовали древостой осинника. Таким образом, осинники, образующиеся на вырубках, абсолютно одновозрастные и имеют порослевое происхождение. Можно предположить, что генетически они однородны, так как в нескольких поколениях образуют один клон.

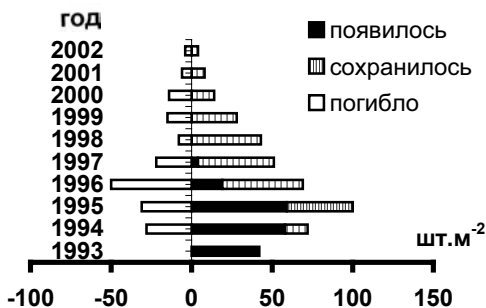


Рис. 3. Динамика структуры подроста березы в течение первых 10 лет в наземнейниковом фитоценозе после вырубке ельника черничного

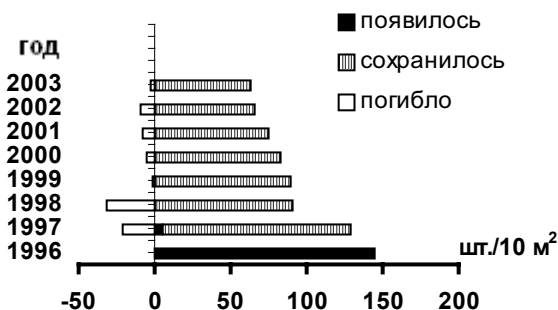


Рис. 4. Динамика структуры подроста осины в течение первых 8 лет после вырубке ельника сложного

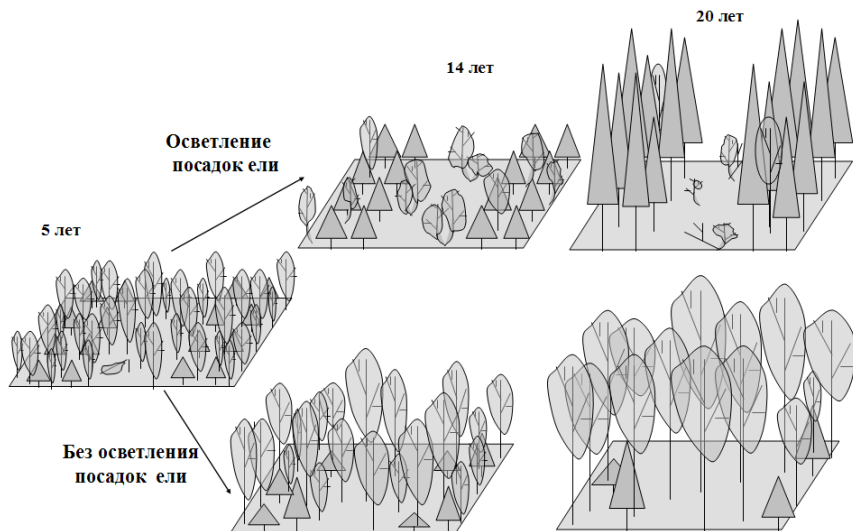


Рис. 5. Схема формирования ельника при проведении рубок ухода (осветлении) посадок ели и березняка без рубок ухода на сплошных вырубках (Zhukovskaya, Ulanova, 2006).

Естественное зарастание вырубок южнотаежных ельников березой или осиной ведет к формированию вторичных лесов, даже если были проведены посадки саженцев ели (рис. 5). Однако при проведении регулярных рубок ухода (осветлении посадок ели) происходит постоянное уничтожение мелколиственных пород и в результате образуются чистые ельники.

3. Экологические и антропогенные факторы, определяющие комплексность растительности вырубок

Высокая экологическая гетерогенность, возникающая в процессе рубки, и выраженность микро- и мезорельефа определяют комплексность растительности вырубок. Тип каждого фитоценоза определяется влажностью и трофностью нового местообитания и зависит от первоначальной степени антропогенной нарушенности травяно-кустарничкового яруса (ТКЯ) и почв (Уланова, 2006б).

При сильных нарушениях ТКЯ и почв (полное уничтожение растительности, подстилки, верхних горизонтов почвы) происходит образование луговых сообществ, отсутствующих в исходных ельниках. В результате возможно появление новых фитоценозов: щучковых, полевицевых – при дерновом процессе почвообразования; кипрейно-малиновых – при процессе

гумусонакопления; ивовых, ситниковых и камышовых – при процессах глееобразования при заболачивании. Видовой состав луговых сообществ резко отличается от лесных. Это фактически фрагменты других типов растительности. Экологические условия и образующиеся вновь почвы затрудняют поселение деревьев, и такие фитоценозы зарастают лишь кустарниками. Возврат к лесной растительности возможен лишь через 50–80 лет.

При незначительном нарушении ТКЯ и почв в процессе рубки сохраняется лесная растительность. Однако она – принципиально отличается отсутствием деревьев и часто подростом и подлеском. В результате на вырубках образуются фитоценозы, состоящие из лесных видов кустарников, трав и мхов, близкие к исходным, при этом возможно лишь изменение доминирования видов.

Ход сукцессии и время возврата к исходному типу леса зависят от степени начального нарушения экосистемы. Чем масштабнее нарушение лесного биогеоценоза, тем сильнее отличается образующийся фитоценоз от исходного. Таким образом, нелесные сообщества формируются только при сильных нарушениях ТКЯ и почв. Именно в этих сообществах принципиально изменяется видовой состав и экологические условия. Основная задача же лесоводов не допустить потери лесных территорий и ускорить процесс лесовосстановления. Для решения этой проблемы необходимо не допускать снятия верхних горизонтов почвы тяжелой лесозаготовительной техникой и соблюдать правила равномерного расположения по площади лесовозных волоков.

4. Динамика растительности при лесовосстановлении на сплошных вырубках

Проведенные мониторинговые исследования растительности в течение 16 лет на ППП позволили сделать выводы о направлениях изменения растительности после рубки леса (Уланова, 2006б). В средних экологических условиях (ельники черничные, кисличные и сложные) динамический тренд направлен к исходным типам ельников. Происходит восстановление растительности с образованием молодых ельников (при регулярных рубках ухода за посадками елей) или вторичных коротко производных березняков или осинников (при недостаточном уходе за посадками). В крайних экологических условиях (ельники чернично-сфагновые, сфагновые и таволговые) динамический тренд не направлен к исходным ельникам, так как формируются длительнопроизводные березняки или сероольшаники. Восстановление ельников затягивается во времени из-за отсутствия возобновления ели. Для восстановления таких ельников необходимы меры по искусственному возобновлению елей с уходом за посадками. Экономически это не оправдано, так как

в этих условиях образуются низкобонитетные ельники. Проведение сплошных вырубок ельников в заболоченных условиях не рационально и следует использовать другие варианты рубок.

Проведенные исследования позволили предложить схему основных направлений природной динамики растительности после рубки южнотаежных ельников европейской части России (рис. 6).

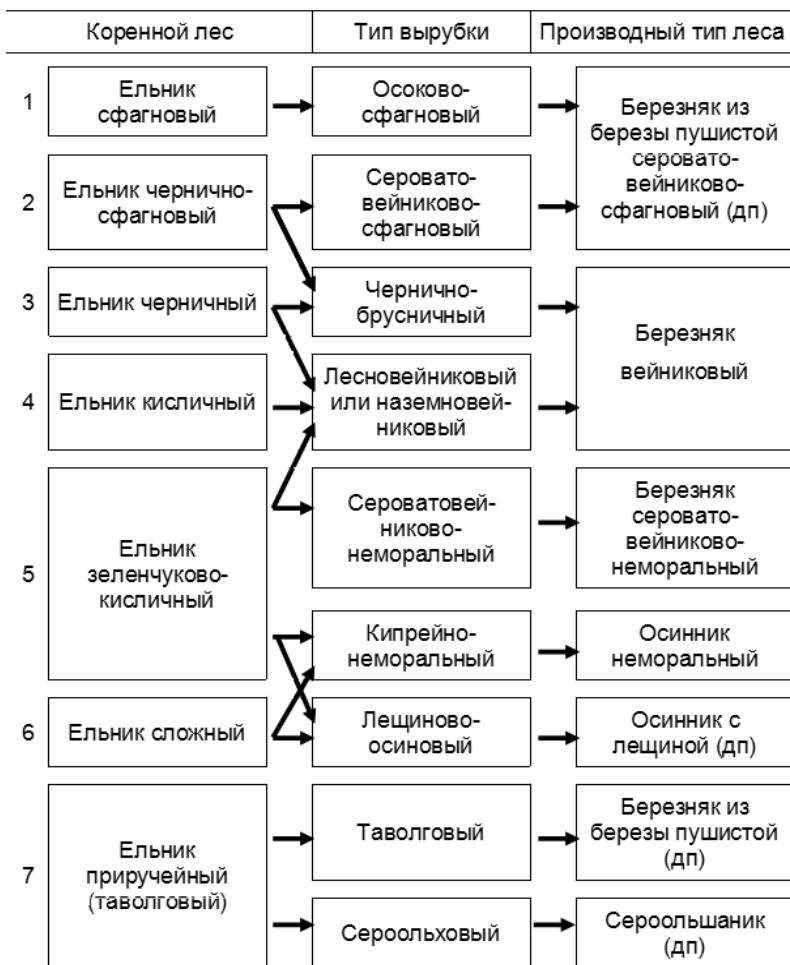


Рис. 6. Основные направления сукцессий на сплошных вырубках в южнотаежных ельниках (дп – длительнопроизводные леса)

Динамические процессы, происходящие после удаления древесного яруса в южнотаежных ельниках, можно отнести к вторичным сукцессиям, так как происходит смена фитоценозов при уничтожении существующих лесных. Однако возможно выделение трех типов смен фитоценозов в ходе вторичных сукцессий (Уланова, 2006б), следуя терминологии Т.А. Работнова (1992).

1. **Демутации** (восстановление состояния, близкого к исходному фитоценозу) происходят при небольших нарушениях травяно-кустарничкового яруса и почвенного покрова в ходе рубки. В новых фитоценозах в значительной степени сохраняется флористический состав. Ход лесовосстановления ведет к формированию вторичных мелколиственных лесов, которые в свою очередь могут перейти в еловые леса. Демутации происходят только при сплошной рубке ельников черничных, кисличных, кислочно-зеленчуковых и некоторых типах сложных. Сплошные вырубку в этих типах допустимы при условии незначительного нарушения почв.

2. **Квазипервичные сукцессии** возникают при очень сильных нарушениях травяно-кустарничкового яруса и почвы, когда эдафотоп изменяется столь сильно, что сукцессионные процессы приближаются к первичным сукцессиям. Действительно, сукцессии, начинающиеся на оголенном иллювиальном почвенном горизонте (В), имеют черты первичных сукцессий. Формируются новые фитоценозы, флористически далекие от исходных лесных. Их образование зависит от гидрологических условий, поэтому возможно возникновение нескольких ассоциаций: щучковых, полевицевых, ивовых, ситниковых и камышовых. Лесовосстановление не происходит длительное время, поэтому не следует допускать возникновения участков со снятой почвой при проведении сплошных рубок ельников.

3. **Неполночленные вторичные сукцессии** приводят к восстановлению лесных фитоценозов, но не исходных ельников. Переход в ельники затруднен из-за отсутствия возобновления ели в заболоченных сообществах. Образуются длительно производные березняки, осинники и сероольшаники. Неполночленные сукцессии могут проходить в ассоциациях: таволговых, осоково-сфагновых, сероватвейниково-сфагновых, сероольховых и лещиново-осиновых. Проведение сплошных вырубок в заболоченных ельниках недопустимо, так как восстановление исходных лесов маловероятно.

Работа выполнена при финансовой поддержке INTAS (01-0527), SCOPES № 7-IP-62658, РФФИ (01-04-49198, 04-04-48469, 05-04-49291), гранта Президента РФ государственной поддержки научных исследований, проводимых ведущими научными школами (00-15-97734; 2125.2003.4; 7063.2006.4).

ЛИТЕРАТУРА

Авдеев А., Авдеев Э., Дмитриева Т. О некоторых взаимосвязанных проблемах в лесном хозяйстве и лесопользовании // Лесной бюл. 2003. № 3. С. 9–13.

Бабинцева Р.М., Бузыкин А.И., Иванов В.В., Масленков П.Г., Пиеничникова Л.С. Формирование лесных экосистем в условиях интенсивной лесозексплуатации. Новосибирск, 1998. 184 с.

Гордеева М.М., Игнатова Е.А., Уланова Н.Г. Бриофлора вырубки охранной зоны Центрально-лесного заповедника // Новости систематики низших растений. 1990. Т. 27. С. 140–144.

Ильчуков С.В. Динамика структуры лесного покрова на сплошных вырубках (подзона средней тайги Республики Коми). Екатеринбург, 2003. 119 с.

Крышень А.М., Структура и динамика растительности сообществ вейниковой вырубки в Южной Карелии. 1. Видовой состав // Ботан. журн. 2003. Т. 88, № 4. С. 48–62.

Кубаев В.Б., Шахин Д.А., Роденков А.Н., Телеснина В.М. Естественное восстановление сосновых лесов среднего Енисея после рубок (опыт долговременного комплексного мониторинга). М., 2001. 313 с.

Молчанов А.А. Воздействие антропогенных факторов на лес. М., 1978. 139 с.

Обыденников В.И. Лесоводственно-географические аспекты последствий сплошных рубок // Лесохозяйственная информ. 2002. № 4. С. 28–53.

Орфанитский Ю.А., Орфанитская В.Г. Почвенные условия таежных рубок. М., 1971. 96 с.

Паутов Ю.А., Ильчуков С.В. Пространственная структура производных насаждений на сплошных концентрированных вырубках в Республике Коми // Лесоведение. 2001. № 2. С. 27–32.

Побединский А.В. Рубки главного пользования. М., 1980. 192 с.

Попова Э.П., Перевозникова В.Д. Трансформация нижних ярусов растительности и подстилок на вырубках сосняков Среднего Приангарья // Лесоведение. 1996. № 6. С. 47–57.

Тощева Г.П. Изменение почвенного покрова на вырубках ельников южной тайги // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1988. 24с.

Уланова Н.Г. Мониторинг динамики популяции березы повисшей в первые 10 лет после сплошной вырубки ельника-черничника // Принципы и способы сохранения биоразнообразия. Йошкар-Ола, 2006 а. С. 290–292.

Уланова Н. Г. Восстановительная динамика растительности сплошных рубок и массовых ветровалов в ельниках южной тайги (на примере европейской части России). Автореф. дис. ... доктора биол. наук. М., 2006 б. 46 с.

Уланова Н.Г., Жуковская О.В., Куксина Н.В., Демидова А.Н. Структура и динамика популяции березы бородавчатой (*Betula pendula Roth.*) в наземной вейниковых фитоценозах сплошных рубок ельников Костромской области // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. 2005. Т. 110. Вып. 5. С.27–35.

Уланова Н.Г., Тощева Г.П. Связь растительности микрогруппировок вейниковой вырубки с почвами // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. 1989. Т.94. Вып. 4. С. 73–84.

Федоров С.Ф., Марунич С.В., Буров А.С., Ральцевич Н.Д. Изменение структуры водного и теплового баланса залесенных территорий под влиянием вырубок // Труды Государственного гидрологического ин-та. 1981. № 279. С. 20–31.

Ярошенко А.Ю. Способы минимизации негативного воздействия лесозаготовительной деятельности на природное биоразнообразие и естественную динамику лесов // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. М., 2004. Т. 2. С. 507–536.

Ярошенко А.Ю. Об оставлении при сплошных рубках малоценных лиственных деревьев // Лесной бюл. 2005. № 28. С. 27–32.

Ballard T.M. Impacts of forest management on northern forest soil // Forest Ecology and Management. 2000. Vol. 133. P. 37–42.

Begon M., Harper J.L., Townsend C.R. Ecology. Individuals, populations and communities. 3rd ed. Oxford, 1996. 942 p.

Giardina C.P., Rhoades C.C. Clear cutting and burning affect nitrogen supply, phosphorus fraction and seedling growth in soil from a Wyoming lodgepole pine forest // Forest Ecology and Management. 2001. Vol. 140. P. 19–28.

Kimmins J.P. Forest ecology: a foundation for sustainable forest management and environmental ethics in forestry. New Jersey: Pearson Education Inc., Prentice Hall, 2004. 701 p.

Palmer M.W. Variation in species richness: towards a unification of hypotheses // Folia Geobot. et Phytotaxon. 1994. Vol. 29. № 4. P. 511–530.

Swank W.T., Vose J.M., Elliott K.J. Long-term hydrologic and water quality responses following commercial clearcutting of mixed hardwoods on a southern Appalachian catchment // Forest Ecology and Management. 2001. Vol. 143. P. 163–178.

Vitousek P.M., Matson P.F. Disturbance, nitrogen availability, and nitrogen loss in an intensively managed loblolly pine plantation // Ecology. 1985. Vol. 66. P. 1360–1376.

Zhukovskaya O.V., Ulanova N.G. Influence of brushing frequency on birch population structure after felling // Ecoscience. 2006. Vol. 13. № 2. P. 219–225.

ГЕТЕРОГЕННОСТЬ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА В АРКТИКЕ И ПОДХОДЫ К ЕЕ ТИПИЗАЦИИ

Н. В. Матвеева

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург
nadyam@NM10185.spb.edu

Детальное изучение структуры растительности не теряет своей актуальности, поскольку именно в ней в конечном итоге находят отражение все процессы, происходящие в растительных сообществах. Это необходимо для решения ряда вопросов при классификации растительности, определении биологической продуктивности, картировании и многих практических задач.

Б. А. Быков (1960) писал, что исследовать структуру сообщества, значит описать распределение составляющих его видов по вертикали и горизонтали. Однако в этом случае будет отражена лишь морфология сообщества, или его пространственная структура. В более широком смысле в понятие структуры растительности входят взаимоотношения между растениями, а также между ними и средой и их количественная оценка (функциональная структура), а также флористический состав, численность видов, состав популяций, соотношение жизненных форм и биологических групп видов (конституционная структура). В настоящей статье будут рассмотрены некоторые вопросы, связанные с изучением горизонтальной структуры, конкретно – с гетерогенностью растительного покрова и подходами к ее типизации. Объектом для их рассмотрения избрана растительность Арктики в пределах зон тундр и полярных пустынь.

Изучение структуры растительных сообществ, в частности, есть основа для дальнейшего уточнения сущности основной единицы геоботаники фитоценоза.

Прекрасным инструментом для выявления неоднородности покрова разного уровня является картирование растительности, начиная от зарисовки горизонтальной структуры пробных площадок до составления карт разного масштаба, при которых выявляются различные по содержанию, протяженности, конфигурации элементы. При переходе к более мелкому масштабу обычно пренебрегают гетерогенностью более низкого ранга, что обусловлено не только возможностями отображения, но и самим восприятием дифференциации покрова, что в каждом конкретном случае зависит от поставленной задачи. При этом сама гетерогенность, естественно, не исчезает. Каждому масштабу картирования обычно соответствует определенный уровень неоднородности.

Растительный покров гетерогенен в разном масштабе, отражением чего собственно и является наличие множества карт и картосхем разного

масштаба: от районирования крупных территорий до зарисовок горизонтальной структуры сообществ. Элементы гетерогенности измеряются от немногих квадратных сантиметров и дециметров до десятков, сотен и тысяч квадратных метров и километров. Для каждого масштаба неоднородности покрова имеются свои термины. Особое положение в этом ряду занимает основная единица, с которой работают геоботаники, используя ее в самых различных исследованиях, а именно: фитоценоз, или растительное сообщество.

Этой единицей пользуются очень широко, несмотря на качественные и количественные различия в ее содержании и объеме в разных зонах и, что не менее существенно, при отсутствии четких количественных критериев меры однородности и масштаба этого природного феномена. Последнее замечание, о чем 40 лет назад писал А. А. Ниценко (1968), остается в силе и по сию пору.

П. Д. Ярошенко, (1950) полагал, что в природе существует огромное количество группировок растений, различных по своим размерам, поэтому можно говорить о существовании микро-, мезо- и макрогруппировках растительности. Отмечая очевидную дифференциацию растительности, фитоценозом называют не любые участки покрова: с одной стороны, выделяют его структурные элементы, с другой – различные территориальные единицы, в которые объединяют фитоценозы. Косвенным отражением этого служит наличие, наравне с фитоценозом, таких терминов, как грегации, агрегации, синузии, микрогруппировки, с одной стороны, и комплексы, ряды, серии и др. – с другой. Каждое из этих понятий обозначает какое-то сообщество растений, для которого можно указать определенную степень однородности состава и строения, но масштаб однородности во всех случаях разный, т. е. все это сообщества (в широком смысле) растений разного ранга. Фитоценоз выделен в этом ряду в особое положение: это единица, ниже которой – части единицы, выше – набор единиц. Надо отметить, что это не единственно возможная схема горизонтального расчленения растительного покрова (Мазинг, 1965). Но исторически сложилось так, что именно фитоценоз, а не более крупные или мелкие единицы был выбран как основная единица пространственной дифференциации растительного покрова для решения многочисленных вопросов фитоценологии. Именно этот элемент гетерогенности является основной единицей классификации в фитоценологии, хотя классифицировать можно как единицы внутриценозного, так и надценозного расчленения, что и делают при постановке специальных исследований.

В России за многие годы существования фитоценологии периодически возникали довольно жаркие дебаты по поводу понимания и определения растительного сообщества: синоним ли это фитоценоза, каковы необходи-

мые и непрменные атрибуты этих понятий? Начиная с первой трети прошлого века, когда в печати и на различных совещаниях состоялась знаменитая дискуссия «Что такое фитоценоз», этот вопрос обсуждался в течение почти полувека. Одно перечисление многочисленных публикаций заняло бы немало места, достаточно сослаться лишь на некоторые сводки, в которых приведены обзоры этих дискуссий (Ниценко, 1971; Миркин, Розенберг, 1978; Норин, 1979; Василевич, 1983 и др.). Несмотря на горячие споры, резкость суждений, непримиримость оппонентов, на практике разногласия по вопросам, как выбрать фитоценоз для описания, как ограничить его в пространстве, возникают не так уж часто (хотя все же возникают, о чем пойдет речь дальше). На помощь приходят здравый смысл и интуиция, в основе которых лежит коллективный опыт фитоценологов.

В ряду многочисленных определений фитоценоза очень простое и, по видимому, самое короткое предложено авторами Словаря понятий и терминов современной фитоценологии: «Фитоценоз (син. сообщество растительное, от греч. *phyton* – растение, *koinos* – общий) – условно отграниченный и однородный (на глаз) контур растительности, часть континуума фитоценотического» (Миркин и др., 1989, с. 199). Из этого определения следует, что его авторы признают: 1) существует континуум растительного покрова, но это не мешает различать в нем дискретные единицы; 2) внутренняя однородность таких единиц при работе в поле оценивается на глаз; 3) при их описании не ставится задача определять характер взаимоотношений между растениями в пределах пробной площадки или всего выдела, на чем настаивали многие сторонники функциональной сущности фитоценоза; 4) фитоценоз и растительное сообщество признаются синонимами. Однако и в нем отсутствуют какие-либо количественные критерии меры однородности и масштаба выделяемых выделов, в том числе и их размеров.

Сообщества растений любого ранга обладают многими качествами и могут быть охарактеризованы различными чертами. В данном контексте мы в основном обсуждаем вопрос об их пространственной протяженности. П. Д. Ярошенко (1950) полагал, что фитоценоз есть мезогруппировка растительности, специально обращая внимание на важное свойство, заключающееся в его размерах: не слишком больших и не слишком малых, т. е. в размерах, оптимальных для восприятия исследователя (для которого собственно и важны все затрагиваемые здесь вопросы). В ряде работ (Ярошенко, 1931; Мазинг, 1965, и др.) распространение и протяженность фитоценозов связывают с формами мезорельефа. Однако их границы совпадают не всегда, например, различные фитоценозы могут быть развиты на разных подстилающих породах без выраженных различий в мезорельефе. Но для того чтобы растительный покров разделялся на фитоценозы, необходимо, чтобы условия среды были распределены более или менее

крупными локалитетами (Ниценко, 1968). Их размеры измеряются в тех же единицах, что и горизонтальная протяженность элементов мезорельефа (от немногих до сотен метров).

В последние 20 лет по ряду причин накал страстей по поводу определений и выделения основной единицы геоботанических исследований утих, и стало казаться, что проблема разрешилась и все исследователи пришли к некоему консенсусу. В настоящее время в российской фитоценологии по числу публикаций лидируют статьи по классификации растительности, в основе чего лежат описания фитоценозов, а вернее, пробных площадок, размеры которых в разных зонах и типах сообществ варьируют от 4 до 400 м².

Не берусь судить, насколько проблема с выделением фитоценозов, их структурных частей и их объединений в территориальные единицы надценозного уровня решена в других природных зонах, но могу свидетельствовать, что для Арктики эти вопросы, и особенно типизация и классификация всех обсуждаемых единиц, остаются актуальными.

С самого начала изучения растительного покрова Арктики наиболее часто используемым понятием для основной единицы, с которой работают геоботаники-тундроведы, был и остается «тип тундры» (очень часто слово «тундра» используется вместо «сообщества»). Анализ литературы и работа в поле приводят к заключению, что это понятие по своему содержанию не отличается от представления о фитоценозе в том смысле, как оно используется в практике геоботанических исследований в других зонах: это участок растительности с более или менее заметными границами, однородный (вернее однотипный) внутри себя; это сообщество мезоразмеров (его протяженность измеряется от немногих до десятков, реже сотен метров), приуроченное к определенным условиям мезорельефа, при смене которого сменяются и арктические фитоценозы. Казалось бы, проблемы выделения и описания последних не сложнее, чем в других природных зонах.

Однако общая повышенная пестрота растительного покрова в Арктике (в большой степени обусловленная наличием вечной мерзлоты и связанных с ней криогенных процессов в активном слое почвы), его очевидная неоднородность на нескольких уровнях, быстрая смена выделов в пределах небольших расстояний, отсутствие единого связующего растительного начала, контролирующего всю территорию в пределах одного выдела, – причина того, что в тундровой зоне выделение фитоценоза остается дискуссионным.

Особенность почти всех арктических сообществ, особенно зональных, – их гетерогенность, единицами которой являются микрогруппировки, которые далее в горизонтальном направлении не делятся. Они-то как раз и являются теми структурными частями, которые входят в более крупную

единицу – фитоценоз. Наиболее простым и ясным определением микрогруппировки можно считать определение, данное П. Д. Ярошенко (1960, 1961): «наименьший по размерам элемент горизонтального расчленения растительного сообщества, охватывающий все его ярусы и поэтому обладающий определенной целостностью». Согласно классификации П. Д. Ярошенко (1958, 1961) все фитоценозы по степени расчленения их покрова можно разделить на сообщества: а) с крайне слабо выраженной мозаичностью, б) с плавной мозаичностью, в) с контурной мозаичностью. Арктические сообщества в подавляющем большинстве относятся к третьей группе и вошли в литературу под названиями мозаичных, комплексных или комбинированных. Уже в этом перечне есть источник разногласий, поскольку для ряда исследователей два первых понятия относятся к разным уровням дифференциации покрова: мозаичность – к внутриценозному, а комплексность – к надценозному.

Наиболее проблемными в этом аспекте являются зональные пятнистые тундры, для которых характерно регулярное повторение в пространстве модуля (или цикла) из трех элементов нанорельефа (их протяженность измеряется дециметрами, а перепады высот – сантиметрами): пятен оголенного грунта, окружающих их валиков и ложбинок, образующих сеть, которым соответствуют разные микрогруппировки растительности. Образование таких гетерогенных сообществ обусловлено криогенными процессами в активном слое почвы, в результате которых поверхность грунта разбита трещинами. Число таких модулей на стандартной пробной площадке 100 м^2 меняется в направлении с юга на север: около 20 – в подзоне южных тундр, 30–60 – в типичных, 90–150 – в арктических и до 400 – в зоне полярных пустынь (Матвеева, 1998). Растительность на разных элементах модуля различается по многим признакам. На пятнах грунта в разреженном покрове преобладают мелкие мохообразные, накипные лишайники и единичные сосудистые растения. На валиках и в ложбинках развит сплошной покров из листоватых мхов со значительным участием травянистых и деревянистых форм сосудистых растений (кустарников – на юге и кустарничков – на севере тундровой зоны) и кустистых и листоватых лишайников. Эти три типа микрогруппировок различаются как по составу, так и по обилию видов. Большинство исследователей растительности Арктики считают пятнистые тундры с регулярно-циклическим типом горизонтальной структуры (Matveyeva, 1988; Матвеева, 1998) мозаичными сообществами, описания делают на пробных площадках размером от 16–25 до 100 м^2 , составляя единый список видов и давая оценки покрытия и обилия на эту площадь, и относят сообщества, сходные по составу и распределению видов, к одной ассоциации, приводя при характеристике

структуры информацию о сложении покрова, микрогруппировках, их конфигурации, соотношении площадей, основных видах. Однако высказывались суждения, что такие участки следует считать комплексом фитоценозов, а каждый из элементов неоднородности такой размерности – фитоценозом и относить последние к самостоятельным ассоциациям (Норин, 1979; Walker et al., 1994). На Аляске в качестве самостоятельного синтаксона в ранге ассоциации описана растительность пятен грунта (до 0.5 м в диаметре) между кочками пушицы *Eriophorum vaginatum* в кочкарных тундрах (Walker et al., 1994). Можно привести ряд аргументов за то, чтобы считать такие сообщества как комплексом фитоценозов, так и мозаичными фитоценозами (Матвеева, 1998). И решить этот вопрос можно, скорее, на согласительной, нежели доказательной основе. Полезным в такого рода дискуссиях может быть принцип аналогий. Так, комплексом фитоценозов предлагалось считать только пятнистые тундры с трехчленным регулярно-циклическим типом структуры. В отношении зональных полигональных сообществ самой северной полосы тундровой зоны, интразональных куртинных и мелкополигональных дриадовых сообществ на щебнистом или песчаном грунте или мелкобугорковых тундр со сплошным покровом этого не делалось. Хотя вряд ли можно найти принципиальные различия между мозаичностью пятнистых и мелкобугорковых тундр или полигонально-трещиноватых сообществ, где диаметр полигонов около 50 см, ширина трещин 1–2 см, а пятна оголенного грунта занимают небольшую часть в центре полигона. Многолетняя работа по описанию растительности тундровой зоны убедила меня в том, что участки с дробной расчлененностью покрова при размерах каждого из элементов мозаики менее 1 м² из практических соображений и по аналогии с таковыми других зон целесообразнее считать фитоценозами, а элементы их мозаики (микромозаики) – внутренними структурными частями: микрогруппировками, микросообществами или в более унифицированном виде мероценозами (см.: Миркин и др., 1989). В пользу этого говорят размеры пробных площадок, которые используют для описания (от нескольких до 100 м²), на которых в достаточной повторности имеются все элементы горизонтальной структуры и проявляются все существенные черты фитоценоза в наиболее широко принятом его понимании. При ином подходе на стандартной площадке 100 м² следует выделять до 100 и более фитоценозов. При этом придется пересматривать представление о таком понятии, как минимум-ареал, изменять всю процедуру описания.

Аналогичный тип регулярно-циклической структуры имеют и специфические для тундровой зоны полигональные или полигонально-валиковые болота. В основе их формирования лежит морозное растрески-

вание переувлажненных грунтов, в результате чего дифференцируются микрорельеф и характер увлажнения его элементов. Однако это явление другого масштаба, иной размерности. Классические полигональные болота – это тетрагоны со стороной 10–15 м, окружающие их валики шириной до 1 м и высотой над днищем полигона до 0,5 м и ложбины шириной 0,5–1,0 м и более глубокие, чем поверхность полигона. На полигонах (с застойным увлажнением) и в ложбинах (с проточным) формируется гомогенная гигрофильная растительность, характерная для арктических болот. На валиках в условиях умеренного увлажнения покров по составу и мозаичному сложению сходен с зональными тундрами. Размеры модуля в этом случае более 100 м², число их в одном болотном массиве общей площадью в несколько тысяч квадратных метров может быть очень большим (до нескольких сотен, иногда тысяч). Размеры каждого из элементов соизмеримы по площади со стандартными пробными площадками, используемыми для описания мозаичных тундровых сообществ, хотя только для полигонов возможно заложение такой площадки в форме привычного квадрата, для двух других элементов – это узкая лента той же ширины, что и сам элемент микрорельефа и его растительности. Описание делают раздельно для каждого из элементов горизонтального расчленения и относят их растительность к разным синтаксонам (ассоциациям или субассоциациям). Исходя из полевого опыта (собственного и многих коллег) могу сказать, что методически процесс описания уязвим, поскольку практически всегда описание делают более чем для одной «площадки», внося в список виды не с одного, а с нескольких однотипных элементов, тем самым еще в процессе описания принимая решение, что растительность всех (по крайней мере, описываемых) полигонов (соответственно валиков и ложбин) в данном массиве будет заведомо отнесена к одному синтаксону. Описать одну единственную площадку как-то не позволяет ощущение, что состав будет выявлен не полностью, описать множество площадок в пределах каждого из посещенных болотных массивов не дает обычный дефицит времени. Желательны, хотя бы в каких-то модельных массивах, многочисленные детальные описания каждого из выделяемых элементов для установления необходимой повторности таких пробных площадок, гарантирующих полное выявление состава. Делается это крайне редко.

Полигональные арктические болота – классический пример комплекса фитоценозов. Классифицировать и типизировать их можно по-разному. Один из подходов – типизация по размерам, конфигурации, соотношению площадей элементов комплекса (полигонально-валиковые, полигональные – еще без явных валиков, тетрагональные, 3–5(и более)-членные), при котором внимание уделяется горизонтальной структуре. Если

интерес представляет собственно растительность, то необходим перечень ассоциаций, к которым отнесена растительность каждого из элементов комплекса. В системе эколого-флористической классификации предложено понятие «сигма-ассоциации». В Арктике хорошо документированных (со списками описаний) материалов для любых комплексов и других территориальных единиц пока нет.

При сходстве типа горизонтальной структуры пятнистых тундр и полигональных болот (регулярное повторение в пространстве модуля из трех элементов рельефа с различной по составу растительностью) практически единственное различие – это размерность: в первых – элементы измеряются дециметрами, во вторых – метрами. На пробной площадке 100 м² в пятнистых тундрах помещаются десятки (до сотен) модулей, в полигональных болотах не умещается даже один. Пожалуй, только это и дает основание считать пятнистые тундры мозаичными сообществами (принадлежащими к одной ассоциации), а полигональные болота – комплексом сообществ (относимых к разным ассоциациям в пределах одной сигма-ассоциации, или к одному типу комплекса).

Без приведения детальных описаний для территории Таймырского биогеоэкологического стационара в окрестностях п. Тарей была предложена схема пространственных единиц и их возможных классификаций (Матвеева, 1978), которую с некоторыми изменениями приводим ниже.

Ряд фитоценозов		Ряды фитоценомер			
Мезоком-бинация	Совокупность комплексов	?	?	?	?
	Совокупность экологических рядов	<i>Тип совокупности экологических рядов</i>	?	?	?
Микроком-бинация	Экологический ряд	<i>Тип экологического ряда</i>	?	?	?
	Микропоясный ряд	<i>Тип микропоясного ряда</i>	?	?	?
	Комплекс	<i>Тип комплекса</i>	<i>Группа типов комплексов</i>	?	?
	Фитоценоз	<i>Ассоциация (доминантная классификация)</i>	<i>Группа ассоциаций</i>	<i>Формация...</i>	<i>Тип растительности</i>
		<i>Ассоциация (эколого-флористическая классификация)</i>	<i>Союз</i>	<i>Порядок</i>	<i>Класс</i>
Внутри-ценозная мозаика	Микро-группировка	<i>Микроассоциация</i>	?	?	?

В пяти верхних строках второго столбца таблицы приведены территориальные единицы – фитоценохоры (Сочава, 1972), в которые конкретные фитоценозы могут быть объединены по признаку совместного расположения в реальном пространстве. В зависимости от размерности и масштаба они в свою очередь сведены в микро- и мезокомбинации. К первым автор термина (Исаченко, 1969) относит устойчивые и повторяющиеся в пространстве сочетания растительных группировок (фитоценозов или их фрагментов), связанные с формами микрорельефа, горизонтальная протяженность которых не превышает десятка метров. В тундровой зоне к ним можно отнести комплексы полигональных болот, а также микропоясные и экологические ряды сообществ вдоль градиента факторов (вокруг озер, на склонах). Для целей картирования бывают необходимы и более крупные территориальные единицы ранга мезокомбинаций.

В правой части таблицы приведены классификационные единицы – фитоценомеры (Сочава, 1972), известные в настоящее время, которые, по сути дела, в достаточной мере разработаны лишь для фитоценозов (приведены единицы в двух системах: отечественной доминантной и западноевропейской эколого-флористической). Для Таймыра были предложены следующие микрокомбинации и их типы. *Комплексы полигональные*: тип двучленного полигонального болотного комплекса; тип трехчленного полигонального тундрово-болотного комплекса; тип многочленного полигонального болотно-тундрового комплекса. *Комплексы термокарстовые*: тип двучленного тундрового термокарстового комплекса с фоновой группировкой; тип двучленного тундрового термокарстового комплекса сообществ с равными площадями; тип многочленного тундрового термокарстового комплекса. *Микропоясные ряды сообществ*: тип гидрофильно-гигрофильного микропоясного ряда в озерных котловинах; тип гидрофильно-мезофильного микропоясного ряда на пологих склонах долин ручьев. *Экологические ряды сообществ* на склонах долин ручьев: тип мезофильного ряда сообществ на выпуклых участках склона; тип нивального ряда сообществ на вогнутых участках склона; тип нивального ряда на ложе снежника; тип гидрофильно-гигрофильного ряда в прирусловых участках.

Эти сложные единицы оказались нужными не только в процессе составления крупномасштабной карты стационара, но и были полезны при описании растительного покрова, для демонстрации характера размещения фитоценозов, собранных в своеобразные устойчиво «сцепленные» комбинации.

Тундроведы не оставляют своим вниманием и более мелкие единицы – микрогруппировки. Причиной горизонтальной расчлененности растительного покрова в масштабе «микро» (а в Арктике и «нано») могут быть

различные процессы (Раменский, 1937, 1938; Лавренко, 1952; Ярошенко, 1958, 1961; Мазинг, 1962, 1965, 1969; Матвеева, 1978, 1998; Matveyeva, 1988), поэтому классифицировать микрогруппировки можно по их происхождению (биогенные, в том числе фито- и зоогенные, эдафогенные, в Арктике еще и криогенные, антропогенные); по степени «верности» определенным типам фитоценозов (постоянные или случайные, редкие даже в одном конкретном фитоценозе и не встречающиеся в других сообществах данной ассоциации, чье появление вызвано воздействием статистически случайного фактора, не оказывающего существенного влияния на развитие структуры покрова данного типа сообществ; при этом в каждом конкретном случае придется решать вопрос о включении видов той или иной микрогруппировки в общий список фитоценоза); по характеру преобладания (фоновые или небольшие в виде включений), размещения в пространстве по площади (регулярным или спорадичным) или узору их распределения (диффузным, концентрическим, параллельным, сетчатым). Все это типизация по разным признакам, которая не затрагивает собственно растительность микрогруппировок, которую необходимо классифицировать по ее характеристикам, каковыми являются состав видов, их обилие, покрытие и т. д. Для этого нужна отдельная система, вряд ли стоит использовать термин «ассоциация» для растительности мелких выделов, измеряемых немногими сантиметрами или дециметрами.

В приведенной выше таблице вопросов больше, чем названий единиц, что и отражает существующее положение в типизации и классификации гетерогенных участков растительности в Арктике.

Проблем в этой области намного больше, чем можно осветить в кратком сообщении, цель которого – привлечь внимание и показать, что в этой области есть чем заняться молодым исследователям, которые захотят работать в Арктике.

Еще на нескольких примерах хочется задержать внимание читателя.

Что делать, как описывать, классифицировать разреженную растительность в зоне полярных пустынь, сомкнутость которой бывает крайне низкой (нередко менее 5%)? Разреженность покрова, особенно в зональных позициях, – один из диагностических признаков особого полярно-пустынного типа растительности (Александрова, 1971, 1983), с чем можно только согласиться, имея в виду климатическую обусловленность такого перманентно пионерного состояния. Но вот имеет ли смысл при классификации отделять растительность полярных пустынь от всех остальных типов, – может быть предметом обсуждения.

В работе по растительности Земли Франца-Иосифа В. Д. Александрова (1983, с. 36) на основании того, что цветковые растения в полярных пустынях растут разреженно и их корневые системы не смыкаются,

высказала точку зрения, что такие участки растительности нельзя объединять в ассоциации «из-за отсутствия ассоциированности растений в открытых группировках», и предложила в качестве основной единицы классификации сначала термин «тип открытой группировки», а затем из соображений краткости – «комитация» (от латинского *comitatur* – сопровождать, сопутствовать). «Это слово подчеркивало бы, что элементы открытых группировок... не соприкасаются и не взаимодействуют друг с другом, но лишь «сопутствуют» друг другу, будучи отделены друг от друга теми или иными промежутками» (там же). Следуя этой концепции, В. Д. Александрова сочла необходимым создать для классификации участков с разреженной растительностью параллельную систему, в которой были такие конкретные единицы растительности (аналог фитоценоза в более южных районах), как *наноконплексы* (разреженный, но связный покров с сетчато-полигональной структурой) и *открытые группировки (агрегации и семиагрегации)*. Для первых в качестве низшей синтаксономической единицы (аналог ассоциации) было использовано название *тип наноконплекса* и предложены буквенные обозначения (А, Б, В, Г и Д), для вторых – *комитации* и *субкомитации* и тоже даны буквенные обозначения с латинским именем основного вида и развернутым описанием в названии косной среды.

На мой взгляд, здесь произошло смешение понятий в отношении слова «ассоциация» как одного из возможных его смысловых интерпретаций (взаимосвязь) и геоботанического термина. В ассоциацию объединяют однотипные участки растительного покрова по принципу их сходства, а не по тому, как растения взаимодействуют в пределах этого участка. Нет не только принципиальных, но и вообще каких-либо различий при обрисовке выделов растительности в полярных пустынях и в любых других зонах как при работе в природе (контуры участков и их границы ничуть не менее трудны для выделения и отграничения от соседних; описание делается на такой же пробной площадке, при этом используются те же признаки и характеристики: составляется список видов, дается оценка общего по группам и по видам обилия/покрытия), так и при дальнейшей обработке. Описываемые в полярных пустынях типы – это не случайные или неустойчивые комбинации видов. Напротив, они закономерно распределены в пространстве и хорошо распознаются визуально, то есть имеют повторяющиеся и устойчивые состав и структуру. Они приурочены к определенным элементам рельефа, то есть экологичны, а потому и вполне предсказуемы. Разреженность покрова сама по себе едва ли может служить основанием для отделения таких образований от остального растительного мира, поэтому вряд ли целесообразно создавать для участ-

ков растительности с разной степенью сомкнутости систему параллельных классификаций и наименований иерархических единиц.

В полярных пустынях есть участки с очень тонким (2–3 мм) сплошным покровом печеночников или мхов с единичными цветковыми растениями или вообще без последних. Для подобного типа сообществ также предлагалось создавать параллельную классификацию, отделяя их от сообществ с участием высших сосудистых растений, что, на мой взгляд, тоже нерационально.

Из приведенных выше описаний размерности и структуры пятнистых тундр и полигональных болот можно сделать вывод о том, что хотя бы для автора данной статьи различия между ними ясны, и как их типизировать и классифицировать понятно. Так казалось и автору, пока судьба не привела на крошечный остров в юго-восточной части Баренцева моря (о. Долгий), где в массе развиты бугристо-пятнистые комплексы (с 4 компонентами: бугры, западины и пятна грунта двух уровней). Принципиальным отличием от классических пятнистых тундр с развитым нанорельефом, которые описывают как единый контур с выделением микрогруппировок, вроде бы и нет. Но размеры элементов как по горизонтали (диаметр пятен грунта и ширина западин до 2–3 м, размеры бугров 1х1,5м), так и особенно по вертикали (высота бугров до 1,5 м) столь большие, что хочется описывать все это так же, как комплексы (как, например, гетерогенные болота), и классифицировать растительность каждого из элементов раздельно. Но и растительность каждого из элементов далеко не однородна. На высоких буграх с крутыми склонами с мозаикой пятен из разных видов кустарников, кустарничков, кустистых лишайников и мхов по принципу различий в составе можно выделить пояса и зоны, обусловленные разной экспозицией, температурным и тепловым режимами. Подобных образований за длительную работу в различных частях тундровой зоны автору видеть еще не довелось и пока что не сложилось представление, как же описывать и классифицировать растительность столь гетерогенных покровов. Еще более впечатляют гигантские пятна грунта – до 10–15 м в диаметре, которые на острове встречаются в различных элементах ландшафта (они хорошо видны с вертолета, бывают единичными или образуют группу и тогда выглядят, как мега-пятнистые тундры). Они окружены валиками высотой до 1 м. Тоже пока загадка, что с ними делать: сколько их надо описать, чтобы понять, объединяется ли они по составу видов в какой-то самостоятельный тип, похожи ли по этому признаку на пятна грунта в пятнистых и полигональных сообществах, развитых на щебнисто-суглинистых грядах? А отвечать на такие вопросы нужно даже с позиций того, что они могут быть отражены на крупномасштабной карте, по крайней мере, когда образуют скопления.

В заключение еще раз напомним, что может быть один из самых существенных вопросов – о количественной мере и масштабах однородности растительного покрова – до сих пор остается довольно умозрительным, лишенным количественного содержания (Василевич, 1983), что для Арктики даже актуальнее, нежели для более южных и районов.

ЛИТЕРАТУРА

- Александрова В. Д.* Принципы зонального деления Арктики // Ботан. журн. 1971. Т. 56, № 1. С. 3–21.
- Александрова В. Д.* Растительность полярных пустынь СССР. Л., 1983. 142 с.
- Быков Б.А.* Геоботаническая терминология. Алма-Ата, 1960. 167 с.
- Василевич В.И.* Очерки теоретической фитоценологии. Л., 1983. 248 с.
- Исаченко Т. И.* Сложение растительного покрова и картографирование // Геоботаническое картографирование. Л., 1969. С. 20–33.
- Лавренко Е.М.* Микрокомплексность и мозаичность растительного покрова степей как результат жизнедеятельности животных и растений // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. III (Геоботаника). 1952. Вып. 8. С. 40–70.
- Мазинг В.В.* Некоторые вопросы крупномасштабного картирования растительности // Принципы и методы геоботанического картографирования. М.-Л., 1962. С. 47–53.
- Мазинг В.В.* Об изучении мозаичности и комплексности растительного покрова // Изв. АН ЭССР. Сер. биол. 1965. № 1. С. 98–111.
- Мазинг В.В.* Теоретические и методические проблемы изучения структуры растительности // Доклад по опубл. работам ... д-ра биол. наук. Тарту, 1969. 95 с.
- Матвеева Н.В.* Растительность окрестностей Таймырского биогеоценологического стационара // Структура и функции биогеоценозов таймырской тундры. Л., 1978. С. 72–113
- Матвеева Н.В.* Зональность в растительном покрове Арктики. СПб, 1998. 220 с.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С.* Фитоценология: принципы и методы. М., 1978. 212 с.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г.* Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М., 1989. 223 с.
- Ниценко А.А.* О понятии фитоценоза и ассоциации как первичных единиц геоботанического исследования // Ботаника. 1968. Вып. 10. С. 25–40.
- Ниценко А.А.* Растительная ассоциация и растительное сообщество как первичные объекты геоботанического исследования. Л., 1971. 183 с.
- Норин Б.Н.* Структура растительных сообществ восточноевропейской лесотундры. Л., 1979. 200 с.
- Раменский Л.Г.* Учет и описание растительности (на основе проективного метода). М., 1937. 100 с.
- Раменский Л.Г.* Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М., 1938. 620 с.

Сочава В.Б. Классификация растительности как иерархия динамических систем // Геоботаническое картографирование. Л., 1972. С. 3–28.

Ярошенко П.Д. Результаты изучения микрогруппировок некоторых ассоциаций на летних пастбищах Азербайджанской ССР // Тр. по геоботан. обследованию пастбищ Азербайджана. Сер. С. (Работы стационарных пунктов). Баку, 1931. С.1–27.

Ярошенко П.Д. Основы учения о растительном покрове. М., 1950. 218 с.

Ярошенко П.Д. К изучению горизонтального расчленения растительного покрова // Ботан. журн. 1958. Т. 43, № 3. С. 381–387.

Ярошенко П.Д. Горизонтальное расчленение растительных сообществ // Вопросы ботаники. 1960. Вып. 3. С. 101–103.

Ярошенко П.Д. Геоботаника. М.;Л., 1961. 474 с.

Matveyeva N.V. The horizontal structure of tundra communities // Diversity and pattern in plant community. Hague (Netherlands), 1988. P. 59–65.

Walker . M. D., Walker D. A. Auerbach N. A. Plant communities of a tussock tundra landscape in the Brook Range foothills, Alaska // J. Veg. Sci. 1994. Vol. 5. № 6. P. 843–866.

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ КЛАССИФИКАЦИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

В.И. Василевич

Ботанический институт им. Комарова РАН, Санкт-Петербург
vlvasil@VV14893.spb.edu

Работа по созданию классификации растительных сообществ велась интенсивно в течение всего XX века. В ней принимали участие почти все известные геоботаники как в нашей стране, так и за рубежом. Однако эта работа еще очень далека от завершения. До сих пор отсутствует классификация, которая охватывала бы все разнообразие растительных сообществ в пределах обширного региона и была бы достаточно устойчивой, т.е. положение синтаксонов в системе сохранялось бы без существенных изменений. Такая ситуация объясняется рядом объективных обстоятельств.

Низкая степень целостности растительных сообществ приводит к высокому случайному варьированию их флористического состава и количественных соотношений между видами. Непрерывность растительного покрова (континуум) делает невозможным точное проведение границ между соседними синтаксонами и выработку четких диагнозов, позволяющих относить новые описания к ранее выделенным синтаксонам с высокой степенью надежности. Типологическая концепция вида в систематике растений более или менее успешно работает, но типовые описания сообществ, на мой взгляд, мало полезны при разграничении синтаксонов.

До сих пор классификация растительности крайне нестабильна. Многие ассоциации кочуют по разным союзам, порядкам и классам. Только один пример. В монографии Н. J. Th. Geringhoff и F.J.A. Daniels (2003) анализируется ассоциация *Vaccinio-Callunetum* Bückер 1942. Они пишут, что эта ассоциация помещалась разными авторами в союзы *Ulicion minoris* Malcuit 1938, *Genistion pilosae* Böcher 1943, *Vaccinon vitis-idaeae* Schubert 1963, *Vaccinon myrtilli* Böcher em. Bridgewater ex Schimwell 1973 или в *Genisto-Vaccinon* Br.-Bl. 1926. Эти союзы включали или в *Ulicetalia minoris* Quantin 1935 или в *Genisto pilosae-Vaccinietalia myrtilli* Schubert 1960, а эти порядки – в классы *Calluno-Ulicetea* Br.-Bl. et Tx. 1943, *Nardo-Callunetea* Preisling 1949 или в *Calluno-Vacinietea myrtilli* DeFoucault 1990. И подобных примеров можно привести множество. Во всех синтаксонах присутствуют характерные виды разных союзов, порядков и классов, и вопрос о том, куда отнести ту или иную ассоциацию, неизбежно решается в значительной мере субъективно.

В начале 90-х гг. XX века было объявлено о начале работ по созданию единой классификации растительности Европы. Там имеется громадный

задел (около 1.5 миллионов геоботанических описаний), большое число публикаций, в том числе монографий по отдельным частям Европы. Несмотря на это больших успехов в реализации этой программы пока не видно.

В недавно опубликованной работе по ординации сообществ еловых лесов (Chytrý et al., 2002) отмечается, что классификации ельников в Австрии, Чехии и Словакии создавались независимо и различаются весьма значительно. Авторы не могли провести сравнение ельников Восточных Альп, Чешского Леса и Западных Карпат на основе каких-либо ассоциаций, а отобрали ельники с увлажнением 5.0–5.6 и кислотностью 3.5–4.5 по шкалам Элленберга. Это говорит о том, что до единой классификации ельников Европы еще очень далеко. Н. Passarge (1971) писал, что в союзе *Vaccinio-Piceion* было выделено громадное число ассоциаций по географическому принципу, высотным поясам, эдафо-экологическим признакам. Около 40 названий ассоциаций находятся в обращении в Центральной Европе. Многие ассоциации основываются на очень небольших флористических различиях. Анализируя классификацию буковых лесов Европы, Н. Dirschke и U. Bohn (2004) пришли к выводу, что на уровне ассоциаций господствует хаос, и обзор буковых лесов Европы можно дать только на уровне союзов. Мне пришлось заниматься написанием пояснительного текста к Карте растительности Европы по бореальным лесам, и я убедился, что и в этих лесах ситуация такова же.

Флористическая классификация растительности развивалась в нашей стране довольно независимо от классификации в странах Западной и Центральной Европы. Плохое знакомство с европейской геоботанической литературой определяется бедностью большинства российских библиотек и языковыми барьерами. Большая часть литературы по растительности Центральной Европы до сих пор на немецком, польском, чешском и других языках, а многие из наших геоботаников не знакомы с другими языками, кроме английского. Представления о западноевропейской флористической классификации сложились весьма прямолинейные и не всегда соответствующие действительному положению вещей.

Классы флористической классификации

Прослышав о том, что классы, как и другие синтаксономические единицы, выделяют по характерным видам, некоторые приверженцы флористической классификации стали считать, что классы лесной растительности следует выделять по видам травяного яруса, а виды деревьев играют при этом гораздо меньшую диагностическую ценность. В действительности классы лесной растительности выделяют прежде все-

го по господствующим видам древесного яруса (по их экобиоморфе). К классу *Vaccinio-Piceetea* относят все сообщества, в древесном ярусе которых преобладают бореальные хвойные виды независимо от того, что растет в травяном ярусе. В продромусе класса *Vaccinio-Piceetea* (Braun-Blanquet et al., 1939) приведена асс. *Pineto-Piceetum centrorossicum* Br.-Bl. et Sissingh 1939. Она выделена по 36 описаниям Н.А. Коновалова из Подмосквья. Эта ассоциация включает ельники и сосняки брусничные, бруснично-черничные, кислично-черничные и черничные. В качестве дифференциальных видов, отличающих эту ассоциацию от других ассоциаций подсоюза *Piceion septentrionale*, приведены *Potentilla erecta*, *Stellaria holostea*, *Angelica sylvestris*, *Betonica officinalis*, *Lonicera xylosteum*, *Galium mollugo*, *Rhodobryum roseum*, *Asarum europaeum*, *Campanula persicifolia*, *Melampyrum nemorosum*, *Polytrichum commune*, *Rosa majalis*. По экологической амплитуде эта ассоциация значительно шире любой ассоциации, выделяемой в лесах России, но она явно включает неморальнотравные ельники. К сожалению, она была в дальнейшем забыта и в Европе, и нашими приверженцами флористической классификации.

Ельники со значительным участием неморальных видов в травяном ярусе часто встречаются в горах Центральной Европы и Альпах. В *Piceeto-Abietum praealpinum* Oberd.1950 subass. *asperuletosum* обильны *Galium rotundifolium* и *G. odoratum* (Meyer, 1954). В нижнем лесном поясе Карпат на известковых почвах распространена асс. *Galio rotundifolii-Piceetum carpaticum* J. Matuszkiewicz 1977. Из видов класса *Querco-Fagetea* в ней часто встречаются *Galeobdolon luteum*, *Dentaria glandulosa*, *Epilobium montanum*, *Dryopteris filix-mas*, *Sanicula europaea*, *Galium rotundifolium*, но эта ассоциация относится к классу *Vaccinio-Piceetea*. Ельники со значительным участием неморальных видов относят к классу бореальных лесов, чего не замечают сторонники флористической классификации в нашей стране.

Аналогично определяется объем и границы класса *Querco-Fagetea* (европейские широколиственные леса). К этому классу в Европе относят как дубовые, так и буковые леса, в травяном ярусе которых господствуют такие виды, как *Vaccinium myrtillus*, *Avenella flexuosa*, *Deschampsia cespitosa*. В то же время хвойные леса с преобладанием в травяном ярусе неморальных травянистых видов принадлежат к классу *Vaccinio-Piceetea*. В монографии Н.Б. Ермакова (2002) по гемибореальным лесам Сибири ряд ассоциаций осиновых и пихтовых лесов (черневая тайга) отнесен к классу *Querco-Fagetea* на основании того, что в травяном ярусе этих лесов встречаются неморальные виды. Необходимо учитывать то, что неморальные травянистые виды встреча-

ются далеко не во всех дубовых и буковых лесах Европы. В связи с этим среди характерных видов класса и порядков много видов, никак не связанных с широколиственными лесами в Восточной Европе. Среди дифференциальных видов класса *Quercus-Fagetea*, порядка *Fagetalia sylvaticae* и подпорядка *Abietalia sibiricae*, которые приводит Н.Б. Ермаков, действительно, есть неморальные виды (*Dryopteris filix-mas*, *Brachypodium sylvaticum*, *Sanicula europaea*, *Asarum europaeum*, *Galium odoratum*, *Bromopsis benekenii*), но это лишь четверть приведенных в работе видов. Из остальных часть можно считать видами южнотаежных бореальных лесов, а *Chrysosplenium alternifolium* (гигрофит) нельзя считать характерным видом ни одного из этих классов. Н.Б. Ермаков отмечает высокую роль в этих лесах высокотравных субальпийско-лесных видов (*Aconitum septentrionale*, *Cirsium heterophyllum*, *Delphinium elatum*, *Lathyrus gmelini*), но если эти виды субальпийские, что очень сомнительно, то они не могут иметь отношения к широколиственным лесам, которые нигде не встречаются в субальпийском поясе.

Еще смелее повели себя уфимские геоботаники (Ильина и др., 1988), которые нашли класс *Quercus-Fagetea* в низовьях Оби и Иртыша. В пяти ассоциациях этого класса неморальные травянистые виды нацело отсутствуют, а в древостое доминируют ивы или береза. Отсутствие неморальных видов неудивительно, учитывая географическое положение этой поймы и то, что неморальные травянистые виды избегают пойменных местообитаний.

В. Голуб и Е. Кузьмина (Golub, Kuzmina, 1997) выделили в классе *Quercus-Fagetea* новый союз *Poo-Ulmion*, встречающийся в Волго-Ахтубинской пойме. Среди диагностических видов этого союза только *Ulmus laevis* является видом широколиственных лесов, а все остальные – степные, луговые или рудеральные (*Poa angustifolia*, *Carex melanostachya*, *C. praecox*, *Rubus caesius*, *Cannabis ruderalis*, *Medicago caerulea*, *Lactuca serriola*, *L. tatarica*, *Convolvulus arvensis*, *Eringium planum*, *Glycyrrhiza glabra*). В. Голуб поступил совершенно правильно, отнеся эти леса к широколиственным. На краю своего ареала дуб и вяз потеряли своих спутников. То же самое имеет место на севере ареала широколиственных лесов в Европе, где широко распространены дубовые леса, в травяном ярусе которых доминируют бореальные виды, а неморальные травянистые виды полностью отсутствуют. Такие леса относят к классам *Quercus-Fagetea* или *Quercetea robori-petraeae*, но никогда – к классу бореальных лесов *Vaccinio-Piceetea*.

Классы флористической классификации имеют группу характерных видов и характеризуются общим экологическим определением. Синтак-

соны не только флористические единицы, они имеют экологический смысл, а физиономия и структура являются важными признаками для разграничения классов (Pignatti et al., 1995).

Различия между ассоциациями

Геоботаники, использующие самые разные подходы при классификации растительности, стремились получить в результате своей работы синтаксоны, имеющие четкие различия, что позволило бы без особого труда относить вновь выполненные описания растительных сообществ к ранее выделенным синтаксономическим единицам. Что нужно для этого? Если ассоциация выделена по доминирующему виду, а таких ассоциаций во флористической классификации в Европе не менее 5/6, то она должна отличаться от соседних ассоциаций не только этим доминантом, но иметь какие-то отличия во флористическом составе, строении, приуроченности к каким-то специфическим местообитаниям или чем-то иным. Сейчас никто не сомневается в правильности принципа экологической индивидуальности видов, сформулированного Л.Г. Раменским и Н.А. Gleason. Но каждый вид имеет более или менее широкую экологическую амплитуду, и в каждом местообитании может доминировать значительное число видов растений. В результате этого многие ассоциации, выделенные по доминирующим видам, не имеют четких различий по набору сопутствующих видов. Флористический состав таких ассоциаций перекрывается очень сильно, различия во встречаемости общих видов оказываются статистически недостоверными. Геоботаники это понимают и потому в качестве характерного вида для многих ассоциаций приводится только один доминирующий вид.

Теоретически значительно полноценнее ассоциации, которые обладают группой характерных видов. Было бы очень хорошо, если бы эти характерные виды имели высокое постоянство в данной ассоциации и всегда все из них встречались бы вместе. Но в действительности ситуация далека от этого идеала. Обычно в какой-то конкретной выборке, которую отнесли к ранее описанной ассоциации, встречается лишь часть характерных видов ассоциации, да и некоторые из них с низкой встречаемостью. В то же время могут присутствовать характерные виды другой ассоциации, и решить вопрос, куда отнести данную выборку, бывает весьма непросто. Субъективность таких решений очевидна.

Характерные виды играют все меньшую роль при решении принадлежности группы геоботанических описаний к какой-либо конкретной ассоциации. Чешские геоботаники широко используют для характеристики ассоциаций так называемые характерные комбинации видов, которые

включают все виды, имеющие постоянство более 60% (виды IV и V классов постоянства). Это дает гораздо более полную характеристику ассоциаций, по которой можно понять их экологический облик. Но непрерывность растительного покрова и здесь не дает возможности получить дискретные синтаксоны. Ассоциации в пределах одного союза, а возможно, и шире, имеют сильно перекрывающиеся характерные комбинации видов, и определить по ним, с чем конкретно имеешь дело, непросто. Рассмотрим ассоциации подсоюза *Filipendulenion*. Это весьма близкие ассоциации, все они характеризуются доминированием *Filipendula ulmaria* и отличаются прежде всего разными субдоминантами (табл. 1). Результаты, на мой взгляд, вполне удовлетворительные. Все ассоциации содержат виды, которые входят в диагностическую комбинацию только одной из них, что свидетельствует о флористическом своеобразии ассоциаций. Но набор этих специфичных для ассоциации видов не дает возможности получить представление об экологических особенностях ассоциаций. В ас. *Cirsio heterophylli-Filipenduletum* три специфичных диагностических вида, но один из них – *Cirsium heterophyllum*, характерный вид союза *Calthion*, другой – *Vicia cracca*, характерный вид класса *Molinio-Arrhenatheretea*, но не обилен и не постоянен на влажных лугах, а *Agrostis stolonifera*, характерный вид мелкого класса пионерных сообществ на мокрых почвах.

Варьирование внутри ассоциаций

Все растительные ассоциации были описаны как новые по материалу, собранным в пределах одного ограниченного по территории района, часто по небольшому числу описаний. Следующие исследователи собирали материалы в других районах и, естественно, получали выборки, заметно отличающиеся по флористическому составу и постоянству видов. Такие локальные ассоциации имеют небольшую ценность. Сохранение их в системе приводит к появлению большого числа синонимов, каждый из которых в действительности синонимом не является. Локальные ассоциации должны рассматриваться как временные, предварительные единицы, которые после тщательного сравнения большого их числа могут дать региональные ассоциации, имеющие ценность для более или менее общей классификации растительности. Такая работа проводится крайне редко. Н. Passarge (1964) провел такого рода анализ растительности восточной части Северогерманской низменности и объединил локальные ассоциации в группы ассоциаций, довольно широкие по объему. К сожалению, этот весьма рациональный путь создания классификационной системы растительности не получил развития.

Таблица 1. Характерные комбинации видов лугов подсоюза *Filipendulion* (по Rybníček et al., 1984)

Ассоциации	1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Filipendula ulmaria</i>	XX	XX	XX	XX	XX	XX	XX	XX	XX
<i>Lysimachia vulgaris</i>			XX				X	X	X
<i>Geranium palustre</i>		X							X
<i>Epilobium hirsutum</i>	XX								X
<i>Chaerophyllum hirsutum</i>				XX	XX	X			X
<i>Valeriana officinalis</i>						XX			X
<i>Lythrum salicaria</i>		X							X
<i>Caltha palustris</i>	X	X	X	X	XX	X	X	X	
<i>Alopecurus pratensis</i>	X	X	X	X	X	X			
<i>Scirpus sylvaticus</i>	X	X	X	X			X		
<i>Angelica sylvestris</i>		X		X		X	X	X	
<i>Cirsium oleraceum</i>		X	X					X	
<i>Myosotis palustris</i>		X		X		X			
<i>Sanguisorba officinalis</i>		X				X			
<i>Equisetum palustre</i>		X						X	
<i>Ranunculus auricomus</i>		X	X						
<i>Poa trivialis</i>		X	X			X			
<i>Lathyrus pratensis</i>		X	X	X			X		
<i>Rumex acetosa</i>		X				X			
<i>Lysimachia nummularia</i>		X						X	
<i>Polygonum bistorta</i>		X	X						
<i>Crepis paludosa</i>			X	X					
<i>Galium uliginosum</i>			X	X	X				
<i>Cirsium palustre</i>			X			X			
<i>Epilobium obtusum</i>	X								
<i>Urtica dioica</i>	X								
<i>Cirsium rivulare</i>		X							
<i>Lotus uliginosus</i>		X							
<i>Festuca rubra</i>		X							
<i>Primula elatior</i>		X							
<i>Carex acutiformis</i>		X							
<i>Juncus effusus</i>				X					
<i>Cirsium heterophyllum</i>					XX				
<i>Vicia cracca</i>					X				
<i>Agrostis stolonifera</i>					X				
<i>Baldellia arundinacea</i>						X			
<i>Ranunculus repens</i>						X			
<i>Trollius altissimus</i>							XX		
<i>Poa pratensis</i>							X		
<i>Carex buekii</i>								X	
<i>Ranunculus acris</i>								X	
<i>Mentha longifolia</i>								X	
<i>Galium aparine</i>								X	

1 – *Filipendulo-Epilobietum hirsute*; 2 – *Filipendulo-Geranietum*; 3 – *Lysimachio-Filipenduletum*; 4 – *Chaerophyllo hirsuti-Filipenduletum*; 5 – *Cirsio heterophylli-Filipenduletum*; 6 – *Valeriano-Filipenduletum*; 7 – *Trollio-Filipenduletum*; 8 – *Filipendulo-Caricetum buekii*; 9 – подсоюз в целом. XX – вид обилён.

Если сохранялся доминант–характерный вид, то решить вопрос о положении этих выборок в классификационной системе достаточно просто, хотя и формально. Сложнее обстоит дело, когда в ассоциации нет постоянного доминанта, а определяется ассоциация группой характерных (индикаторных) видов.

М. Grynja (1968) провела детальное исследование широко распространенной в Центральной Европе асс. *Molinietum caeruleae*. Эта ассоциация имеет небольшую группу характерных видов и представлена в природе рядом субассоциаций. В разных частях Польши встречаются разные субассоциации *Molinietum*, и только часть их повторяется в отдельных районах. М. Grynja пришла к выводу, что только доминирование *Molinia caerulea* объединяет все эти субассоциации. В то же время Z. Denisiuk (1967) в пойме р. Варты отнес к этой ассоциации луговые сообщества, в которых *Molinia* отсутствовала. Ну и как же к этому относиться? Оба геоботаника известны очень хорошими работами по лугам Польши. На Северо-Западе России встречаются, хотя и не часто, сообщества с высоким покрытием молинии, но нет ни одного характерного вида этой ассоциации. Все же было решено поступить в соответствии с мнением Grynja и зачислить северо-западные сообщества молинии в *Molinietum caeruleae*. Не все сообщества с доминированием *Molinia caerulea* можно присоединить к этой ассоциации. В Карелии молиния встречается и доминирует в травяном ярусе эвтрофных болот (Раменская, 1958) и во флористической классификации должны быть отнесены к другому классу (*Scheuchzerio-Caricetea fuscae* вместо *Molinio-Arrhatheretea*).

Мы провели сравнение характерных комбинаций видов ассоциации *Caricetum gracilis* в 15 работах, выполненных в разных частях Центральной и Восточной Европы (табл. 2). Всего в характерную комбинацию попало 59 видов, но из них только *Ranunculus repens*, *Galium palustre* встретились в более чем половине случаев, а 25 видов вошли в характерную комбинацию только один раз. Флористический состав этой ассоциации оказывается весьма неустойчивым. Объединяет все эти локальные ассоциации только доминирование *Carex acuta*, которая и является единственным характерным видом ассоциации. Еще хуже обстоит дело в асс. *Phalaridetum arundinaceae*, где только *Galium palustre* и *Ranunculus repens* входят в характерную комбинацию 5 раз из 10. И в этой ассоциации единственный характерный вид – доминант *Phalaroides arundinacea*. Вряд ли стоит считать отдельной ассоциацией *Filipendulo-Phalaridetum arundinaceae* (Чемерис, Бобров, 2002).

Таблица 2. Характерные комбинации видов в асс. *Phalaridetum arundinaceae*

Источники данных	1	2	3	4	5	6	7	8	8	10
<i>Phalaroides arundinacea</i>	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Galium palustre</i>	x		x				x		x	x
<i>Achillea cartilaginea</i>	x									
<i>Ranunculus repens</i>	x		x		x				x	x
<i>Carex acuta</i>	x								x	x
<i>Carex acutiformis</i>					x					
<i>Carex vulpina</i>		x								x
<i>Mentha arvensis</i>	x									
<i>Symphytum officinale</i>		x								
<i>Lysimachia nummularia</i>		x	x							x
<i>Alopecurus pratensis</i>		x								x
<i>Geranium palustre</i>		x								
<i>Allium angulosum</i>		x								
<i>Lysimachia vulgaris</i>		x								
<i>Myosotis palustris</i>		x			x					
<i>Gratiola officinalis</i>		x		x						
<i>Iris pseudacorus</i>			x			x				
<i>Lythrum salicaria</i>			x						x	
<i>Mentha aquatica</i>		x								
<i>Stium latifolium</i>				x						
<i>Equisetum fluviatile</i>				x			x			x
<i>Caltha palustris</i>					x				x	x
<i>Cardamine amara</i>					x					
<i>Scutellaria galericulata</i>						x				
<i>Galeopsis tetrahit</i>						x				
<i>Glyceria maxima</i>							x		x	
<i>Acorus calamus</i>							x			
<i>Rumex hydrolapathum</i>							x		x	
<i>Phragmites australis</i>								x		x
<i>Glyceria plicata</i>								x		
<i>Glyceria fluitans</i>								x		x
<i>Poa palustris</i>								x		
<i>Veronica beccabunga</i>								x		
<i>Rorippa amphibia</i>								x	x	
<i>Equisetum palustre</i>									x	
<i>Coronaria flos-cuculi</i>										x

1 – Булохов, 2001; 2 – Sheliag-Sosonko et al., 1987; 3 – Passarge, 1964; 4 – Сапегин, 1986; 5 – Izdebska, 1969; 6 – Balátová-Tuláčeková, 1978; 7 – Tomaszewicz, Kłosowski, 1985; 8 – Moor, 1958; 9 – Załuski, 1976; 10 – Балявичене, 1991.

Гипноз категории «вид»

Любая классификация растительности в значительной мере строится на учете видового состава сообществ. Конечно, жизненные формы также играют весьма важную роль, в том числе и во флористической классифи-

кации. Категория «вид» – одна из основных в современной биологии. Отечественные геоботаники с уважением отзывались о работах европейских коллег, которые нередко использовали для характеристики ассоциаций подвиды. Такая тщательность, конечно, заслуживает уважения. А.П. Шенников всегда обращал внимание на необходимость различать подвиды и экотипы, главным образом у обильных луговых злаков. Европейские геоботаники имеют гораздо более основательную флористическую подготовку и их желание найти фитоценотическую специфику внутривидовых категорий заслуживает уважения. Однако в последние десятилетия положение стало меняться. Все чаще в работах европейских геоботаников встречаются агрегаты типа *Myosotis palustris* agg., *Galium mollugo* agg., *Achillea millefolium* agg. Мелкие виды нередко не имеют какой-либо экологической или географической специфики и только затрудняют работу с фитоценотическими таблицами и сравнение ассоциаций. Не всегда агрегаты следует рассматривать как собрание экологически идентичных видов. Например, в *Alchemilla vulgaris* agg. входят достаточно разные по экологии виды, по крайней мере часть которых геоботаники должны различать.

Классификация по группам видов

Б.М. Миркин ввел понятие о фитоценотически замещающих видах, которые имеют сходную экологию, оказывают одинаковое воздействие на среду и вследствие этого имеют одинаковый флористический состав сообществ. Из этого следует, что не всегда геоботаник должен придавать значение замене одного вида на другой, если это фитоценотически замещающие виды. При обработке большого числа описаний березовых лесов мы обратили внимание на то, что сообщества, в травяном ярусе которых доминируют *Calamagrostis arundinacea*, *Rubus saxatilis*, *Convallaria majalis* и *Pteridium aquilinum*, очень близки по флористическому составу. Взяв по 20 описаний с абсолютным доминированием каждого из этих видов, мы получили такие близкие значения обилия всех остальных видов и их встречаемости, какие не получали ни до, ни после этого. Естественно, что все описания с высоким покрытием этих видов были объединены в одну ассоциацию (Василевич, 1996). При классификации ельников ситуация оказалась иной. *Pteridium aquilinum* и *Convallaria majalis* редко бывают обильны в еловых лесах Северо-Запада, а сообщества ельников с высоким обилием *Rubus saxatilis* и *Calamagrostis arundinacea* очень заметно отличались по флористическому составу. Группа фитоценотически замещающих видов, свойственная березовым лесам, в ельниках распалась. В чем же дело? Березняки с высоким обилием этих четырех видов находят-

ся в центре их экологической амплитуды, а в ельниках из-за более высокого затенения и кислотности почв орляк и ландыш находятся вне своего фитоценоотического оптимума. Вейник и костяника находят благоприятные для себя местообитания в разных частях экологической амплитуды еловых лесов.

Раньше, чем появилось понятие о фитоценоотически замещающих видах, возникла идея о классификации растительности по группам видов. Наиболее полно она была реализована в работах геоботаников ГДР (Scamoni et al., 1965). В лесных сообществах они выделили более 50 социологических групп видов, которые включают виды одного яруса близкой экологии и сходного социологического поведения, одной формы роста и одного типа ареала. Эти группы устойчивы, но могут измениться при переходе в другой регион или формацию (в европейском понимании этого термина). При классификации объединяют описания с одинаковым физиономико-структурным строением и близкой комбинацией групп видов. Эти геоботаники считали, что при работе с характерными видами основываются не на социологическом родстве, а только на флористических признаках. Часть социологически важных видов относят к «спутникам». Группы характерных видов привязывают к определенным синтаксономическим категориям, а это существенный недостаток, так как снижается возможность сопоставления.

Если в какой-то фитоценоотической таблице присутствует определенная группа видов, то не важно, какие именно из них преобладают или присутствуют. Сопоставление идет не по отдельным видам, а по группам в целом. Это продуктивная идея, которая и была ими реализована. Социологические группы видов в той или иной форме использовались и другими геоботаниками, например, в России активным пропагандистом этого подхода был Д.Н. Сабуров (1972). Но следует отдавать отчет в том, что из-за экологической индивидуальности видов любые группы, каким бы путем их ни выделяли, не являются сколько-нибудь дискретными и естественными. Они очень полезны при классификации растительности, но к их выделению нужно подходить очень осторожно, и их ценность сохраняется только в довольно узких пределах. Несомненно одно, в принципе социологические группы видов работают лучше характерных и дифференциальных видов, которые не всегда включают виды, имеющие экологическую и фитоценоотическую специфику.

С помощью групп видов провела ревизию ассоциаций союза Molinion M. Havlová (2006). В этом союзе в Чехии выделено 10 ассоциаций, большинство которых выделено по высокому покрытию одного вида и их диагностические виды часто перекрываются. Они слабо различаются по видовому составу. Группы видов были сформированы на основе сопряжен-

ностей между ними. В результате асс. *Molinietum caeruleae* и *Junco-Molinietum* были охарактеризованы разным набором этих групп видов, а остальные восемь ассоциаций автор сочла синонимами этих двух ассоциаций. В результате количественной классификации 2653 описаний сорной растительности Чехии и Словакии было выделено семь кластеров (Lososová et al., 2006). Большинство кластеров в общих чертах соответствуют союзам или широким ассоциациям, но некоторые союзы не выделились при этой классификации.

Выделение групп видов по сопряженностям между ними на первый взгляд весьма объективный метод, но необходимо учитывать, что коэффициенты сопряженности имеют немалую выборочную ошибку. Когда при формировании групп учитывается самое высокое значение коэффициента, возникает незаметная, но существенная неопределенность в составе группы.

Характерные и дифференциальные виды также образуют группы, но это во многих случаях не социологические или эколого-фитоценологические группы видов. Часто они не имеют достаточной специфики. В них включают все, что отличает одну часть фитоценологической таблицы от другой. Такие группы необходимо чистить, но для этого нужно иметь очень хорошее представление об экологии, географии и ценологических позициях всех видов, которые входят в данную таблицу.

При классификации березовых лесов Северо-Запада была выделена ассоциация олуговелых березняков – *Agrostio-Betuletum*. Для этой ассоциации характерна большая группа луговых видов, каждый из которых не очень постоянен, но в целом эта группа видов определяет экологическую специфику данной ассоциации. Большинство их не войдут в характерную комбинацию, так как имеют встречаемость лишь II–III классов. В эту группу входят с постоянством III класса *Melampyrum nemorosum*, *Carex pallescens*, *Hypericum maculatum*, *Agrostis tenuis*, *Galium mollugo*, *Veronica officinalis*, *Ranunculus acris*, а с постоянством II класса – *Succisa pratensis*, *Vicia sepium*, *Phleum pratense*, *Alchemilla acutiloba*, *Campanula patula*, *Rumex acetosa*, *Calamagrostis epigeios*, *Leucanthemum vulgare*, *Prunella vulgaris*, *Knautia arvensis*, *Poa pratensis*, *Achillea millefolium*, *Anthoxanthum odoratum*. В то же время постоянные виды (*Deschampsia cespitosa*, *Fragaria vesca*, *Veronica chamaedrys*) довольно постоянны и в некоторых других ассоциациях незаболоченных березняков, что делает их малопригодными для выделения и характеристики этой ассоциации.

В последние годы европейские геоботаники стали широко использовать методы ординации и количественной классификации для проверки обоснованности выделенных ранее синтаксонов. Результаты примене-

ния этих методов далеко не всегда оказываются удовлетворительными, что и следовало ожидать, так как многие ассоциации флористической классификации основаны на небольшом числе диагностических видов, из которых не все имеют высокое постоянство в этих ассоциациях. При проведении количественной классификации еловых и пихтовых лесов Австрийских Альп по программе TWINSpan из 13 ассоциаций лишь 8 более или менее воспроизводятся кластерами, а 3 разделились уже на втором уровне деления (Exner et al., 2002). TWINSpan сейчас используется очень широко для классификации растительности, но может ли эта программа, как и всякая другая, уловить небольшие различия между ассоциациями во флористическом составе на фоне широкого варьирования внутри ассоциаций? При количественной классификации ацидофильных буковых лесов севера Германии, относящихся к двум ассоциациям: *Luzulo-Fagetum* и *Periclymeno-Fagetum* (Hetzl et al., 2006), были выделены пять кластеров. В каждом из них преобладали описания одной ассоциации, но во всех присутствовали описания и другой. Авторы сочли результаты удовлетворительными, с чем вполне можно согласиться, так как никто не считает, что можно провести классификацию с точностью до одного описания.

Методы количественной классификации основываются на совершенно других предпосылках, чем флористическая классификация, и нельзя ожидать, что результаты работы этими двумя методами будут очень хорошо совпадать. При количественной классификации все виды имеют равный вес, равное значение. Флористическая классификация основывается на характерных видах классов, порядков, союзов и ассоциаций, хотя эти виды были определены первоначально по небольшой выборке и из ограниченного по территории района. Получить кластеры, имея в своем распоряжении компьютер и соответствующие программы, большого труда не составляет. Проблема заключается в том, как эти кластеры превратить в синтаксоны, имеющие определенный диагноз и более или менее широкую сферу использования.

ЛИТЕРАТУРА

Балявичене Ю. Синтаксономо-фитогеографическая структура растительности Литвы. Вильнюс, 1991. 218 с.

Булохов А.Д. Травяная растительность юго-западного Нечерноземья России. Брянск, 2001. 296 с.

Василевич В.И. Незаболоченные березовые леса северо-запада Европейской России // Ботан. журн. 1996. Т. 81. № 3. С. 1–13.

Ермаков Н.Б. Разнообразие бореальной растительности Северной Азии. Гемибореальные леса. Классификация и ординация. Новосибирск, 2002. 232 с.

Ильина И.С., Денисова А.В., Миркин Б.М. Синтаксономия растительности низовий Оби и Иртыша. I. Общая характеристика синтаксономии. Классы Salicetea ripurgaeae и Quercio-Fagetea. 1988. 37 с. Деп. в ВИНИТИ.

Раменская М.Л. Луговая растительность Карелии. Петрозаводск. 1958. 400с.

Сабуров Д.Н. Леса Пинеги. Л., 1972. 172 с.

Сапегин Л.М. Синтаксономия луговой растительности пойм Белорусского Полесья. 3. Союз Magnocaricion. 1986. 44 с. Деп. в ВИНИТИ.

Чемерис Е.В., Бобров А.А. Сообщества Phalaroides arundinacea верховий и долин малых рек Верхнего Поволжья // Растит. России. 2002. № 3. С. 77–82.

Balátová-Tuláčková E. Die Nass- und Feuchtwiesen Nordwest-Böhmens mit besondere Berücksichtigung der Magnocaricetalia-Gesellschaften // Rozp. Českoslov. Akad. Věd. R. mat. a přír. Věd. 1978. T. 88, N 3. 112 s.

Braun-Blanquet J., Sissingh G., Vlieger J. Klasse der Vaccinio-Piceetea // Prodrromus der Pflanzengesellschaften. 1939. Fasc. 6. 123 s.

Chytrý M., Exner A., Hrivak R., Ujhazy K., Valachovič M., Willner W. Context-dependence of diagnostic species: a case study of Central European spruce forests // Folia Geobot. 2002. Vol. 37. N 4. P. 403–417.

Denisiuk Z. Wstęp do badan nad zbiorowiskami łąkowymi w doline Warty // Prace z zakresu nauk rolnicznych. 1967. Vol. 23. N 1. S. 3–35.

Dirschke H., Bohn. U. Eutraphente Rotbuchenwälder in Europa // Tuexenia. 2004. Vol. 23. S. 19–56.

Exner A., Willner W., Grabherr G. Picea abies and Abies alba forests of the Austrian Alps: numerical classification and ordination // Folia Geobot. 2002. Vol. 37. N 4. P. 383–402.

Geringhoff H.J.Th., Daniels F.J.A. Zur Syntaxonomie des Vaccinio-Callunetum Bucker 1942 unter besondere Berücksichtigung der Bestände im Rothaargebirge // Abh. Westfäl. Museum für Naturkunde. 2003. Vol. 65. N 3. 79 s.

Golub B., Kuzmina E. The communities of cl. Quercio-Fagetea of Lower Volga valley // Feddes repertor. 1997. Vol. 108. N 3–4. P. 205–218.

Grynja M. Porónawcza analiza geobotaniczna łąk trzęślicowych występujących w różnych regionach Polski // Prace kom. nauk rolnicz. i kom. nauk leśnich. 1968. T. 26. S. 115–172.

Havlova M. Syntaxonomical revision of the Molinion meadows in the Czech Republic // Preslia. 2006. Vol. 78. N 1. P. 87–101.

Hetzl I., Fuchs R., Keil P., Schmitt Th. Pflanzensoziologische Stellung bodensauer Buchenwälder in Übergang vom Bergischen Land zum Niederrheinischen Tiefland // Tuexenia. 2006. Vol. 26. S. 7–26.

Izdebska M. Zbiorowiska roślinne górnego odcinka doliny Wieprza // Fragm. flor. et geobot. 1969. Vol. 15. N 3. S. 283–332.

Lososová Z., Chytrý M., Cimalova Š., Otýpková Z., Pyšek P., Tichý L. Classification of weed vegetation of arable land in the Czech Republic and Slovakia // Folia Geobot. 2006. Vol. 41. N 3. P. 259–273.

Meyer P. Das Piceeto-Abietum praealpinum Oberdorfer 1950 asperuletosum subass. nova im schweizerischen Mittelland // Vegetatio. 1954. Vol. 5–6. S. 302–308.

Moor M. Pflanzengesellschaften schweizerischen Flußauen // Mitt. Schweizer. Anstalt Forst. Versuchswesen. 1958. V. 34. N 4. S. 221–360.

Passarge H. Pflanzengesellschaften des nordöstlichen Flachlandes I. // Pflanzensoziologie. 1964. Vol. 13. 324 s.

Passarge H. Zur soziologischen Gliederung mitteleuropäischen Fichtenwälder // Feddes Repert. 1971. Vol. 81. N 8–9. S. 577–604.

Pignatti S., Oberdorfer E., Schaminee J.H.J., Westhoff V. On the concept of vegetation class in phytosociology // J. Veg. Science. 1995. Vol. 6. N 1. P. 143–152.

Scamoni A., Passarge H., Hofmann G. Grundlagen zu einer objektiven Systematik der Pflanzengesellschaften // Feddes repertorium. 1965. Bh. 142. S. 117–132.

Sheliag-Sosonko Yu.R., Sipailova L.M., Solomakha V.A., Mirkin B.M. Meadow vegetation of the Desna flood plain // Folia geobot. et phytotax. 1987. Vol. 22. N2. p.113–169.

Tomaszewicz H., Klosowski S. Roślinność wodna i szuwarowa jezior Pojezierza Sejneńskiego // Monogr. Bot. 1985. Vol. 67. S. 69–140.

Zaluski T. Ważniejsze zbiorowiska roślinne doliny Żegliny // Acta Univ. Lodziensis. Ser. 2. 1976. N 2. S. 153–188.

ОСНОВНЫЕ МЕТОДЫ КЛАССИФИКАЦИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ БОЛОТ

О.Л. Кузнецов

Институт биологии Карельского научного центра РАН, Петрозаводск

Введение

Растительный покров – важнейший компонент биосферы, его структура и разнообразие в разных природных зонах обусловлены комплексом природно-исторических, климатических и экологических факторов. Растительный покров представляет собой сложную мозаику территориальных выделов (ценохор) с различными уровнями организации, наименьшей из которых является растительное сообщество. Оценки и характеристики биологического разнообразия растительного покрова на ценотическом уровне в регионах различного ранга, решение проблем его использования и охраны основываются на классификациях сообществ.

Проблемы классификации растительности обсуждаются и решаются фитоценологами уже более ста лет. Сложность классификации растительных сообществ обусловлена невысоким уровнем их интеграции и континуальностью растительного покрова, а также большими различиями состава и структуры сообществ разных типов растительности.

Обзор методов классификации растительности

К настоящему времени в геоботанике разработан и используется целый ряд подходов и методов классификации растительности (Александрова, 1969; Миркин и др., 2000), основными из которых являются эколого-фитоценотический (доминантный, физиономический), флористический (эколого-флористический) и тополого-экологический. В каждом методе классификации имеется свой набор синтаксономических единиц и принципов их выделения. Основными единицами в большинстве классификаций являются ассоциации, при этом их объем значительно различается. Широко используются при решении задач классификации сообществ также различные статистические и ординационные методы, выделяемым при этом блокам (кластерам) сходных описаний фитоценозов исследователи часто не придают синтаксономического статуса. Постоянно принимаются попытки сближения различных школ и разработки единой классификации, что в принципе недостижимо. В настоящее время многие исследователи отмечают, что любые классификации имеют право на существование, так как каждая из них является достаточно условной и создается для решения определенных задач.

Все вышеназванные методы использовались и при разработке классификаций болотной растительности европейских стран и России (Цинзерлинг, 1938; Rybníček, 1985; Боч, Смагин, 1993; Юрковская, 1992, 2005; Лапшина, 2004). Хорошо исследована растительность болот Северо-Запада России и стран Северной Европы, здесь разработаны ее классификации на основе разных методов (Богдановская-Гиенэф, 1928; Лопатин, 1949; Юрковская, 1959; Кузнецов, 1991, 1998, 2000, 2003, 2005; Боч, Смагин, 1993; Смагин, 1999а,б, 2000а-в; Osvald, 1923; Paasio, 1941; Nordhagen, 1943; Sjörs, 1948; Dierssen, 1982; Eurola et al., 1984; Pakarinen, 1985; Moen, 1990 и др.). Количество низших синтаксонов в некоторых классификациях приводятся в табл. 1.

Таблица 1. Основные классификации растительности болот северных стран и регионов России

Автор	Страна, регион	Выделенные низшие синтаксоны
Эколого-фитоценологический метод		
Osvald, 1923	Швеция	164 ассоциации
Waren, 1926	Финляндия	73 ассоциации и сообщества
Booberg, 1930	Швеция	79 ассоциаций
Sjörs, 1948	Швеция	23 ассоциации
Paasio, 1941	Финляндия	46 типов болот и 142 социации
Юрковская, 1959	Средняя Карелия	186 ассоциаций
Эколого-флористический метод		
Nordhagen, 1943	Норвегия	Более 30 ассоциаций и социаций
Dierssen, 1982	Северная Европа	59 ассоциаций и сообществ
Moen, 1990	Норвегия	14 союзов, 20 типов сообществ
Боч, Смагин, 1993	Северо-Запад России	46 ассоциаций
СМАГИН, 1999а,б, 2004а,б,в	Европейский север России	Более 60 ассоциаций
Федотов, 1999	Заповедник «Брянский лес»	22 ассоциации
Кузнецов, 1998	Карелия	36 ассоциаций
Лапшина, 2004	Юг Западной Сибири	47 ассоциаций
Тополого-экологический метод		
Ruuhijärvi, 1960	Финляндия	62 типа болот
Eurola et al., 1984	Финляндия	74 типа болот
Påhlsson (ed.), 1994	Северная Европа	63 типа болот
Кузнецов, 2005	Карелия	57 ассоциаций

Сложность разработки классификации растительных сообществ болот обуславливается широким спектром жизненных форм растений, входящих в их состав, а также большими различиями в размерах видов эдификаторных синузий – от крупных деревьев до мелких мхов. Это обуславливает и разные размеры болотных сообществ – от нескольких квадратных метров у моховых до сотен и тысяч квадратных метров у древесных. При этом сохраняется основной признак растительных сообществ – их длительная устойчивость и способность к самовосстановлению.

Первой русской работой с детальной характеристикой и таблицами состава целого ряда ассоциаций верховых болот, выделенных по эколого-фитоценотическим критериям, является статья И.Д. Богдановской-Гиенэф (1928), в которой она опирается как на методы уппсальской школы (Дю Риё), так и работы русских фитоценологов (Сукачев, Аболин, Доктуровский) при выделении ассоциаций. И.Д. Богдановская-Гиенэф объединяет их в группы ассоциаций и не выделяет более высоких синтаксонов.

Первая обзорная и достаточно детальная **эколого-фитоценотическая** классификация растительности болот СССР разработана Ю.Д. Цинзерлингом (1938), которая базируется на принципах, предложенных А.П. Шенниковым (1935, 1938). Эта классификация включает 9 типов растительности, в пределах каждого из которых выделены группы формаций и формации, а в них – группы ассоциаций и ассоциации. Выделение синтаксонов проводится по самим признакам растительности с учетом флористического состава сообществ, количественных соотношений между видами, доминирования видов в каждом из ярусов. Выделяемые этим методом ассоциации часто оказываются очень мелкими, различия между ними трудно устанавливать. Формации выделялись по каждому из доминирующих видов, что также приводит к большому их числу, а объединяемые в одну формацию ассоциации часто имеют большие различия по составу и экологии, что особенно характерно для формаций, образованных видами с широкими экологическими амплитудами.

Эколого-фитоценотические классификации для растительности болот разработаны во многих регионах страны (Лопатин, 1949; Мазинг, 1958; Боч, 1974; Прозоров, 1985; Горохова, 1993; Дубына, 1993 и др.), в том числе и в Карелии (Юрковская, 1959, 1964, 1992; Белоусова, 1971; Кузнецов, 1981 и др.). С использованием этого метода создан ряд классификаций и в последние годы (Напреенко, 2002; Галанина, 2004). В процессе исследований уточнялись методы выделения и объем синтаксонов, в первую очередь ассоциаций и формаций (Юрковская, 1992, 1995), появился проект всероссийского кодекса фитоценологической номенклатуры (Нешатаев В., 2001). Ряд исследователей внутри формаций выделяют также циклы (серии) ассоциаций (Нешатаев и др., 2002; Кутенков, 2005). Некоторые сторонники этого метода при выделении синтаксонов используют эколого-ценотические (экологические) группы видов (Василевич, 1995; Нешатаев и др., 2002), что сближает ряд методов классификации. Классификации растительности с использованием детерминантных экологических групп видов В.И. Василевич (1995) называет доминантно-флористическими.

Набор и объем типов болотной растительности неоднократно уточнялся и изменялся (Боч, 1974; Левина, 1975; Юрковская, 1995). Придер-

живаясь эколого-фитоценологических принципов классификации, Е.М. Брадис (1963) всю растительность болот относит к одному типу – *Paludes*, а в его пределах выделяет три подтипа (классы формаций) по условиям водно-минерального питания. Более низкие ступени ее классификации совпадают с таковыми у Ю.Д. Цинзерлинга (1938). Недостатком многих из этих публикаций является отсутствие таблиц видового состава выделенных синтаксонов, что затрудняет анализ материалов при разработках региональных и обобщающих классификаций.

На наш взгляд, наиболее удачным и хорошо отражающим специфику растительности травяных и моховых болот является отнесение ее к двум крупным типам растительности, выделенным А.П. Ильинским (1937): **Phorbion** и **Hygrosphagnion**, объем которых уточнен Т.К. Юрковской (1995), а также ею предложены основные субординационные единицы в их пределах: класс формаций, формация и ассоциация. Лесные болота и лесные топи Т.К. Юрковская рассматривает как переходный, буферный тип растительности. Мы же (Кузнецов, 2006) предлагаем растительность лесных болот выделить как *древесно-травяно-моховой гигрофильный* подтип растительности (*subtypus vegetationis*), в составе типа «бореальные и гемибореальные леса» (*Silva boreales*), выделенного В. Ю. Нешатаевой (2006). Этот подтип растительности фактически соответствует лесо-гидрофильно-моховому типу, выделение которого как промежуточного предлагалось ранее Ю. Д. Цинзерлингом (1938) и М.С. Боч (1974).

С использованием доминантного метода выделены и описаны многочисленные ассоциации и социации болотной растительности в Швеции и Финляндии (Osvald, 1923; Waren, 1926; Paasio, 1933 и др.), однако в этих работах нет иерархически построенных классификаций растительности. Для территории Карелии следует особо отметить работу Т.К. Юрковской (1959) «Краткий очерк растительности болот средней Карелии», в которой на основе обширного материала разработана детальная классификация растительности, включающая 186 ассоциаций, отнесенных к 48 формациям и 3 типам растительности. Описания ряда ассоциаций болотной растительности Карелии и прилегающих регионов с характеризующими (синоптическими) таблицами опубликованы Т.К. Юрковской и в ряде более поздних работ (1987, 1988, 1992).

Синтаксоны более высокого, чем ассоциация, ранга, выделяемые этим методом, широко применяются при картировании растительности обширных регионов и всей Земли, а также при ресурсоведческих исследованиях. В последние годы многие исследователи проводят сравнение эколого-фитоценологических и эколого-флористических классификаций и отмечают сопоставимость многих выделяемых этими методами ассоциаций и субассоциаций (Напреенко, 2002; Галанина, 2004; Кузнецов, 2005).

Эколого-флористический метод классификации, разработанный в Центральной Европе (школа Браун-Бланке), построен на использовании всего видового состава фитоценозов и групп диагностических (характерных) видов (Миркин и др., 2000). Наряду с этим при выделении синтаксонов разного ранга (классы, порядки, союзы, ассоциации) в различной степени учитываются также физиономические признаки сообществ и экологические свойства местообитаний. Имеется строгая система синтаксонов, правил их выделения и опубликования (Вебер и др., 2005).

Растительность болот при этом методе классификации включается в 5 классов. Класс OXYCOCCO-SPHAGNETEA Br.-Bl. et R.Tx. ex Westhoff et al. 1946 объединяет кустарничково-сфагновые и кустарничково-лишайниковые сообщества омбротрофных и олиготрофных болот. Класс SCHEUCHZERIO-CARICETEA FUSCAE R.Tx. 1937 включает очень широкий спектр травяных, травяно-моховых и древесно-травяно-моховых сообществ с различной структурой и трофностью. Требуется пересмотр объема этого класса и разделение его на территории России и прилегающих регионов на несколько. Класс PHRAGMITI-MAGNOCARICETEA Klika in Klika et Novak 1941 объединяет осоковые и крупнотравные сообщества пойменных болот и прибрежно-водных местообитаний. Класс ALNETEA GLUTINOSAE Br.-Bl. et Tx. Ex Westhoff et al. 1946 включает мезотрофные и евтрофные сообщества болотных и заболоченных лесов с черной ольхой, елью, березой пушистой, а также сырые ивняки. Класс VACCINETEA ULIGINOSI Tx. 1955 включает олиготрофные и мезотрофные сфагновые сосняки и березняки и занимает промежуточные положения между классами OXYCOCCO-SPHAGNETEA и VACCINIO-PICEETEA. В северной и средней тайге выделение этого класса очень проблематично, так как в болотных лесах почти не представлены лесные виды, диагностирующие этот класс наряду с болотными видами.

В маловидовых водных и болотных сообществах сторонниками этого метода ассоциации и субассоциации выделяются фактически по доминирующим видам (Миркин, Соломещ, 1993), при этом субассоциации и фации «бланкистов» чаще всего соответствуют ассоциациям, а ассоциации – формациям сторонников эколого-фитоценотического подхода.

Эколого-флористический метод широко используется во многих странах Европы и на других континентах. Он активно распространяется и в России, в том числе при классификации растительности болот (Миркин, 1989; Боч, Смагин, 1993; Коротков, 1993; Соломещ, 1994; Федотов, 1999; Смагин, 1999а,б, 2000а-в; Миркин и др., 2000; Напреенко, 2002; Галанина, 2004; Лапшина, 2004 и др.) (табл. 1). При использовании этого метода на территории России со значительно отличающимися природно-климатическими условиями и другим составом флоры некоторые его сторонники на-

чали автоматически переносить западно- и центральноевропейские синтаксоны, в том числе и ассоциации, в континентальные регионы. Во многих случаях это неверно, о чем А.Д. Булохов (2003) пишет: «Такой подход приводит к неоправданному расширению объема ассоциации и утери ее географической определенности». Это относится в первую очередь к сообществам автоморфных местообитаний (лесным, луговым, степным), но при разработке флористических классификаций для болотных сообществ также нужно учитывать географию распространения отдельных видов, изменение их экологии и фитоценотической роли в разных частях ареалов. Неудачные примеры такого автоматического использования западных ассоциаций в классификациях растительности болот России есть в ряде работ (Боч, Смагин, 1993; Соломещ, 1994). При перемещении из одной флористической провинции в другую часто происходит существенное изменение флористического состава сообществ, занимающих сходные местообитания, поэтому в таких случаях необходимо выделение новых синтаксонов с последующим уточнением их ареалов. Другой проблемой при использовании флористического метода являются попытки придания статуса ассоциации любым комбинациям видов, иногда представленных 1–2 описаниями. Это противоречит кодексу фитосоциологической номенклатуры (Вебер и др., 2005), а также приводит к выделению безликих ассоциаций, что усложняет дальнейшую работу этим методом и дискредитирует его. В качестве примера можно привести выделенные В.А. Смагиным (1999 а,б) всего по нескольким описаниям ассоциации *Menyantho-Scheuchzerietum palustris* Smagin 99, *Menyantho-Rhynchosporetum albae* Smagin 99. Использование этого метода в России сопровождается публикацией неполных таблиц состава синтаксонов, что затрудняет их сравнение с материалами из других регионов и установление границ ареалов ассоциаций. Даже такие неполные таблицы свидетельствуют о значительных различиях состава одноименных ассоциаций в разных регионах и необходимости выделения их географических рас или विकарирующих ассоциаций.

Для условий России требуются пересмотр и выделение новых союзов, порядков и даже классов растительности минеротрофных открытых и слабо облесенных болот, которая в Европе слабо представлена и фактически вся отнесена в класс *Scheuchzerio-Caricetea nigrae* R.Tx.37, первые такие попытки есть в работах Е. Лапшиной (2004) и В.А. Смагина (2004). При этом не нужно вдаваться в крайности и выделять синтаксоны по материалам с ограниченных территорий, примеры многочисленных трудно сопоставимых ассоциаций имеются по растительности Чехии, Словакии и Польши (Миркин и др., 2000).

В основе **топологических (тополого-экологических)** классификаций лежит распределение фитоценозов и ассоциаций в координатной сетке,

осями которой являются факторы среды, обычно это влажность и почвенное богатство местообитаний. Система координат может быть многомерной, например, с учетом фактора проточности. Примером хорошо разработанной топологической классификации является классификация лесов украинских лесотипологов (Воробьев, 1953). В ней выделено 20 типов лесных участков. Топологическую классификацию растительности использовал и Л.Г. Раменский (1935) при выделении типов земельных участков. Эколого-фитоценотические ряды В.Н. Сукачева (1927) также являются примером топологического подхода к классификации сообществ. При этом методе группы описаний участков, сходные экологически и по составу растительности, авторы считают ассоциациями, которые могут объединяться в группы ассоциаций, прежде всего по признакам местообитаний, а также близости видового состава сообществ (Ипатов, Кирикова, 1997). Б.М. Миркин и Г.С. Розенберг (1983) называют этот метод классификации экологическим. Некоторые исследователи (Шенников, 1958 и др.) возражают против использования таких классификаций, так как считают, что при таком подходе происходит классификация местообитаний, а не сообществ.

Тополого-экологические классификации растительности разработаны и широко используются в Скандинавских странах, а также в Канаде и США (Pakarinen, Ruuhijärvi, 1978; Pakarinen, 1985; Moen, 1990; Pålsson, 1994; Jeglum, 1991; Racey et al., 1996). Расположение синтаксонов (типов участков, ассоциаций) в экологическом пространстве координатных секток выполняется авторами как эмпирически, так и с использованием целого ряда статистических методов ординации, которая не заменяет классификацию, но позволяет уточнить степень сходства и экологические параметры синтаксонов и их местообитаний.

В топологических классификациях используются экологические свойства местообитаний в сочетании с фитоценотическими признаками самих сообществ на разных уровнях классификации. При выделении низших классификационных единиц широко применяются доминирующие виды, а также индикаторные и эколого-ценотические группы видов. Такие классификации созданы как для типов участков (местообитаний), так и для растительных сообществ.

В тополого-экологических классификациях растительности болот учитываются наряду с этим также положение болотных участков и сообществ в экологическом ряду центр – окрайка, приуроченность к элементам микрорельефа (Eurola et al., 1984; Moen, 1990; Jeglum, 1991; Paal, 1997). В таких классификациях на болотах выделяются типы участков (*mire types*) или безранговые единицы (экоэлементы), при этом у одних исследователей они включают как однородные сообщества, так и их комплексы (Eurola et al., 1984), у других – только довольно однородные сооб-

щества, легко сопоставимые с ассоциациями сторонников эколого-фитоценологической классификации (Lindsay et al., 1985; Moen, 1985, 1990; Galten, 1987; Jeglum, 1991; Pålsson, 1994).

Наиболее подробно и логически разработана обобщенная тополого-экологическая классификация растительности Северной Европы (Pålsson, 1994), представляющая собой синтез нескольких довольно различающихся классификаций, разработанных ведущими фитоценологами Скандинавских стран в течение всего XX века. Она является четырехступенчатой, все выделенные единицы имеют цифровой код, низшие единицы называются типами (type), в некоторых из них еще выделяются варианты. Для каждого типа приводятся списки основных видов, а также указываются доминанты. Типы названы по доминирующим или характерным (диагностическим) видам основных ярусов. Отмечается, что они близки фитосоциологическим категориям ассоциаций и социаций. Многие типы по объему соответствуют ассоциациям, выделяемым в эколого-флористических классификациях, однако некоторые из них более мелкие, а другие, наоборот, включают очень широкий спектр сообществ.

Растительность болот в этой классификации (Pålsson, 1994) разделена на 63 типа, которые отнесены к 5 главным комплексам (main complexes), выделенным по трофности. Типы сфагновых омбротрофных сообществ очень мелкие и близки ассоциациям и социациям эколого-фитоценологической классификации (Osvald, 1923; Лопатин, 1949), а мезотрофные и евтрофные травяные типы очень крупные и неоднородные. Тополого-экологический подход был использован нами для классификации растительности болот Карелии.

Тополого-экологическая классификация растительности болот Карелии. Материалами для разработки классификации растительности болот Карелии послужила фитоценоотека (более 5 тысяч геоботанических описаний) лаборатории болотных экосистем Института биологии КарНЦ РАН, созданная под руководством автора на бумажных носителях (карточках). Проведена унификация описаний, оценки обилия видов по Друдэ и показатели проективного покрытия переведены в 6-балльную шкалу (Работнов, 1978).

При разработке тополого-экологической классификации растительных сообществ болот Карелии использованы основные принципы скандинавских тополого-экологических классификаций. При этом для выделения ассоциаций, являющихся основным синтаксоном в данной классификации, применялся целый ряд эколого-фитоценологических критериев: ЭЦГ, которых на болотах Карелии выделено 12 (Кузнецов, 2002, 2005), доминирующие и диагностические виды, использующиеся как в эколого-фитоценологическом (Нешатаев Ю., 2001), так и эколого-флористическом

методах. Выделенные таким образом ассоциации характеризуются преобладанием в травяно-кустарничковом ярусе одного вида или группы экологически близких видов, а в моховом ярусе – одного или нескольких экологически замещающих друг друга видов.

Разработанная нами классификация была трехступенчатой (Кузнецов, 2005, 2006), сейчас предлагается выделять в ней четыре ступени: тип, класс, группа ассоциаций и ассоциация (табл. 2). При выделении синтаксонов на разных ступенях используется сочетание экологических (тип водно-минерального питания и трофность местообитаний), фитоценологических и топологических (уровень грунтовых вод местообитаний, приуроченность синтаксонов к элементам микрорельефа) критериев. Сочетание различных критериев и признаков при выделении синтаксонов присуще всем методам классификации растительности. Для удобства использования каждому синтаксону присвоен цифровой код. Код класса содержит одну цифру, группы – две и т.д. Классификация включает 57 ассоциаций (табл. 3).

Таблица 2. Тополого-экологическая классификация растительности болот Карелии

Тип	Класс	Группа ассоциаций	Кол-во ассоциаций
Атмосферное питание (омбротрофный)	ОМБРОТРОФНЫЙ	Древесно-сфаговая	2
		Кустарничково-сфаговая кочковая	3
		Травяно-сфаговая ковровая	1
		Травяно-моховая мочажинная	5
Атмосферно-грунтовое питание (минеротрофный)	ОЛИГОТРОФНЫЙ	Древесно-сфаговая	2
		Кустарничково-травяно-сфаговая и кочковая	1
		Травяно-сфаговая ковровая	2
		Травяно-сфаговая мочажинная	4
	МЕЗОТРОФНЫЙ	Древесно-травяная	4
		Травяно-сфаговая ковровая	1
		Травяная и травяно-моховая мочажинная	8
		Травяная топяная аллювиальная	8
	ЕВТРОФНЫЙ	Древесно-моховая	3
		Кустарничково-травяно-моховая кочковая	3
		Травяно-моховая ковровая	4
		Травяная и травяно-моховая топяная	3
		Гипновая ключевая	3
ВСЕГО			57

Таблица 3. Тополого-экологическая классификация растительности болот Карелии

КОД	СИНТАКСОН	А	В	С	Н
I. Тип питания атмосферный (омбротрофный)					
1.	ОМБРОТРОФНЫЙ				
1.1.	Древесно-сфагновая				
1.1.1.	<i>Pinus sylvestris – Ledum palustre – Sphagnum angustifolium</i>	39	60	18	1
1.1.2.	<i>Pinus sylvestris – Chamaedaphne calyculata – Sphagnum angustifolium (2)</i>	232	55	17	2
1.2.	Кочковая				
1.2.1.	<i>Chamaedaphne calyculata – Sphagnum fuscum</i>	589	70	15	3
1.2.2.	<i>Chamaedaphne calyculata – Sphagnum angustifolium</i>	580	55	15	4
1.2.3.	<i>Calluna vulgaris – Sphagnum fuscum – Cladina spp. (3в)</i>	135	75	19	5
1.3.	Ковровая				
1.3.1.	<i>Eriophorum vaginatum – Sphagnum balticum (9)</i>	343	80	10	6
1.4.	Мочажинная				
1.4.1.	<i>Vaeothryon cespitosum – Sphagnum balticum (6)</i>	60	60	12	7
1.4.2.	<i>Scheuchzeria palustris – Sphagnum majus (6)</i>	382	55	10	8
1.4.3.	<i>Rhynchospora alba – Sphagnum majus (3)</i>	14	21	8	9
1.4.4.	<i>Scheuchzeria palustris – Gymnocolea inflata</i>	10	24	8	10
1.4.5.	<i>Scheuchzeria palustris – Carex limosa</i>	18	26	6	11
II. Тип питания атмосферно-грунтовый (минеротрофный)					
2.	ОЛИГОТРОФНЫЙ				
2.1.	Древесно-сфагновая				
2.1.1.	<i>Pinus sylvestris – Carex lasiocarpa – Sphagnum angustifolium (4)</i>	119	115	22	12
2.1.2.	<i>Betula pubescens – Carex lasiocarpa – Sphagnum angustifolium (2)</i>	35	100	18	13
2.2.	Кочковая				
2.2.1.	<i>Betula nana – Carex lasiocarpa – Sphagnum fuscum</i>	110	103	20	14
2.3.	Ковровая				
2.3.1.	<i>Carex lasiocarpa – Sphagnum fallax (6)</i>	497	105	17	15
2.3.2.	<i>Carex rostrata – Sphagnum fallax (3)</i>	122	66	11	16
2.4.	Топяная (мочажинная)				
2.4.1.	<i>Carex lasiocarpa – Scheuchzeria palustris – Sphagnum balticum (2)</i>	46	58	13	17
2.4.2.	<i>Carex rostrata – Scheuchzeria palustris – Sphagnum majus (3)</i>	81	61	11	18
2.4.3.	<i>Scheuchzeria palustris – Menyanthes trifoliata – Sphagnum jensenii</i>	9	23	8	19
2.4.4.	<i>Rhynchospora alba – Menyanthes trifoliata – Sphagnum papillosum (3)</i>	25	42	12	20
3.	МЕЗОТРОФНЫЙ				
3.1.	Древесно-травяная				
3.1.1.	<i>Alnus glutinosa – Calla palustris</i>	5	102	36	21
3.1.2.	<i>Picea abies – Calamagrostis canescens (2 в)</i>	18	145	45	22
3.1.3.	<i>Pinus sylvestris – Calamagrostis canescens</i>	10	124	34	23
3.1.4.	<i>Betula pubescens – Calamagrostis canescens</i>	13	120	26	24
3.3.	Ковровая				
3.3.1.	<i>Molinia caerulea – Sphagnum papillosum (3в)</i>	109	113	20	25
3.4.	Топяная (мочажинная)				
3.4.1.	<i>Eriophorum polystachion – Carex limosa</i>	6	26	11	26
3.4.2.	<i>Carex rostrata – Menyanthes trifoliata</i>	26	75	13	27
3.4.3.	<i>Phragmites australis – Menyanthes trifoliata</i>	11	65	12	28
3.4.4.	<i>Equisetum fluviatile – Menyanthes trifoliata (2)</i>	42	105	16	29

КОД	СИНТАКСОН	А	В	С	Н
3.4.5.	<i>Rhynchospora fusca</i> – <i>Drosera anglica</i> (2)	36	40	11	30
3.4.6.	<i>Carex chodorrhiza</i> – <i>Menyanthes trifoliata</i> (2)	24	52	11	31
3.4.7.	<i>Carex lasiocarpa</i> – <i>Menyanthes trifoliata</i> (8)	223	130	16	32
3.4.8.	<i>Carex limosa</i> – <i>Menyanthes trifoliata</i> (5)	180	80	12	33
3.5.	Топяная аллювиальная				
3.5.1.	<i>Carex acuta</i> – <i>Comarum palustre</i>	8	55	17	34
3.5.2.	<i>Carex omskiana</i> – <i>Comarum palustre</i>	10	47	16	35
3.5.3.	<i>Carex cespitosa</i> – <i>Comarum palustre</i>	14	90	16	36
3.5.4.	<i>Carex diandra</i> – <i>Comarum palustre</i>	8	56	23	37
3.4.5.	<i>Calamagrostis neglecta</i> – <i>Carex nigra</i>	20	80	16	38
3.4.6.	<i>Menyanthes trifoliata</i> – <i>Calamagrostis can.</i>	9	63	17	39
3.4.7.	<i>Comarum palustre</i> – <i>Cicuta virosa</i>	9	67	18	40
3.4.8.	<i>Carex aquatilis</i> – <i>Menyanthes trifoliata</i>	2			41
4.	ЕВТРОФНЫЙ				
4.1.	Древесно-моховая				
4.1.1.	<i>Pinus sylvestris</i> – <i>Sphagnum warnstorffii</i> (3в)	41	178	32	42
4.1.2.	<i>Picea abies</i> – <i>S. warnstorffii</i>	4	165	41	43
4.1.3.	<i>Betula pubescens</i> – <i>S. warnstorffii</i>	14	141	31	44
4.2.	Кочковая				
4.2.1.	<i>Equisetum palustre</i> – <i>Sphagnum warnstorffii</i> (2)	58	186	33	45
4.2.2.	<i>Molinia caerulea</i> – <i>Sphagnum warnstorffii</i> (2)	71	120	21	46
4.2.3.	<i>Carex lasiocarpa</i> – <i>Sphagnum warnstorffii</i> (3)	89	130	18	47
4.3.	Ковровая				
4.3.1.	<i>Carex lasiocarpa</i> – <i>Campyllum stellatum</i> (2)	29	105	21	48
4.3.2.	<i>Schoenus ferrugineus</i> – <i>Campyllum stellatum</i>	22	58	17	49
4.3.3.	<i>Carex flava</i> – <i>Limprichtia cossonii</i>	15	67	18	50
4.3.4.	<i>Carex panicea</i> – <i>Campyllum stellatum</i>	2			51
4.4.	Топяная				
4.4.1.	<i>Carex lasiocarpa</i> – <i>Scorpidium scorpioides</i>	20	68	15	52
4.4.2.	<i>Carex limosa</i> – <i>Scorpidium scorpioides</i>	12	50	14	53
4.4.3.	<i>Carex livida</i> – <i>Scorpidium scorpioides</i> (2)	70	75	11	54
4.5.	Гипсовая ключевая				
4.5.1.	<i>Epilobium hornemanni</i> – <i>Montia fontana</i> – <i>Philonotis fontana</i>				55
4.5.2.	<i>Cratoneuron spp.</i>				56
4.5.3.	<i>Paludella squarrosa</i>				57

В коде синтаксонов первая цифра означает класс, вторая – группу ассоциаций, третья – ассоциацию; А – кол-во описаний; В – видовое богатство синтаксона; С – средняя видовая насыщенность описания; N – номер ассоциации на ординационных диаграммах; в скобках – количество субассоциаций и вариантов (в)

Высшие единицы в данной классификации названы типами, которые выделены по типам водно-минерального питания: I – атмосферное питание (омбротрофный тип), II – атмосферно-грунтовое (минеротрофный тип). Классы выделены по степени минерализации вод, поступающих на болотные участки. На верховых болотных участках с атмосферным питанием один класс – омбротрофный, на минеротрофных участках три клас-

са – олиготрофный, мезотрофный и евтрофный (табл. 2, 3). Четыре класса водно-минерального питания, аналогичных нашим, выделяются на болотах скандинавскими экологами (Du Rietz, 1954; Eurola et al., 1984; Pålsson, 1994). При этом объем их несколько отличается от типов болот в классических работах русских болотоведов (Тюремнов, 1949; Лопатин, 1972; Пьявченко, 1972). Омбротрофный класс соответствует олиготрофному типу в русском болотоведении, он включает сообщества с атмосферным водно-минеральным питанием. Евтрофный и мезотрофный классы имеют более узкие амплитуды, по сравнению с одноименными типами питания в русских классификациях. Олиготрофный класс соответствует мезоолиготрофному подтипу, выделяемому рядом российских исследователей (Лопатин, 1972; Пьявченко, 1972). При отнесении выделенных синтаксонов к определенному типу и классу в первую очередь учитывался набор ЭЦГ видов, входящих в их состав.

В пределах классов выделены **группы ассоциаций** по приуроченности сообществ к элементам микрорельефа, четко различающимся по условиям увлажнения, таких градаций четыре, но не все они представлены в каждом классе.

Первая группа включает облесенные сообщества с сомкнутостью древесного яруса не менее 0,2, для которых характерен наиболее переменный водный режим в течение вегетационного периода. Это обеспечивает возможность существования древесного яруса из мезофильных пород деревьев, не имеющих специальных морфологических приспособлений для жизни на болотах. Флора мезотрофных и евтрофных облесенных сообществ (болотные леса по: Н.И. Пьявченко, 1963) содержит широкий набор как болотных, так и лесных видов.

Вторая группа объединяет кустарничково-сфагновые и травяно-кустарничково-сфагновые сообщества, приуроченные к высоким сфагновым кочкам (грядам), уровень грунтовых вод под которыми в летнее время опускается на 25–40 см.

Третья группа включает разнообразные травяно-сфагновые ассоциации ровных мест (ковров), уровень грунтовых вод под которыми в вегетационный период опускается на 10–20 см. Набор ЭЦГ в сообществах разной трофности в этой группе различен.

Травяные и травяно-моховые сообщества мочажин и топей включены в четвертую группу. В них и в летнее время вода опускается всего на несколько сантиметров ниже поверхности мохового покрова (или торфа при отсутствии мохового яруса) или стоит даже выше его.

Сообщества, развивающиеся непосредственно вокруг родников на ключевых болотах в Карелии, еще слабо исследованы, по ним недостаточно полных описаний. Они пока объединены в специальную ключевую

группу в евтрофном классе, а не выделяются в отдельный класс, как это сделано в классификациях Северной Европы (Påhlsson, 1994) и Финляндии (Eurola et al., 1984). По мере накопления материалов их синтаксономический статус будет уточняться.

Основной единицей в нашей классификации является **ассоциация**. Ассоциации выделены с использованием целого ряда эколого-фитоценологических критериев, использующихся как в эколого-фитоценологическом, так и эколого-флористическом методах классификации: представленность и роль различных ЭЦГ, экологическая близость доминантов и содоминантов основных ярусов сообществ. Примеры характеристики и состава ряда ассоциаций, а также близких им синтаксонов из прилегающих регионов приведены в табл. 4 и 5. Отсутствие видов из некоторых ЭЦГ в конкретном сообществе или синтаксоне является более надежным диагностическим признаком, чем доминирование какого-то вида с широким фитоценологическим ареалом, обусловленное иногда случайными факторами.

Для каждой ассоциации выделены **диагностические виды**, имеющие в ней (или в одной из входящих в нее субассоциаций) среднее или высокое постоянство и наиболее точно отображающие ее облик, структуру и экологические свойства местообитаний. Во многих ассоциациях, а особенно во входящих в их состав субассоциациях и вариантах, эти диагностические виды являются доминантами соответствующих ярусов. В первую очередь это присуще для маловидовых сообществ, развивающихся в наиболее жестких условиях среды (например, *Eriophorum vaginatum*, *Scheuchzeria palustris*, *Sphagnum majus* в омбротрофных мочажинах), а также для сообществ, сформировавшихся в условиях фитоценологического оптимума данного вида, являющегося здесь сильным эдификатором (например, осочки из *Carex lasiocarpa*, *C. cespitosa*, *C. diandra*). В некоторых мезотрофных и евтрофных сообществах, особенно облесенных, часто нет явных доминантов травяно-кустарничкового яруса и только по довольно широкой группе диагностических видов, каждый из которых имеет невысокое обилие, можно дать характеристику их синтаксонов. Диагностические виды в большинстве ассоциаций относятся к нескольким ЭЦГ, при этом некоторые виды выступают в качестве диагностических в нескольких ассоциациях, иногда относящихся даже к разным классам, в сочетании с разными видами, например, *Carex lasiocarpa*, *Menyanthes trifoliata*, имеющие очень широкие фитоценологические ареалы и оптимумы (рис. 1, 2).

Таблица 4. Ассоциации *Pinus sylvestris* – *Ledum palustre* – *Sphagnum angustifolium* (I), *Pinus sylvestris* – *Chamaedaphne calyculata* – *Sphagnum angustifolium* (II) и ее субассоциации (А, В) в Карелии

ЭЦГ		I	II	A	B	III	IV
		Кол-во описаний	39	232	81	151	20
	Видовое богатство	60	55	55	53	51	57
	Видовая насыщенность	18	17	18	16		
	Кол-во видов с III–V кл. постоянства	20	15	20	15	14	17
	Виды						
	<i>D</i> _{1,2} <i>Pinus sylvestris</i>	V ₃	V ₂	V ₂	V ₂	V	V
	<i>Picea abies</i>	IV ₁	II	I	II	II	II
	<i>Betula pubescens</i>	IV ₁	III	II	III	III	IV
	Высота древостоя (м)	8–12	4–8			12–20	8–22
	Сомкнутость крон	0,2–0,4	0,1–0,3			0,3–0,6	0,3–0,7
1	<i>D</i> ₁ <i>Ledum palustre</i>	V ₁₋₄	IV ₂	V ₁	IV ₂	V ₁	V ₂
	<i>Vaccinium uliginosum</i>	V ₁₋₃	IV ₂	V ₂	IV ₂	V ₁	V ₂
	<i>D</i> ₁ <i>Carex globularis</i>	V ₁₋₃	I	II	I	II	II
	<i>Melampyrum pratense</i>	I	I	I	I	–*	IV ₁
	<i>Sphagnum capillifolium</i>	III _{1,2}	II	II	II	–	–
	<i>Empetrum nigrum</i>	IV ₁	IV ₁	V ₂	III ₁	III	–
2	<i>Calluna vulgaris</i>	II	II	III ₁	I	II	–
	<i>Drosera rotundifolia</i>	I	II	III	II	+	–
	<i>Rubus chamaemorus</i>	IV ₁₋₃	III	IV ₂	III	–	–
	<i>D</i> ₂ <i>Sphagnum fuscum</i>	II	IV ₁₋₄	V ₄	III ₁	–	–
	<i>Polytrichum strictum</i>	III ₁	III ₁	III ₁	III ₁	–	IV
	<i>Cladina arbuscula</i>	I	II	II	II	–	–
	<i>C. rangiferina</i>	I	II	III	I	–	–
	<i>D</i> ₂ <i>Chamaedaphne calyculata</i>	V ₁₋₂	V ₂	V ₂	V ₂	IV ₁	V ₁
3	<i>Betula nana</i>	III ₁₋₃	IV ₁	IV ₁	IV ₁	–	–
	<i>Andromeda polifolia</i>	IV ₁₋₂	V ₂	V ₂	V ₂	r	IV ₁
	<i>Oxycoccus palustris</i>	IV ₁	IV ₁	IV ₁	IV ₁	III	IV+
	<i>Eriophorum vaginatum</i>	IV ₁	IV ₂	V ₂	IV ₂	V ₁	V ₂
	<i>Carex pauciflora</i>	III	II	III	II	–	–
	<i>D</i> _{1,2} <i>Sphagnum angustifolium</i>	V ₂₋₅	IV ₂₋₅	IV ₂	V ₃₋₅	IV ₄	V ₅
	<i>D</i> _{1,2} <i>S. magellanicum</i>	IV ₁₋₄	IV ₂₋₄	III ₁	V ₃₋₄	IV ₂	V ₂
	<i>Vaccinium myrtillus</i>	II	r	I	–	V ₃	IV ₁
12	<i>V. vitis-idaea</i>	III	I	I	I	V ₁	IV ₁
	<i>Polytrichum commune</i>	II	II	III	II	–	II
	<i>Pleurozium schreberi</i>	III ₁₋₂	II	III	II	V ₃	IV ₁
	<i>Dicranum polysetum</i>	r	I	I	r	V ₁	III ₁

A – *P. sylvestris* – *C. calyculata* – *S. fuscum*; B – *P. sylvestris* – *C. calyculata* – *S. angustifolium* в Карелии; III – асс. *Pinetum sphagnosum* Kaks 14 на северо-западе России (по: Боч, Смагин, 1993), IV – асс. *Pinetum ledoso-sphagnosum* в Ленинградской области (по: Самбук, 1987); Д – диагностические виды ассоциаций

* Прочерк означает отсутствие вида в опубликованных авторами таблицах.

Таблица 5. Ассоциация *Molinia caerulea* – *Calluna vulgaris* – *Sphagnum papillosum* (I) и ее варианты (А–С) в Карелии

		I	A	B	C	II	III	IV
ЭЦГ	Кол-во описаний	109	63	15	31	46	24	12
	Видовое богатство	113	100	56	20			
	Видовая насыщенность	20	22	15	83			
	Кол-во видов с III–V кл. постоянства	17	17	12	17	10	16	16
Виды								
	<i>Pinus sylvestris</i>	IV+	IV+	II	IV+	I	r	I
2	<i>Calluna vulgaris</i>	III	III ₁	I	III	II	II	–
	Д <i>Sphagnum fuscum</i>	III	III ₁	I	III	I	III	–
	<i>Drosera rotundifolia</i>	V ₁	V ₁	V ₁	V ₁	IV	III	IV
3	<i>Andromeda polifolia</i>	V ₁	V ₁	V ₁	V ₁	V	V	V
	<i>Betula nana</i>	V ₁	V ₁	IV ₁	V ₁	II	IV	IV
	<i>Oxycoccus palustris</i>	IV ₁	IV ₁	V ₁	V ₁	IV	V	V
	<i>Eriophorum vaginatum</i>	III ₁	II	II	III ₁	V	IV	I
	<i>Carex pauciflora</i>	III ₁	II	III ₁	III ₁	V	V	III
	<i>Sphagnum angustifolium</i>	II	II	–	II	II	I	–
	<i>S. magellanicum</i>	III	II	III	II	r	III	II
	<i>Carex limosa</i>	II	II	III ₁	III ₁	r	II	II
4	Д <i>Baeothryon cespitosum</i>	IV ₁₋₄	III	–	V ₃₋₄	V	V	V
	<i>Rhynchospora alba</i>	II	II	III	II	r	II	–
	<i>Scheuchzeria palustris</i>	II	I	II	II	r	II	V
	<i>Drosera anglica</i>	II	I	II	II	–	–	–
	<i>Carex lasiocarpa</i>	V ₁₋₂	V ₂	II	V ₁	II	III	V
5	<i>C. rostrata</i>	II	II	II	III ₁	II	III	III
	Д <i>Sphagnum papillosum</i>	V ₄₋₅	V ₄₋₅	V ₅	V ₄₋₅	V	V	V
6	Д <i>Molinia caerulea</i>	V ₁₋₄	V ₃₋₄	II	IV ₁	V	V	–
	Д <i>Baeothryon alpinum</i>	III ₁₋₃	III ₁	V ₃	III	r	I	II
	<i>Carex dioica</i>	II	II	r	II	I	r	–
	<i>Aulacomnium palustre</i>	II	II	r	II	r	I	–
	<i>Sphagnum warnstorffii</i>	II	II	I	I	–	–	–
8	<i>Menyanthes trifoliata</i>	IV ₁₋₂	V ₂	IV ₁₋₂	IV ₁₋₂	II	III	V
	<i>Eriophorum polystachion</i>	II	III	III	II	II	I	II
	<i>Equisetum fluviatile</i>	III	III	II	II	I	II	II
12	<i>Juniperus communis</i>	II	III	r	r	–	–	–
	<i>Trientalis europaea</i>	II	III	–	I	–	–	–

A – *Molinia caerulea* – *C. vulgaris* – *S. papillosum*, B – *Baeothryon alpinum* – *S. papillosum*, C – *B. cespitosum* – *C. vulgaris* – *S. papillosum* в Карелии; II – acc. *Scirpus cespitosus* – *Molinia* – *Sphagnum papillosum* в Швеции (Sjörs, 1948); III – mesotrophe *Sphagnum papillosum* – Weissmoore (*Trichophorum cespitosum* – *S. papillosum*) в Финляндии (Ruuhijärvi, 1960); IV – acc. *Baeothryon cespitosum* – *S. papillosum* в Архангельской обл. (Юрковская, 1992); Д – диагностические виды ассоциации

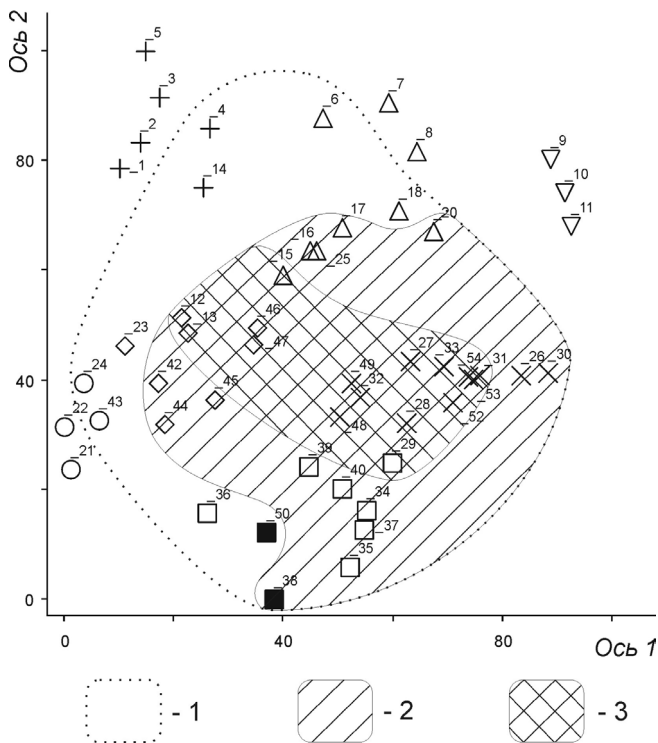


Рис. 1. Фитоценотический ареал (1), ареал с высокой встречаемостью (2) и фитоценотический оптимум (3) *Carex lasiocarpa*

Названия ассоциаций (1–54) см. в табл. 3

Ассоциации называются по 1–2 диагностическим (часто доминирующим) видам каждого яруса, их названия включают от двух до четырех латинских названий таксонов растений, перечисляемых через дефис. Во многих ассоциациях по доминантам отдельных ярусов выделены **субассоциации и варианты** ассоциаций. В кустарничково-моховых и травяно-кустарничково-моховых ассоциациях со сходным составом кустарничково-травяного яруса субассоциации выделены по доминирующим видам мхов, имеющих близкие фитоценологические оптимумы и замещающих друг друга без какой-либо перестройки структуры сообществ. В ряде мезотрофных и евтрофных травяных и травяно-моховых ассоциаций выделены безмоховые (травяные) и травяно-моховые субассоциации при сохранении общего облика и состава травяного яруса, эти субассоциации

тесно связаны сукцессионно и часто представляют динамические ряды, обусловленные изменением степени увлажнения местообитаний. Варианты ассоциаций выделены по доминирующим видам кустарничкового или травяного яруса при сохранении сходного состава мохового яруса и общей структуры сообществ, входящих в ассоциацию. При наличии в ассоциации нескольких субассоциаций она названа по наиболее типичной и распространенной субассоциации. Для каждой ассоциации и выделенных в ней синтаксонов рассчитано постоянство видов (I–V классы), определено видовое богатство (ценофлора) и средняя видовая насыщенность (табл. 3), а также таксономический состав ценофлор (Кузнецов, 2005).

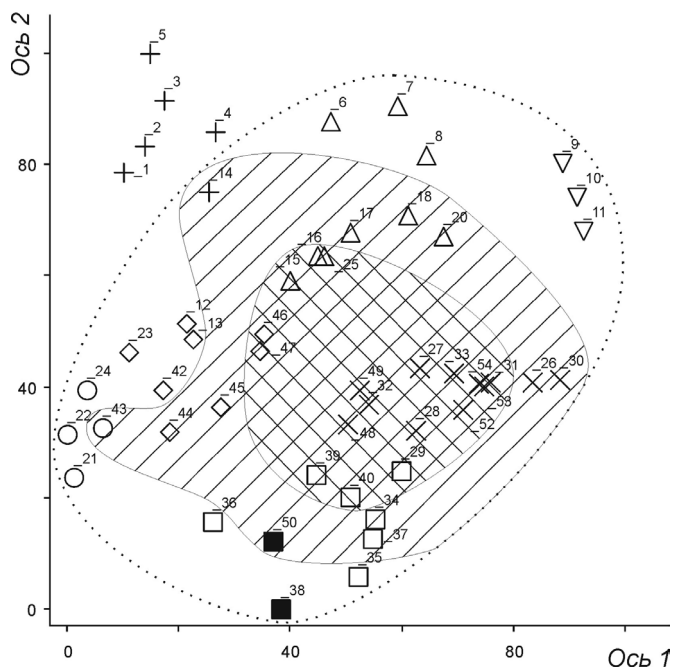


Рис. 2. Фитоценотический ареал (1), ареал с высокой встречаемостью (2) и фитоценотический оптимум (3) *Menyanthes trifoliata*

Условные обозначения см. на рис. 1

В ценофлорах ассоциаций и входящих в них синтаксонов подсчитано число видов сосудистых растений, мхов и лишайников. Наиболее бедны ценофлоры омбротрофных ассоциаций, они включают от 21 до 80 видов, а их средняя видовая насыщенность варьирует от 6 до 19 видов, минимальна она в

мочажинных сообществах – 6–12 видов. Ценофлоры ассоциаций олиготрофного класса включают от 23 до 115 видов, видовая насыщенность составляет 8–22 вида, в мочажинных сообществах она всего 8–13 видов. В мезотрофном классе видовое богатство ассоциаций варьирует еще сильнее – от 26 до 145 видов, наиболее высокие показатели имеют древесно-травяные (102–145) и некоторые травяные (до 115 видов) ассоциации, ниже они в травяных сообществах, приуроченных к местообитаниям с аллювиальным режимом. Ценофлоры ассоциаций евтрофного класса наиболее разнообразны, особенно древесно-моховых и кочковых – от 120 до 186 видов. Видовое богатство мочажинных травяно-гипновых ассоциаций значительно ниже – 50–75 видов (см. табл. 3). Следует отметить, что в составе ценофлор большинства ассоциаций на мхи приходится от 25 до 50% видов, что свидетельствует о большой их роли в структуре растительного покрова болот. Составлены карто-схемы распространения большинства ассоциаций в республике.

Ординация ассоциаций растительности болот

Для графического представления размещения в экологическом пространстве синтаксонов, выделенных в данной классификации, а также уточнения экологического и флористического сходства ассоциаций и их групп была выполнена ординация ассоциаций. Для ординации использован метод бестрендового анализа соответствия (Hill, Gauch, 1980). В качестве анализируемого параметра использована встречаемость вида в ассоциациях по 10-балльной шкале.

С использованием взаимного расположения в экологическом пространстве групп ассоциаций на ординационной диаграмме (рис. 3) четко выделились четыре градации местообитаний по условиям увлажнения (ось 1) и три – по условиям минерального питания (ось 2). В литературе имеются ординационные диаграммы растительных сообществ болот Норвегии (Moen, 1990) и болотных участков Финляндии (Pakarinen, Ruuhijärvi, 1978; Pakarinen, 1985), а также обобщенная диаграмма для стран Северной Европы (Pakarinen, 1995). Они довольно близки к ординации болотных ассоциаций Карелии.

Восемь кластеров, выделившихся на уровне немногим более 50%, в значительной мере совпадают с группами ассоциаций, выделенными эмпирически (рис. 4). Полного совпадения групп ассоциаций и кластеров не могло и быть, так как при выделении ассоциаций использовался не только критерий присутствия видов, но часто и их обилие (доминирование). Тем не менее эти кластеры хорошо объединяют синтаксоны, наиболее близкие флористически и экологически, а также позволяют лучше понять их динамические связи. Это свидетельствует о естественности разрабо-

танной классификации, синтаксоны которой отражают специфику экологических условий болотных местообитаний и при этом имеют четкие флористические различия.

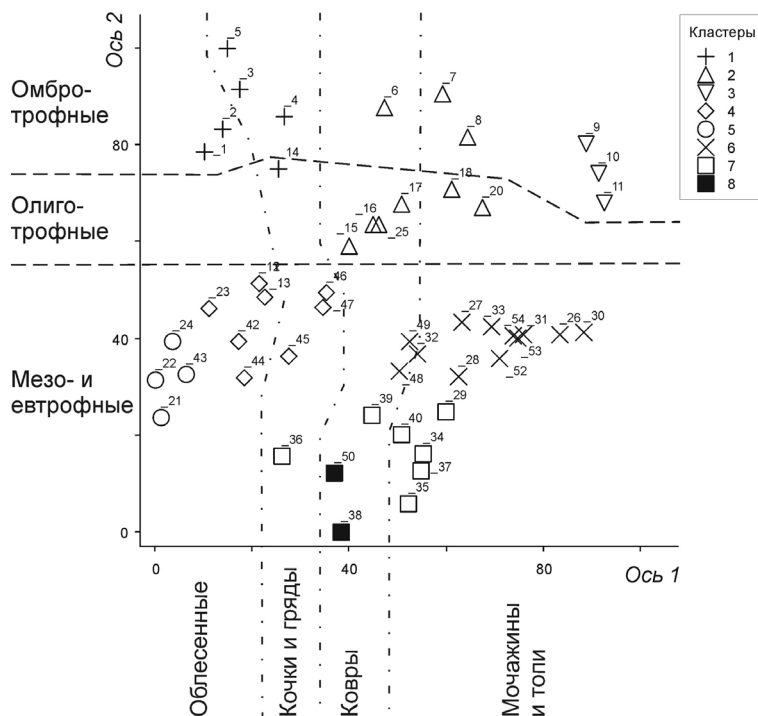


Рис. 3. Ординационная диаграмма DCA ассоциаций болотной растительности Карелии

Названия ассоциаций см. в табл. 3

Кластер 1 объединяет сосново-кустарничково-сфагновые и кустарничково-сфагновые омбротрофные и олиготрофные ассоциации кочковых местообитаний. Они имеют очень высокое сходство видового состава и различаются по обилию сосны и некоторых видов напочвенного покрова, на основании чего и выделены в классификации.

Кластер 2 включает травяно-моховые омбротрофные и олиготрофные ассоциации ковров и мочажин. На более высоком уровне сходства (около 65%) он распадается еще на два кластера. Кластер 2а объединяет омбротрофные сообщества неглубоких мочажин и ковров, а кластер 2в – олиго-

трофные сообщества ковров. Включение в этот кластер ассоциации *Molinia caerulea* – *Calluna vulgaris* – *Sphagnum papillosum* (N 25), отнесенной в классификации к мезотрофному классу, объясняется высокой константностью в ней многих олиготрофных видов. Однако в ее составе довольно много типично мезотрофных видов, и фитоценотический оптимум молинии находится в мезотрофных условиях.

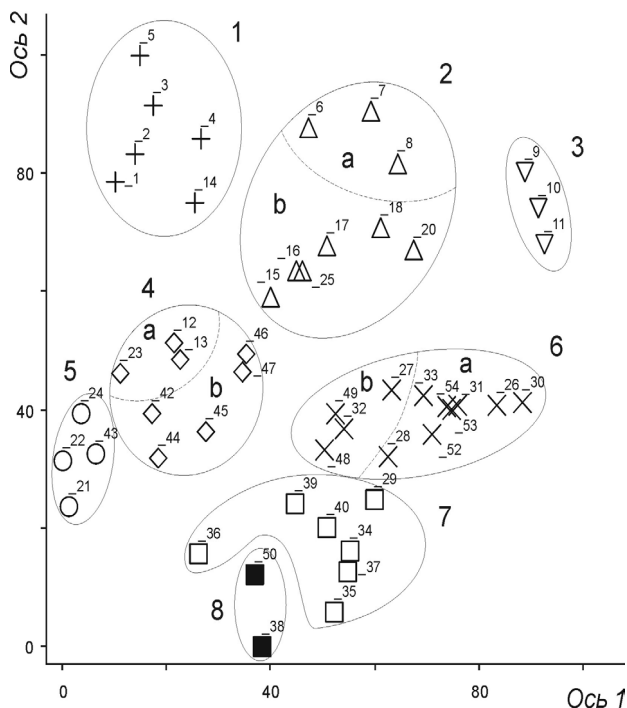


Рис. 4. Выделенные кластеры ассоциаций (Асс.) растительности болот Карелии на ординационной диаграмме DCA

Кластеры: 1 – омбротрофные (Ом.) Асс. облесенных и кочковых местообитаний; 2 – Ом. (2a) и олиготрофные (2b) сфагновые Асс. ковровых и мочажинных местообитаний; 3 – Ом. Асс. мочажинных местообитаний; 4 – мезоолиготрофные, мезотрофные (4a) и евтрофные (4b) Асс. облесенных и кочковых местообитаний с сосной и березой; 5 – мезотрофные и евтрофные Асс. с елью и черной ольхой; 6 – мезотрофные и евтрофные Асс. мочажинных (6a) и мочажинно-ковровых (6b) местообитаний; 7 – мезотрофные Асс. топяных заливаемых (аллювиальных) местообитаний; 8 – мезотрофные и евтрофные ковровые Асс.

Названия ассоциаций см. в табл. 3

Кластер 3 содержит травяно-моховые и травяные ассоциации омбротрофных, сильно обводненных мочажин, с разреженным моховым покровом из сфагновых и печеночных мхов или без него.

Кластер 4 объединяет древесно-моховые, древесно-травяные и травяно-моховые ассоциации, приуроченные к местообитаниям разной трофности с низкими уровнями грунтовых вод. Все эти сообщества имеют высокую константность разных видов древесных пород, по обилию (сомкнутости) которых они отнесены к разным группам. На более высоком уровне сходства (около 70%) он делится на два кластера. Первый из них (4а) включает преимущественно олиготрофные древесно-сфагновые ассоциации, а 4в – евтрофные древесно-сфагновые и травяно-сфагновые с доминированием в моховом ярусе *Sphagnum warnstorffii*.

Кластер 5 содержит мезотрофные древесно-травяные ассоциации, включение в него ассоциации *Picea abies – Sphagnum warnstorffii* объясняется большим сходством ее видового состава с остальными ассоциациями, входящими в этот кластер. Все эти ассоциации при эколого-флористической классификации должны войти в класс *Alnetea glutinosae*.

Кластер 6 объединяет широкий набор мезотрофных и евтрофных травяных и травяно-гипновых ассоциаций низких ковров и мочажин, не испытывающих длительного затопления и влияния аллювиальных отложений. На более высоком уровне сходства он распадается на два кластера. Кластер 6а включает травяные и травяно-гипновые сообщества обводненных мочажин и топей, а также евтрофные травяно-гипновые ассоциации низких ковров с участием типично стенотопных евтрофных видов, 6в – мезотрофные крупноосоковые ассоциации с уровнем воды около поверхности торфа.

Кластер 7 включает мезотрофные травяные ассоциации, приуроченные к приречным и приозерным заливаемым местообитаниям, испытывающие влияние аллювиальных отложений.

Кластер 8 содержит две мало схожих между собой ассоциации, которые уже на уровне сходства около 60% образуют самостоятельные кластеры.

Сравнение тополого-экологической классификации с другими классификациями растительности

Классификация растительности болот Карелии включает 57 ассоциаций, во многих из них выделены субассоциации (от 2 до 9), а в некоторых также варианты (см. табл. 3). Проведено ее сравнение с подобной, разработанной для болот Северной Европы (Påhlsson, 1994). Почти для каждой из выделенных ассоциаций подобраны близкие по составу и экологии

синтаксоны разного уровня (*mire types, variants*) на скандинавских болотах ((Кузнецов, 2005). Провести детальное сопоставление состава синтаксонов двух классификаций невозможно, так как в вышеуказанной сводной монографии не приводятся фитоценотические таблицы для выделенных типов сообществ, а указываются только основные и доминирующие виды. Для каждого типа и их вариантов приводятся авторские названия включаемых в этот тип синтаксонов, описанных в каждой из стран Северной Европы и списки литературы.

В этих двух классификациях имеются и значительные различия как по объему некоторых классов, так и целого ряда низших единиц – типов болот в классификации Северной Европы и ассоциаций в нашей. Так, нами более детально разделены травяные и травяно-моховые мезотрофные и мезоевтрофные сообщества болот Карелии, поэтому выделен целый ряд новых ассоциаций, не имеющих типов-аналогов в классификации Северной Европы.

Ассоциации болотной растительности Карелии, выделенные тополого-экологическим методом, хорошо сопоставимы с синтаксонами, выделенными сторонниками эколого-фитоценотического и эколого-флористического методов как в Карелии, так и в прилегающих регионах. Многие наши ассоциации соответствуют группам ассоциаций, а иногда и формациям, а субассоциации – ассоциациям эколого-фитоценотических классификаций (Osvald, 1923; Богдановская-Гиензф, 1928; Лопатин, 1949; Юрковская, 1959, 1987). В свою очередь многие выделенные ассоциации близки по объему или полностью соответствуют ассоциациям, выделенным эколого-флористическим методом (Dierssen, 1982; Боч, Смагин, 1993; Смагин, 1999а,б, Смагин, 2000а,б,в). Это показано при характеристике отдельных ассоциаций (Кузнецов, 2005) и в приводимых табл. 4 и 5.

Первоначально нами на этих же материалах фитоценотеки разрабатывалась эколого-флористическая классификация растительности болот Карелии, был составлен предварительный продромус, включающий 36 ассоциаций, относящихся к 4 классам (Кузнецов, 1998; Kuznetsov et al., 2000). Многие ассоциации, выделенные этими двумя методами, совпали по объему. Однако более удобным, практичным и быстрым оказался тополого-экологический метод классификации, который и стал применяться нами в дальнейшем.

Ожидать четкого совпадения групп ассоциаций и классов, выделенных тополого-экологическим методом, с синтаксонами эколого-фитоценотических и эколого-флористических классификаций рангом выше ассоциаций не следует, так как они выделены по разным критериям.

Использование крупных типов растительности, выделяемых эколого-фитоценотическим методом (Ильинский, 1937; Юрковская, 1995; Неша-

таева, 2006), позволяет отнести к гигрофитномоховому типу (*Sphagnetion*, *Hygrosphagnion*) группы кочковых, ковровых и некоторых мочажинных ассоциаций, а к гигрофитнотравяному (*Phragmitetion*, *Phorbion*) – группы мезотрофных мочажинных и топяных ассоциаций. Группы древесно-травяных и древесно-моховых мезотрофных и евтрофных ассоциаций нужно включить в предлагаемый нами (Кузнецов, 2006) древесно-травяно-моховой гигрофильный подтип в типе растительности бореальные и гемибореальные леса (*Silva boreales*), выделенном В.Ю. Нешатаевой (2006).

Сравнение ассоциаций и групп ассоциаций нашей тополого-экологической классификации с синтаксонами эколого-флористических классификаций (Боч, Смагин, 1993; Смагин, 1999 а,б, 2000 а,б,в, 2004) позволяет отнести к классу *Oxycocco-Sphagnetea* Br.-Bl. et Tx. 43 группы кочковых ассоциаций омбротрофного и олиготрофного классов, к классу *Vaccinetea uliginosi* Tx. 55 древесно-сфагновые группы ассоциаций омбротрофного и олиготрофного классов. Следует, однако, отметить, что выделение этого класса на болотах северной и средней тайги дискуссионно, здесь в древесно-сфагновых сообществах господствуют типично болотные виды, характерные для класса *Oxycocco-Sphagnetea*, а роль лесных видов, диагностических для данного класса, очень мала. Очень обширный класс *Scheuchzerio-Caricetea nigrae* (Nordh. 36) Tx. 37 включает большинство ковровых и мочажинных групп ассоциаций, а также евтрофные древесно-моховую, кочковую и ковровую группы. Таксономия этого класса в условиях континентального климата требует пересмотра и разделения его на несколько классов, о чем пишет и В.А. Смагин (2004). Группа мезотрофных топяных аллювиальных ассоциаций относится к классу *Phragmiti-Magnocaricetea* Klika in Klika et Novak 41, однако часть травяных ассоциаций находится на границах этого класса и *Scheuchzerio-Caricetea nigrae*. Мезотрофная древесно-травяная группа ассоциаций относится к классу *Alnetea glutinosae* Br. –Bl. et Tx. 43. Эти классы хорошо очерчиваются и практически не перекрываются на ординационной диаграмме выделенных нами ассоциаций (рис. 5).

В ходе обработки материалов и построения классификации постоянно проводилось сравнение видового состава выделяемых синтаксонов с одноименными или близкими, описанными другими исследователями как в Карелии, так и в прилегающих регионах России и странах Скандинавии. Общеизвестно, что синтаксоны имеют свои ареалы распространения, в пределах которых их состав и структура не остаются неизменными, в связи с чем возможно выделение их географических вариантов. При этом многие субассоциации и варианты ассоциаций имеют значительно более ограниченные ареалы, чем включающие их ассоциации, это позволяет подчеркнуть фитогеографическую специфику отдельных регионов, а так-

же учитывать при организации охраны ценотического разнообразия и подготовке «Зеленых книг». При значительном же изменении состава флоры при переходе из одной биогеографической провинции (или области) в другую в сходных экотопах формируются сообщества с близким обликом, но отличающимся составом, которые иногда называют викарирующими.

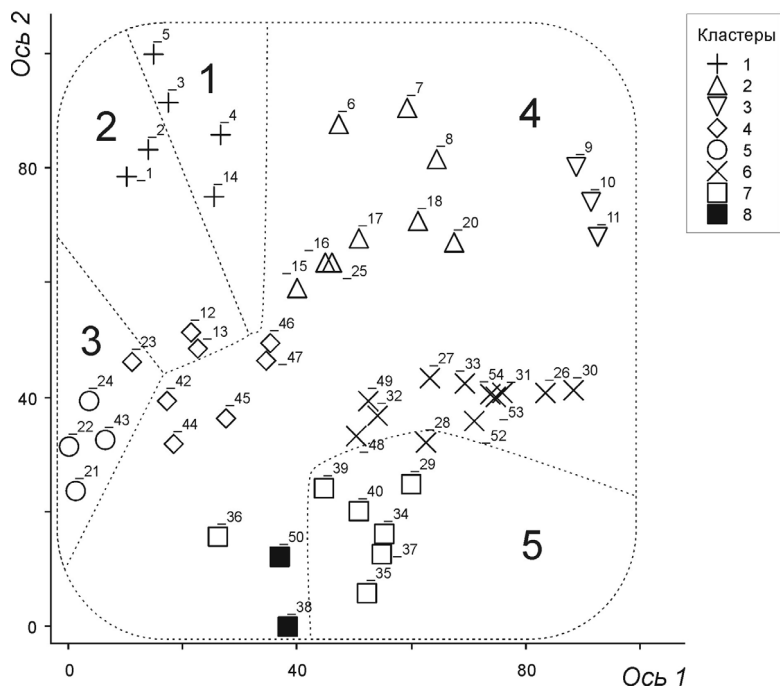


Рис. 5. Сопоставление групп ассоциаций тополого-экологической классификации и классов эколого-флористической классификации

Классы: 1 – *Oxycocco-Sphagnetea*; 2 – *Vaccinieta uliginosa*; 3 – *Alnetea glutinosae*; 4 – *Scheuchzerio-Caricetea nigrae*; 5 – *Phragmiti-Magnocaricet*

Названия ассоциаций см. в табл. 3

Разработанная тополого-экологическая классификация растительности болот Карелии является открытой, в нее могут включаться новые синтаксоны, пересматриваться их ранг. Расширение региона исследований позволит в дальнейшем уточнить ареалы ассоциаций и субассоциаций, при необходимости выделить географические варианты (расы) ассо-

циаций. Она удобна для решения научных и практических задач, так как многие ассоциации могут легко идентифицироваться уже в полевых условиях, что невозможно при эколого-флористическом методе. Большинство выделенных ассоциаций имеют обширные ареалы в пределах бореальной зоны Евразии, однако их видовой состав претерпевает некоторые изменения в различных регионах. Целый ряд ассоциаций и субассоциаций встречается только в Фенноскандии, что повышает природоохранную ценность болот с их наличием. Дальнейшие исследования болот Фенноскандии и Севера России способствуют накоплению знаний о разнообразии их растительного покрова, а обобщение данных позволит совершенствовать и расширять данную классификацию.

Заключение

Изучение и характеристика ценотического разнообразия растительного покрова болотных экосистем различных регионов России и прилегающих стран требуют еще больших усилий как по проведению наземных исследований на многих обширных «белых» пятнах, так и глубокой работы по разработке и уточнению синтаксономии болотных сообществ. Методы классификации могут использоваться разные, главное – представленность в публикациях результатов обработки материалов с полными таблицами.

ЛИТЕРАТУРА

- Александрова В.Д.* Классификация растительности. Л., 1969. 275 с.
- Белюсова Н.А.* Геоморфология и растительность болот южной части Онежско-Беломорского водораздела // Болота Карелии и пути их освоения. Петрозаводск, 1971. С. 37–50.
- Богдановская-Гиенэф И.Д.* Растительный покров верховых болот русской Прибалтики // Тр. Петергофского естеств.-научн. ин-та. 1928. № 5. С.265–372.
- Боч М.С.* О типе болотной растительности // Ботан. журн. 1974. Т. 59, № 8. С. 1093–1101.
- Боч М.С., Смагин В.А.* Флора и растительность болот Северо-Запада России и принципы их охраны. СПб, 1993. Вып. 7. 225 с.
- Брадис Е.М.* Принципы и основные единицы классификации болотной растительности // Учен. зап. Тартуск. ун-та. 1963. Вып. 145. С. 9–23.
- Булохов А.Д.* Синтаксономия и флористическое районирование // Ботанические исследования в азиатской России. Мат-лы XI съезда Русского ботанич. об-ва. Барнаул 2003. Т.2. С.317–319.
- Василевич В.И.* Доминантно-флористический подход к выделению растительных ассоциаций // Ботан. журн. 1995. Т. 80, № 6. С. 28–40.
- Вебер Х.Э., Моравец Я., Терция Ж.-П.* Международный кодекс фитосоциологической номенклатуры // Растительность России. 2005. № 7. С.3–39.

- Воробьев Д.В.* Типы лесов европейской части СССР. Киев, 1953.
- Галанина О.В.* Растительность сфагновых болот и ее картографирование на юго-западе таежной области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб, 2004. 26 с.
- Горохова В.В.* К вопросу классификации растительности болот Ярославской обл. // Вопросы классификации болотной растительности. СПб, 1993. С. 123–130.
- Дубына Д.В.* Классификация болотной растительности плавнево-литорального ландшафта Причерноморья // Вопросы классификации болотной растительности. СПб, 1993. С. 130–139.
- Ильинский А.П.* Растительность земного шара. М.; Л., 1937. 458 с.
- Ипатов В.С., Кирикова Л.А.* Фитоценология. СПб, 1997. 316 с.
- Коротков К.О.* Центральноевропейская система болот и некоторые итоги синтаксономического исследования болот СССР // Вопросы классификации болотной растительности. СПб, 1993. С. 41–54.
- Кузнецов О.Л.* Структура и динамика фаций аапа болот северной Карелии // Автореф. дис. канд. биол. наук. Петрозаводск, 1981. 22 с.
- Кузнецов О.Л.* Эколого-флористическая классификация сфагновых сообществ болот // Методы исследований болотных экосистем таежной зоны. Л., 1991. С. 4–24.
- Кузнецов О.Л.* Эколого-флористическая классификация растительности болот Республики Карелия // Проблемы ботаники на рубеже XX–XXI веков. Тезисы докл. СПб, 1998. Т. I. С. 271–272.
- Кузнецов О.Л.* Топо-экологическая классификация растительности болот Карелии // Динамика болотных экосистем северной Евразии в голоцене. Петрозаводск, 2000. С. 28–34.
- Кузнецов О.Л.* Использование эколого-фитоценологических групп видов при разработке классификации растительности болот Карелии // Вестник Томского университета, приложение № 2, сентябрь 2002. Томск, 2002. С. 111–115.
- Кузнецов О.Л.* Растительность болот // Разнообразие биоты Карелии: условия формирования, сообщества, виды. Петрозаводск, 2003. С. 61–68.
- Кузнецов О.Л.* Тополого-экологическая классификация растительности болот Карелии (омбротрофные и олиготрофные сообщества) // Биоразнообразие, динамика и ресурсы болотных экосистем Восточной Фенноскандии. Петрозаводск, 2005. Вып. 8. С. 15–46.
- Кузнецов О.Л.* Флора и растительность болот // Болотные экосистемы Севера Европы: разнообразие, динамика, углеродный баланс, ресурсы и охрана. Петрозаводск, 2006. С. 145–159.
- Кутенков С.А.* Классификация болотных лесов среднетаежной подзоны Карелии // Биоразнообразие, динамика и ресурсы болотных экосистем восточной Фенноскандии. Петрозаводск, 2005. Вып. 8. С. 47–64.
- Латишина Е.Д.* Болота юго-востока Западной Сибири (ботаническое разнообразие, история развития и динамика накопления углерода в голоцене) // Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Томск, 2004. 40с.
- Левина Ф.Я.* Еще раз о типе болотной растительности // Ботан. журн. 1975. Т. 60, № 79. С. 1347–1351.
- Лопатин В.Д.* Очерк растительности Гладкого болота // Учен. зап. ЛГУ, 1949. № 104. Сер. геогр. наук. Вып. 5. С. 152–174.

Лопатин В.Д. Принципы установления границ переходных болот по растительному покрову и задачи дальнейших исследований по диагностике типов болот по растительности // Основные принципы изучения болотных биогеоценозов. Л., 1972. С. 22–28.

Мазинг В.В. Принципы и единицы классификации растительности верховых болот // Уч. зап. Тартуского ун-та. 1958. Т. 64. С. 63–101.

Миркин Б.М. Современное состояние и тенденции развития классификации растительности методом Браун-Бланке // Итоги науки и техники. Сер. бот. 1989. Т. 9. 110 с.

Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Толковый словарь современной фитоценологии. М., 1983. 133 с.

Миркин Б.М., Соломещ А.И. Общее и частное при классификации растительности методом Браун-Бланке. // Вопросы классификации болотной растительности. СПб, 1993. С. 33–41.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И. Современная наука о растительности. М., 2000. 264 с.

Напреенко М.Г. Флора и растительность верховых болот Калининградской области: Автореф. дис... канд. биол. наук. Калининград, 2002. 24 с.

Нештаев В.Ю. Проект Всероссийского кодекса фитоценологической номенклатуры // Растительность России 2001. № 1. С. 62–70.

Нештаев Ю.Н. О некоторых задачах и методах классификации растительности // Растительность России. N 1. 2001. С.57–61.

Нештаев В.Ю., Потокин А.Ф., Томаева И.Ф. и др. Растительность, флора и почвы Верхне-Тазовского государственного заповедника. СПб, 2002. 154 с.

Нештаева В.Ю. Растительность полуострова Камчатка. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб, 2006. 62 с.

Прозоров Ю.С. Закономерности развития, классификация и использование болотных биогеоценозов. М., 1985. 208 с.

Пьявченко, Н.И. Лесное болотоведение. М., 1963. 192 с

Пьявченко Н.И. О типах болот и торфа в болотоведении // Основные принципы изучения болотных биогеоценозов. Л., 1972. С. 35–43.

Работнов Т.А. Фитоценология. М., 1978. 383 с.

Раменский Л.Г. О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель, геоботаники и экологии // Сов. ботаника. 1935. № 4. С. 25–42.

Самбук С.Г. Олиготрофныесфагновые сосновые леса на северо-западе европейской части СССР // Ботан. журн. 1987. Т. 72, № 11. С. 1523–1532.

Смагин В.А. Растительность мочажин, ерсеев и олиготрофных топей болот Европейского Севера России // Ботан. журн. 1999а. Т. 84, № 1. С. 104–116.

Смагин В.А. Растительность мезотрофных топей, мочажин аапа болот, ерсеев бугристых болот севера Европейской России // Ботан. журн. 1999б. Т. 84, № 7. С.80–96.

Смагин В.А. Ассоциации лесных болот класса *Vaccinietea uliginosi* на севере Европейской России // Ботан. журн. 2000а. Т. 85, № 3. С.83–94.

Смагин В.А. Растительность низинных осоковых болот севера Европейской России (в пределах таежной зоны) // Ботан. журн. 2000б. Т. 85, № 4. С.104–115.

Смагин В.А. О ряде растительных ассоциаций болот северной тайги // Ботан. журн. 2000в. Т. 85, № 10. С. 61–74.

Смагин В.А. Травяная и травяно-моховая растительность евтрофных болот таежной зоны европейской России и ее синтаксономия // Ботан. журн. 2004. Т. 89, № 8. С. 1302–1319.

Соломец А.И. Теоретические аспекты развития эколого-флористической классификации растительности (на примере системы высших единиц растительности России) // Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1994. 36 с.

Сукачев В.Н. Краткое руководство к исследованию типов лесов. М., 1927.

Тюремнов С.Н. Торфяные месторождения. М., 1976. 487 с. (Изд. 1 – 1940; изд. 2 – 1949.)

Федотов Ю.П. Болота заповедника «Брянский лес» и неруссо-деснянского полейся (флора и растительность). Брянск, 1999. 106 с.

Цинзерлинг Ю.Д. Растительность болот // Растительность СССР. М.; Л., 1938. Т.1. С. 355–428.

Шенников А.П. Принципы ботанической классификации лугов // Сов. ботаника. 1935. № 5. С. 35–49.

Шенников А.П. Луговая растительность СССР // Растительность СССР. М.; Л. Т. 1. 1938. С. 429–647.

Шенников А.П. О некоторых спорных вопросах классификации растительности // Ботан. журн. Т. 43, № 3. 1958. С. 1085–1092.

Юрковская Т. К. Краткий очерк растительности болот средней Карелии // Торфяные болота Карелии. Петрозаводск, 1959. С. 108–124.

Юрковская Т. К. Типы болот Лоухского района КАССР // Болота и заболоченные земли Карелии. Петрозаводск, 1964. С. 34–71.

Юрковская Т.К. Анализ некоторых сфагновых сообществ аапа болот Карелии // Ботан. журн. 1987. Т. 72, № 6. С. 782–793.

Юрковская Т.К. К характеристике сообществ с господством *Sphagnum fuscum* на аапа-болотах Карелии // Ботан. журн. 1988а. Т. 73, № 6. С.850–857.

Юрковская Т.К. География и картография растительности болот европейской части России и сопредельных территорий. СПб, 1992. 256 с.

Юрковская Т.К. Высшие единицы классификации растительности болот. // Ботан. журн. 1995. Т. 80. № 11. С. 28–33.

Юрковская Т.К., Елина Г.А. Картографический анализ болот северо-востока Карелии // Биоразнообразие, динамика и ресурсы болотных экосистем восточной Фенноскандии. 2005. Вып. 8. С. 6–14.

Booberg G. Gisselasmyren. En vaxtsociologisk och utvecklinghistorisk monographi overjamtiandsk kalkmyr // Norrlandskt Handbibliotek. № 12. 1930.329 s.

Dierssen K. Die wichtigsten Pflanzengesellschaften der Moore NW–Europas. Geneve, 1982. 382 s

Du Rietz G.E. Die Mineralbodenwasserzeigergrenze als Grundlage einer natürlichen Zweigliederung der nord- und mitteleuropaischen Moore. // Vegetatio, 1954. S. 5–6.

Eurola S., Hicks S., Kaakinen E. Key to Finnish mire types // European mires. London, 1984. P.11–117.

Galten L. Numerical analysis of mire vegetation at Asenmyra, Engerdal, Central Southern Norway and comparison with traditional Fennoscandian paludiecolgy // *Nord. J. Bot.*, 1987. № 7. P. 187–214.

Hill M. O., Gauch H.G. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique // *Vegetatio*. 1980. Vol. 42. P. 47–58.

Jeglum J.K. Definition of trophic classes in wooded peatlands by means of vegetation types and plant indicators // *Ann. Bot. Fennici*, 1991. V. 28. P. 175–192.

Kuznetsov O., Boychuk M. & Dyachkova T. Mire ecosystems and bryoflora of the proposed Kalevala National Park // *Regional Environmental Publications*. Oulu, 2000. N 158. P. 65–102.

Lindsay R., Riggall J., Burd F. The use of small scale surface pattern in the classification of British peatlands // *Aquilo*. 1985. Ser. Botanica. T. 21. P. 69–79.

Moen, A. 1985. Classification of mires for conservation purposes in Norway. // *Aquilo Ser. Bot.* 21. P. 95–100.

Moen, A. 1990. The plant cover of the boreal uplands of Central Norway. I. Vegetation ecology of Sølendet nature reserve; haymaking fens and birch woodlands. // *Gunneria* 63. P. 1–451.

Nordhagen R. Silkilisdajen og Norges fjellbeiter. En plantesociologisk monografi // *Bergens Mus. Scr.* 1943. Bd. 22. S. 1–607.

Osvald H. Die Vegetation des Hochmoores Komosse // *Ak. Abhandl. Sv. Vaxtsoc. Sallsk Handl.* Uppsala, 1923. Bd. I. 436 s.

Paal J. Eesti tairnkatte kasvukohatuupide klassifikatsioon. Tallinn, 1997. 297 s.

Paasio I. Über die Vegetation der Hochmoore Finnlands // *Acta Forest. Fennica*, 1933. 39(3). S. 1–210.

Paasio I. Zur pflanzensoziologischen Grundlage der Weissmoortypen // *Ibid.* 1941. B. 49. № 3. 84 s.

Pakarinen P. Numerical approaches to the classification of north Finnish mire vegetation // *Aquilo*. 1985. Ser. Botanica. T. 21. P. 11–116.

Pakarinen P. Classification of boreal mires in Finland and Scandinavia: A review // *Vegetatio*. 1995. V. 118. № 1–2. P. 29–30.

Pakarinen, P. & Ruuhijärvi, R. Ordination of northern Finnish peatland vegetation with factor analysis and reciprocal analysis. // *Annales Botanici Fennici*. 1978. 15. P. 147–157.

Pålsson L. (ed.). *Vegetationstyper i Norden*. Kopenhamn, 1994. 627 s.

Racey G.D., Harris A.G., Jeglum J.K., et al. Terrestrial and wetland ecosites of northwestern Ontario. Ontario, 1996. 94 p.

Ruuhijärvi R. Über die regionale Einteilung der nordfinnischen Moore // *Ann. Bot. Soc. Vanamo*. 1960. T. 31. № 1. P. 1–360.

Rybniček K. A central european approach to the classification of mire vegetation // *Aquilo. Ser. Bot.* 1985. T. 21. P. 19–31.

Sjörs H. Myrvegetation i Bergslagen. Uppsala, 1948. 299 p.

Waren H. Untersuchungen über Sphagnum-reiche Pflanzengesellschaften der Moore Finnlands // *Acta Soc. Fauna et Fl. Fenn.*, 1926. V. 55, N 8. 133 s.

ДИНАМИЧЕСКИЙ ПОДХОД В КЛАССИФИКАЦИИ ЛЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

В.Ю. Нешатаев

Санкт-Петербургская государственная лесотехническая академия
им. С.М.Кирова, val@vn1873.spb.edu

При хозяйственном использовании и вообще хозяйственных воздействиях на тот или иной биогеоценоз необходимо не упускать из виду его динамику, т.к. она наряду с другими свойствами биогеоценоза влияет на выбор, направление и интенсивность того или иного хозяйственного мероприятия.

В.Н. Сукачев

Предмет типологического анализа лесной растительности

- Изучение связей лесной растительности с условиями среды и внешними воздействиями.
- Систематизация знаний об этих связях в виде лесотипологических классификаций, основная область применения которых лесное хозяйство.

Методы типологического анализа

- Лесорастительное районирование.
- Ординация.
- Математическое моделирование.
- Классификация.
- Назначение классификаций лесной растительности как метода.
- Лаконичное объяснение природы лесных биогеоценозов и вырубок по их положению в системе.
- Генерация и проверка гипотез о закономерностях изменения в пространстве и во времени характеристик лесных биогеоценозов.
- Экстраполяция полученных знаний и выявленных закономерностей на объекты, сходные по положению в системе: всякое лесоводственное и лесохозяйственное исследование должно начинаться с привязки исследуемых объектов к имеющейся лесной типологии и заканчиваться указанием типологических единиц, для которых его результаты справедливы.

Задачи классификации лесной растительности как экологической основы проектирования лесохозяйственных мероприятий

Прогноз для каждого конкретного участка лесного биогеоценоза на основе его типологической принадлежности возможных состояний растительности, в особенности продуктивности и устойчивости древостоев как в процессе естественной динамики, так и при хозяйственном вмешательстве.

Выбор на основе этого прогноза (Сукачев, 1945):

- главной породы и целевого состава насаждений (древесных пород, выращивание которых в данных условиях наиболее целесообразно);
- способа мелиорации местообитания и оценка его возможной эффективности;
- способа восстановления леса после рубки;
- методов защиты леса от пожаров;
- возможных путей использования недревесной продукции леса;
- путей рекреационного и пастбищного использования леса;
- объектов особой охраны растений и животных.

Существующие направления в лесной типологии и классификации лесной растительности

Отличия основных направлений в лесной типологии и классификации лесной растительности (табл. 1) связаны с различной оценкой роли динамики растительности и значения экотопических факторов.

Таблица 1. Направления в лесной типологии и классификации лесной растительности

Характеристики классификаций	В. Н. Сукачев, И. С. Мелехов	J. Braun-Blanquet	Е. В. Алексеев, П. С. Потребняк, Д. В. Воробьев	A. Cajander	Б. А. Ивашевич, Б. П. Колесников, В. С. Илаглов	В. Н. Федорчук, С. П. Каразия
Вырубки и коренные леса относятся к одному типу лесорастительных условий (ЛРУ)	Нет	В зависимости от состава	Да	Да	Да	Да
Целевое назначение						
Лесохозяйственное	+	-	+	+	+	+
Фитоценотическое	+	+	-	+	+	+
Признаки, используемые для распознавания типов ЛРУ						
Климат	-	-	+	-	+	+
Рельеф	-	-	(+)	-	+	-

Мощность органических горизонтов почвы	–	–	–	–	–	+
Мощность гумусового горизонта	–	–	–	–	–	+
Гранулометрический состав почвы	–	–	(+)	-	+	+
Виды-индикаторы	+	+	+	+	+	+
Виды-доминанты живого напочвенного покрова	+	(+)	(+)	+	+	(+)
Виды-доминанты древесного яруса	+	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)
Синтаксоны						
Основные	Тип леса	Асс.	Тип ЛРУ=серия типов леса			
Низшие	Асс.	Вар.	Преобладающая порода+тип ЛРУ			

Недостатки большинства современных классификаций лесной растительности

- Недостаточный учет диагностических признаков производных типов леса и типов вырубок.
- Выделение излишних типов леса, слабо очерченных экологически и представляющих собой кратковременные фазы динамики одного и того же типа леса.
- Выделение типов по видам-доминантам живого напочвенного покрова с широкой экологической амплитудой.
- Объединение в один тип конвергирующих сообществ различных типов лесорастительных условий.
- Недоучет влияния почвообразующей породы (гранулометрического состава, наличия слоя торфа) на условия естественного возобновления деревьев после рубки, на вероятность возникновения лесного пожара, на степень трансформации местообитания после пожара.
- Выделение типа леса по классу бонитета древостоя без учета экологических свойств местообитания и растительности нижних ярусов.
- Однозначная привязка типа леса, выделенного по признакам растительности, к почвам определенного рода.
- Отсутствие количественных характеристик стабильных диагностических признаков типологических единиц, которые пригодны для их распознавания на всех этапах смен, и признаков, диагностирующих их отдельные возрастные фазы динамики.
- Отсутствие определителей и детальных описаний типологических единиц.

Эти недостатки приводят к существенным отрицательным последствиям (табл. 2).

Таблица 2. Характерные недостатки типологических классификаций и последствия ошибок при проектировании лесохозяйственных мероприятий без учета динамических потенций местообитаний

Возможности проектирования лесохозяйственных мероприятий	Характерные недостатки типологических классификаций	Последствия
Ошибки при выборе целевой породы (например, ель-сосна)	Не учитывается гранулометрический состав почвообразующих пород на нормально дренированных местообитаниях. Слабо учитывается потенциальное плодородие недостаточно дренированных местообитаний	Выход древесины на 30–40% меньше возможного
Недоучет площадей нуждающихся в реконструкции и ремонте осушительных систем	Отсутствие типов леса на давно и интенсивно осушенных торфах	Вторичное заболачивание и значительные потери древесины
Проектирование параметров осушительной сети невозможно	В диагнозах типов леса слабо дренированных местообитаний не заданы градации мощности торфа	Требуются дополнительные изыскания

Принципы динамического подхода к классификации лесной растительности

- Сходство местообитаний в пределах типа леса таково, что, несмотря на возможные смены доминантов за период лесовыращивания (80–120 лет), при отсутствии эндогенных изменений гидрологического режима и пожаров участок леса сохраняет свою принадлежность к одному и тому же синтаксону, характеризующемуся потенциальным типом леса.

- Одинаковое воздействие на биогеоценозы одного типа имеет одинаковые последствия при одинаковом режиме поступления зачатков растений.

Различия динамического и иных подходов к классификации лесной растительности показаны на примере конвергенции растительности после рубок лесов трех различных коренных типов леса южной тайги Северо-Запада РФ (рис. 1, 2). После рубки лесов этих типов обычно преобладает вейник лесной (*Calamagrostis arundinaceae*), а восстановление растительности после сплошной рубки идет в направлении исходного коренного типа. В соответствии с динамическим подходом следует выделить три типа вейниковой вырубki (рис. 1). Иные подходы могут предполагать выделение одного типа, характеризующегося преобладанием вейника (рис. 2).

<i>Piceetum nemoriherbosum</i>	→	<i>Betuletum nemoriherboso-calamagrostidosum</i>
<i>Piceetum myrtillosum</i>	→	<i>Betuletum myrtilloso-calamagrostidosum</i>
<i>Piceetum oxalidosum</i>	→	<i>Betuletum oxalidoso-calamagrostidosum</i>

Рис. 1. Схема сукцессии после рубок, соответствующая динамическому подходу

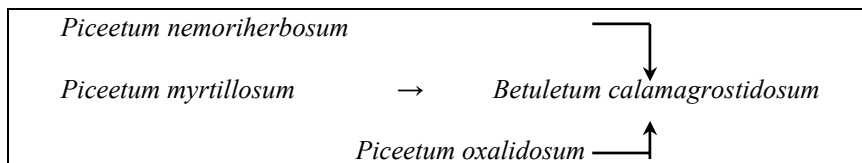


Рис. 2. Схема сукцессии после рубок, не отвечающая динамическому подходу

Динамические категории биогеоценозов и синтаксоны динамической классификации

В климаксовых биогеоценозах соотношение видов теоретически может сохраняться бесконечно при условии стабильности климата, гидрологического режима, отсутствии внешних катастрофических нарушений, инвазии аллохтонных видов. Основным признаком климаксового биогеоценоза является динамическое равновесие годовой продукции и годового расхода органического вещества.

Коренные биогеоценозы образованы аборигенными древесными породами и развиваются без воздействия (или слабом воздействии, сопоставимом с деятельностью средних и мелких млекопитающих, собирательство дикоросов, охота и т.п.) человека и катастрофических природных факторов в течение времени, сопоставимого с предельным биологическим возрастом этих пород (или превышающего этот возраст).

Условно-коренные биогеоценозы – климаксовые биогеоценозы на трансформированных человеком местообитаниях или с участием видов-интродуцентов.

Серийные биогеоценозы (сообщества) – это стадии сукцессии, не достигшие климакса. Заметим, что коренные биогеоценозы (сообщества) могут являться серийными, а климаксовые необязательно коренными. Например, коренные сосняки сфагновые представляют собой стадии образования биогеоценозов сфагновых болот, а абсолютно разновозрастной еловый лес на искусственно осушенном торфянике близок к состоянию климакса.

Производные – это серийные биогеоценозы (сообщества) после пожаров, антропогенных нарушений и мелиораций. Вслед за С.Я. Соколовым различают кратковременно производные и длительно производные биогеоценозы. Длительность существования первых – менее периода лесовыращивания хвойных пород (100–140 лет), вторых – более. Принятый интервал времени, в течение которого рассматривается процесс восстановления основных структурных и функциональных особенностей исходных коренных или длительнопроизводных типов леса, оправдан с хозяйственной точки зрения: за период, соизмеримый с временем жизни одного поколения древостоя, проявляются результаты большинства важнейших лесохозяйственных мероприятий; этот период удобен для долгосрочного лесохозяйственного планирования.

Субклимакс – длительнопроизводный биогеоценоз.

Диаспорический субклимакс – субклимакс, в котором восстановление коренной породы невозможно вследствие отсутствия источников ее семян.

Потенциальная – это климаксовая растительность, которая формируется при снятии воздействий рубок, пожаров, выпаса скота, рекреации, но при условии сохранения современного гидрологического режима, почвообразующей породы, атмосферного загрязнения и фауны.

Восстановленная – это коренная растительность, которая существовала бы к настоящему времени на данной территории при условии отсутствия антропогенных воздействий.

На местообитаниях, слабо трансформированных человеком, содержание этих понятий совпадает.

На местообитаниях, настолько сильно измененных человеком (например, в результате осушения, подтопления, подсыпки или снятия грунта и т.п.), что климаксовая растительность не соответствует восстановленной, потенциальная растительность соответствует условно-коренным сообществам.

В случае совпадения восстановленной и потенциальной растительности основной синтаксон динамической классификации (серия, цикл типов леса) объединяет коренной тип леса и кратковременнопроизводные типы леса, гарей и вырубков на его месте. Например, ельник кисличный на дренированных суглинках, вейниковые вырубки и молодяки разных пород на его месте В.Н. Федорчук с соавторами (2005) относит к серии типов леса КИСГ (кисличная на нормально дренированных суглинках и двухчленных наносах).

В случае трансформации местообитаний пожарами в такой степени, что восстановление растительности занимает время больше периода лесовыращивания, основной синтаксон динамической классификации объединяет длительнопроизводный тип леса и все кратковременнопроизводные типы

леса, гарей и вырубок на его месте. Например, полагая, что сосняки лишайниковые на дренированных песках формируются и существуют под влиянием периодических пожаров и могут сменяться зеленомошными ельниками за период времени больше 140 лет, В.Н. Федорчук с соавторами (2005) относит сосняки лишайниковые и вырубки на их месте к серии типов леса ЛШ (лишайниковая на сильно дренированных песках).

В случае лесов на интенсивно осушаемых торфяниках в один синтаксон объединяются тип условно-коренного потенциального биогеоценоза, стадии его формирования в ходе сукцессии под влиянием осушения, вырубки лесов условно-коренного типа и вырубки лесов, являющихся стадиями формирования условно-коренного типа (рис. 3).

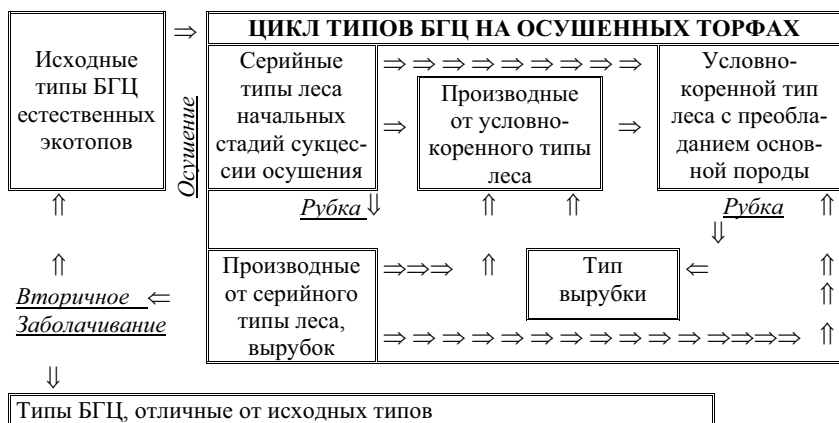


Рис. 3. Цикл (серия) типов биогеоценозов применительно к лесам на осушенных торфах. Стрелками показаны возможные направления смен

Предпосылки разработки комбинированного метода динамической типологии В.Н. Федорчука (СПбНИИЛХ)

- Г.Ф.Морозов

Целевой (прагматический) подход, использование почвенных показателей.

- В.Н.Сукачев

Системный биогеоценологический подход, методика типологического описания лесного биогеоценоза, значение динамики биогеоценозов при назначении лесохозяйственных мероприятий, понятие типа леса.

- Л.Г.Раменский

Индикация экологических режимов с помощью шкал, точный учет проективного покрытия, одновременный учет признаков почв и растительности перекрестным методом.

- Б.А. Ивашкевич, Б.П. Колесников

Динамическое понимание основного синтаксона.

- J. Braun-Blanquet

Табличная обработка геоботанических описаний, выделение характерных и дифференцирующих видов.

- E. Aichinger

Экологические группы видов.

- Е.В. Алексеев, П.С. Погребняк, Д.В. Воробьев

Использование видов-индикаторов, разработка определителей.

Опыт применения комбинированного метода на примере лесов северо-западных районов РФ (Федорчук и др., 2005)

Рассматриваемые ниже методы выделения и распознавания типов леса разработаны в Ленинградском (Санкт-Петербургском) НИИ лесного хозяйства (СПбНИИЛХ) В.Н. Федорчуком с сотрудниками (Федорчук, Дыренков, 1975; Федорчук, 1976 а, б; Нешатаев, Федорчук, 1989; Федорчук и др., 2005 и др.).

Основной типологической единицей классификации СПбНИИЛХ является серия (семейство) типов леса. Типы леса выделяют в соответствии с решениями I и II Всесоюзных лесотипологических совещаний (1951, 1973) по В.Н. Сукачеву в пределах серий по преобладающей древесной породе.

В основу разработки типологической классификации какого-либо региона могут быть положены комплексные описания пробных площадей, заложенных с учетом требования репрезентативности. На пробных площадях выполняют таксационное описание древесного яруса с инструментальным определением средних характеристик элементов леса (полноты, высоты, диаметра, возраста и др.), геоботаническое описание, определение мощности верхних почвенных горизонтов в 20 прикопках и описание почвенного разреза. Рекомендуется начинать изучение типов леса региона с коренных и близких к ним старовозрастных участков леса на ненарушенных местообитаниях. Производные биогеоценозы рекомендуется изучать после того, как разработана типологическая классификация коренных, длительнопроизводных и условно-коренных биогеоценозов.

Классификацию начинают с выделения вспомогательных классификационных единиц, *фитоценоотических (фитоценонов)* и *эдафических групп биогеоценозов*, сходных по экологическим критериям (Федорчук, Дыренков, 1975).

В одну фитоценоотическую группу методом табличной сортировки объединяют участки со сходным видовым составом одного лесорастительного или ландшафтного района. Экологическую однородность и своеобразие фитоценонов, выделенных с помощью групп дифференцирующих видов, контролируют, используя балльные оценки по таблицам Л.Г. Раменского. В.Н. Федорчук (1976а), показал, что совместное использование методов Браун-Бланке и Л.Г.Раменского позволяет выделять хорошо распознаваемые единицы растительности с помощью групп индикаторных видов.

В качестве критерия при выделении фитоценоотических групп используют и доминирование некоторых экологически показательных и устойчивых видов (например, сфагновых мхов или лишайников). На данном этапе осуществляется экологическая и динамическая оценка выделенных групп видов и фитоценонов с целью исключения из состава дифференцирующих видов, явно связанных с временными экологическими условиями, вызванными нарушениями (луговые, сорные, опущенно-полянны и т.п.).

В одну эдафическую группу объединяют участки биогеоценозов (их описания) со сходными показателями субстрата (глубокие пески, суглинки, глубокие торфа и т.п.) и морфологическими признаками почвы. Такие участки отбирают в процессе сортировки описаний этих признаков в каждом лесорастительном или ландшафтном районе. При этом выявляют коррелирующие друг с другом признаки, связанные с экологическими режимами местообитания. Выделенные эдафические группы в большинстве лесорастительных районов соответствуют типам лесных земель О.Г. Чертова (1981) или группам таких типов. В качестве разделительных признаков эдафических групп используют по возможности просто определяемые или измеряемые показатели (например, мощность лесной подстилки).

Выделение основных типологических единиц – *серий, или семейств типов леса*, на первом этапе сводится к получению совокупности описаний, которые однородны по признакам как растительности, так и местообитания. Для этого применяют специальную процедуру – составление и анализ перекрестной разделительной таблицы (Федорчук, Дыренков, 1975). По строкам таблицы размещают предварительно выделенные эдафические группы БГЦ, по столбцам – фитоценоотические группы. Элементами таблицы являются номера описаний соответствующих

эдафических и фитоценотических групп. Анализ и перестройка таблицы ведутся таким образом, чтобы добиться более полного соответствия указанных групп, уменьшить количество получившихся групп описаний при сохранении их однородности по увлажнению и активному богатству почвы (по шкалам Л.Г. Раменского), по продуктивности (классу бонитета) древостоев, по аналитическим показателям почвы, группам индикаторных видов. В окончательном варианте таблицы описания, расположенные в одной клетке, относят к одной серии типов леса. К моменту анализа перекрестной таблицы желательно иметь данные об устойчивости используемых признаков растительности и почвы при возрастных и восстановительных сменах лесов. К одной серии типов леса относят биогеоценозы, сходные по относительно устойчивым признакам, предположительно отражающим экологические режимы местообитания. При выделении серий типов леса учитывают распространённость в регионе того или иного сочетания групп сообществ и групп местообитаний. Очень редким сочетаниям, представленным единичными описаниями, не дают статуса серии типов леса до получения дополнительного материала. По мере накопления опыта обработки эмпирического материала процедуру анализа перекрестной таблицы заменяют непосредственным сопоставлением сводных таблиц, характеризующих фитоценотические и эдафические группы биогеоценозов.

Поскольку качество проведенной классификационной процедуры можно достаточно полно оценить только в процессе использования классификации, то на данном этапе такая оценка носит предварительный характер. Она сводится к определению однородности выделенных единиц по экологически значимым, относительно устойчивым и практически важным показателям биогеоценозов, представленных типологическими описаниями. Учитывают и степень различия предварительно выделенных единиц по этим же признакам. Важными показателями считают продуктивность древостоев определенного состава (оцениваемую по классу бонитета), его структуру и происхождение; экологически интерпретируемые признаки почв (мощность подстилки или торфа, гранулометрический состав почвообразующей породы и верхних горизонтов почвы, мощность гумусового горизонта, признаки оглеения в разных горизонтах, аналитические показатели и др.); сочетание выделенных групп видов растений; оценки по экологическим шкалам Л.Г. Раменского.

При анализе возрастной и восстановительной динамики лесов наиболее важным является ответ на вопрос о том, насколько существенны и устойчивы изменения параметров биогеоценозов исходных типов леса (условно-коренных или устойчивых производных) в производных экосистемах. Если в составе производных лесов присутствует материнская дре-

весная порода (необязательно преобладающая в древостое), а другие основные показатели существенно не отличаются от показателей биогеоценозов исходных типов леса, то такие производные леса относят к той же серии типов леса, что и коренные (или другие устойчивые) исходные леса. Если основные параметры производных лесов обнаруживают явную тенденцию восстанавливать в течение жизни одного поколения древесной породы значения показателей, характерных для исходного типа леса, то такие производные леса также объединяют с коренными (или устойчивыми производными) в одну серию. Указанные производные леса называют короткопроизводными. В том случае, когда восстановление основных параметров исходного типа леса можно на основании собранных данных считать маловероятным, выделяют особые типы длительнопроизводных лесов.

Важным свойством всех участков, отнесенных к одной серии типов леса, является сходная потенциальная продуктивность. Она достигается в течение жизни одного поколения лесообразующей породы в процессе возрастной и восстановительной динамики. Это создает основу для определения целевого состава древостоев путем сравнения участков леса, относящихся к одной серии типов леса, но имеющих древостои разного состава и строения.

Те показатели биогеоценозов одной серии типов леса, которые устойчивы в процессе возрастных и коротковосстановительных смен, отражают специфику экологических режимов условий местообитания данной серии. Они имеют большое значение при распознавании классификационных единиц: в связи с разнообразием существующих динамических состояний биогеоценозов такие стабильные признаки упрощают определение типологической принадлежности участков (отнесение их к серии типов леса).

Классификацию производных лесов, сформировавшихся под влиянием осушения лесных земель, проводят по вышеизложенной методике с учетом их динамики. Важной задачей типологической классификации лесов на осушенных местообитаниях является изучение динамики их состава во времени с целью установления направления смен исходных типов леса и болота и их связи с условно-коренными типами биогеоценозов.

Классификация таких сложных объектов, как лесные сообщества, без определителя подобна небоскребу без лифта. Составление определителя и его апробация в полевых условиях позволяет выявить и исправить недостатки в установлении отличительных признаков синтаксонов. Определитель формализует и конкретизирует систему распознавания типологических единиц, делает ее рациональной. Такой определитель составлен для лесов северо-западных районов РФ (Федорчук и др., 2005).

Рекомендации по стандартизации характеристик типологических единиц при их описании содержатся в Основных положениях по составлению региональных кадастров типов леса (см. Федорчук и др., 2005).

Преимственность и взаимная дополняемость классификационных подходов

В традициях русской геоботанической школы и типологического направления В.Н.Сукачева предусмотрено выделение двух «ортогональных» систем классификации лесных сообществ. Один из них основан на сходстве подчиненных ярусов (ассоциации – серии или циклы ассоциаций). Другой путь принимает во внимание доминирующий вид древесного яруса (ассоциации – формации – типы растительности). Правилами русской фитоценологической традиции, изложенными В.Ю. Нешатаевым (2001), предусмотрены наименования синтаксонов обеих систем. Фрагмент такого рода классификации приведен в табл. 3.

**Таблица 3. Распределение ассоциаций высокоствольных лесов
Верхне-Тазовского заповедника по циклам ассоциаций и
формациям фрагмент, по: Нешатаев и др., 2002)**

Цикл (серия) ассоциаций	Формация			
	Кедровники – <i>Pineta sibiricae</i>	Ельники – <i>Piceeta obovatae</i>	Сосняки – <i>Pineta sylvestris</i>	Березовые редколесья – <i>Parvo-Betuleta</i>
	Ассоциация			
Лишайниковый – <i>Cladinosa</i>	<i>Pinetum sibiricae cladinosum</i> (Sochava 1927) Nesh. et al. 2005	<i>Piceetum cladinosum</i> Regel 1923 em. Sambuk 1932	<i>Pinetum cladinosum</i> Sukachev 1912	<i>Parvo-Betuletum cladinosum</i> Nekrasova 1938

Заключение

- Динамический подход к классификации лесной растительности обладает целым рядом преимуществ по сравнению с другими и в наибольшей степени соответствует задачам лесного хозяйства.

- Это в первую очередь относится к разделению на уровне серий и циклов биогеоценозов, сходных по флористическому составу и видам доминантам, но отличающихся по своим динамическим потенциям.

- Согласно динамическому подходу конвергирующие растительные сообщества с одинаковыми доминантами живого напочвенного покрова, стремящиеся в ходе восстановительных смен к различным типам условно-коренного леса, следует относить к разным синтаксонам.

- Основным признаком, позволяющим дифференцировать конвергирующие синтаксоны, является наличие видов диагностических групп, устойчивых на различных фазах динамики, и стабильные показатели экотопа (гранулометрический состав и степень дренажа).

- Традиционно считавшиеся биологически равноценными местообитания на дренированных песках, суглинках и осушенных торфах являются таковыми только на заключительной стадии сукцессии, и поэтому физиономически сходные сообщества на разных субстратах следует относить по динамическому критерию к разным циклам ассоциаций.

- Динамический подход создает основу для определения целевого состава древостоев путем сравнения участков леса, относящихся к одной серии типов леса, но имеющих древостои разного состава и строения.

- Динамические критерии дают объективные основания для установления уровня экологического и флористического сходства при выделении лесных растительных ассоциаций и типов леса.

ЛИТЕРАТУРА

Нешатаев В.Ю. Проект Всероссийского Кодекса фитоценологической номенклатуры // Растительность России. 2001. № 1. С. 62–70.

Нешатаев В.Ю., Федорчук В.Н. Типы осушенных лесов и их происхождение // Динамическая типология леса. М., 1989. С. 178–192.

Растительность, флора и почвы Верхне-Тазовского государственного заповедника // Нешатаев В.Ю., Потокин А.Ф., Томаева И.Ф., Добрыш А.А. и др. // СПб, 2002. 164 с.

Сукачев В.Н. Типы лесов и типы лесорастительных условий. М., 1945. 36 с.

Федорчук В.Н. Совместное использование методов Браун-Бланке и Раменского для выделения экологически однородных групп лесных сообществ // Ботан. журн., 1976а. Т. 61. № 6, с. 859–868.

Федорчук В.Н. К методике выделения лесотипологических единиц с учетом возрастной и восстановительной динамики лесов. // Лесоведение. 1976б. № 2. С. 72–79.

Федорчук В.Н., Дыренков С.А. Выделение и распознавание типов леса. Методические указания. Л., 1975. 55 с.

Федорчук В.Н., Нешатаев В.Ю., Кузнецова М.Л. Лесные экосистемы северо-западных районов России. Типология, динамика, хозяйственные особенности. СПб, 2005. 382 с.

Чертков О.Г. Экология лесных земель (почвенно-экологическое исследование лесных местообитаний). Л., 1981. 192 с.

ДИНАМИКА КОРЕННЫХ ТАЕЖНЫХ ЛЕСОВ В ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ ПРИ ЕСТЕСТВЕННЫХ НАРУШЕНИЯХ

А.Н. Громцев

Карельский научный центр РАН, Институт леса, Петрозаводск
gromtsev@krc.karelia.ru

Введение

Коренные, или первобытные, леса постоянно находятся в состоянии спонтанных изменений – вторичных сукцессий при относительно стабильных климатических условиях. Глобальные тенденции динамики лесного покрова в голоцене в связи с изменениями климата в данном контексте не рассматриваются. Диапазон этих состояний изменяется в самых широких пределах – от относительно устойчивого динамического равновесия (климакса) до катастрофического распада под воздействием тотальных катастрофических природных явлений (пожары, ветровалы, массовые вспышки численности насекомых и др.) и последующего формирования пионерных растительных сообществ. В европейской части таежной зоны России эта динамика коренных лесов являлась одним из основных объектов внимания для нескольких поколений исследователей. Существует очень обширная специальная литература, в которой изложены результаты этой работы. Можно насчитать многие сотни публикаций фундаментального и прикладного планов, в которых рассматриваются различные аспекты спонтанной динамики таежных лесов. Во многих работах такая динамика рассматривается в связи с различного рода естественными нарушениями. В данной публикации сделана попытка сделать краткий обзор этих исследований.

Общие вопросы

Во второй половине XX века в России издан целый ряд монографий капитального плана, характеризующие структуру, производительность и спонтанную динамику лесного покрова (Воропанов, 1950; Левин, 1959; Казимиров, 1973; Зябченко; 1984, Дырников, 1984 и др.). В части из них также обсуждены вопросы антропогенной динамики лесов и ведения лесного хозяйства. В данных монографиях в той или иной мере упоминаются или обсуждаются различные аспекты спонтанной динамики коренных лесов в связи с различного рода естественными нарушениями. Впрочем, основная часть данных по этому поводу изложена в большой серии работ более частного или специализированного плана (в списке литературы

приведены только основные работы). Для более четкого изложения все анализируемые публикации целесообразно разделить по «фактору нарушения», в том числе применительно к различным компонентам и аспектам динамики лесных сообществ.

1. Лесные пожары

Роли лесных пожаров в естественной динамике лесного покрова посвящено не менее 90% всех анализируемых публикаций. Столь значительный интерес исследователей к указанной проблеме очевиден. Пожары являлись самым мощным экологическим фактором (среди других факторов нарушений), определяющим структуру и динамику первобытных лесов. К числу специальных изданий капитального и обобщающего планов можно отнести труды И.С. Мелехова (1947, 1948 и др.), А.А. Корчагина (1954), А.Д. Вакурова (1975) и др.

Встречаются и работы методического плана. Так, А.Г. Савченко (1987) предлагает целую систему принципов при организации изучения влияния пожаров на лес. В частности, он считает необходимым рассматривать пожары «...не только как причины пирогенной динамики лесов, но и как источника возможной пирогенной стабильности определенных типов лесных биогеоценозов» (с.31). Кроме того, выводы, полученные при исследовании пирогенной динамики лесных биогеоценозов на пожарных участках малых размеров, нельзя экстраполировать на крупные пожарные участки и наоборот.

Источники загораний. Этот вопрос является кардинальным в определении экологической роли лесных пожаров, поскольку с началом освоения таежных территорий человек становится главной причиной загораний. Во всяком случае это совершенно определенно можно утверждать для последних столетий, особенно в связи с распространением подсечно-го земледелия. Возникает вопрос: каковы источники естественных загораний, вызванных не человеком, а стихийными факторами? Результаты исследований позволяют утверждать, что в условиях европейской тайги это исключительно молнии. Существует большое количество публикаций, в которых анализируются источники загораний (Листов, Бородин, 1964; Федорчук, Овчинников, 1965; Листов, 1967; Вакуров, 1975; Курбатский, 1976; Нога, Тихонов, 1979; Столярчук, Белая, 1982 и многие другие). Впрочем, результаты этого анализа очень сильно отличаются. Так, по этим данным в европейской части таежной зоны России от 3 до 70% пожаров возникают от молний. Н.П. Курбатский (1976), анализируя механизм возникновения пожаров от молний, утверждает, что разветвленной молнией может поражаться целая группа деревьев.

Условия возникновения пожаров. В серии работ рассматриваются климатические и погодные условия возникновения пожаров. Таежная зона европейской части России, расположенная в основном севернее 59 параллели, входит в состав так называемого майско-июньского лесопожарного пояса, характерного для подзон северной и средней тайги (Мелехов, 1946). Продолжительность пожароопасного сезона от 90–100 дней в северной до 125–135 дней в южной части этого пояса. Максимум пожаров обычно наблюдается в июле. Наибольшее число пожаров происходит в наиболее засушливые годы. При определении вероятности возникновения пожаров основным показателем считается влажность воздуха, который определяет пожарное созревание горючих материалов (Курбатский, 1970). При расчетах и прогнозах пожарной опасности во внимание также принимаются температура воздуха, дефицит влажности и другие метеорологические факторы (Мелехов, 1939; Нестеров, 1940 и др.).

Частота и масштабы пожаров. По данным многочисленных исследований, частота пожаров значительно варьирует. Это определяется большим разнообразием ландшафтных условий на Европейском Севере России. Однако, на наш взгляд, целесообразно разделить пожары на локальные (в отдельных местообитаниях, например, в сосняках лишайниковых и брусничных) и тотальные (охватывающие обширные территории).

Исследователи отмечают, что в таежных лесах пожары охватывали площади до 30 тыс.га (Ткаченко, 1911). П.В. Воропанов (1950) считает, что «освобожденные от леса пространства создавались лесными пожарами, охватывающими в отдельные исторические эпохи колоссальные пространства» (с.110). По обобщенным автором литературным данным, большими засухами и пожарами отличались 1363–1372, 1518–1534, 1630–1646, 1717–1743 и 1826–1840 гг. В Архангельской области в сухих типах леса повторяемость пожаров в среднем один раз в 40–44 года, в более влажных в 64–68 лет, в ельниках в 130–200 лет (Мелехов, 1971). В центральной части северной Карелии «...беглые низовые пожары повторялись примерно один раз в 20–40 лет, а более устойчивые, отмеченные на всей территории района исследований, были 1–2 раза в столетие» (Зябченко, 1984. С. 65).

Виды пожаров. И.С. Мелеховым (1947) разработана классификация лесных пожаров, которая достаточно широко используется в России. Пожары разделены на низовые (напочвенные, подстильно-гумусовые, подлесно-кустарниковые и валежно-пневые), верховые (вершинные, повальные и ствольные) и подземные (торфяные). Статистические данные свидетельствуют о том, что на долю низовых приходится 76–86, верховых 16–24 и подземных – не более 0.1% от их общего числа.

По горимости (опасности возникновения пожаров) этот же автор разделил все лесные участки на 5 категорий (в порядке убывания) – от сухостойных лесов и буреломов до лиственных лесов. В России эта простая классификация достаточно широко используется на практике. В аналогичном плане автором классифицированы и гари (Мелехов, 1947). Выделены и описаны следующие виды горельников: 1) с уничтоженным древостоем; 2) сухостойные и валежные; 3) с жизнедеятельным древостоем: а) с незначительным (менее 10%) числом жизнедеятельных деревьев из первого яруса и полностью отмершими нижними ярусами, б) с более значительным (более 10%) числом жизнедеятельных деревьев и с совершенно отмершим нижним ярусом, в) с частичным отмиранием лишь подчиненных ярусов леса или даже полным сохранением их.

Ландшафтная обусловленность естественных пожарных режимов. Некоторые исследователи обращают внимание на необходимость анализа ландшафтных особенностей территории в связи с условиями возникновения и распространения пожаров. Они подчеркивают важность анализа территориальной компоновки лесных сообществ, обуславливающих потенциальную горимость лесных массивов (Колесников, 1985 и др.). Л.В. Кулешова (1981) отмечает, что «распространение и повторяемость пожаров определяется характером растительного покрова и режимом увлажнения территории ... эти показатели различны ... в соседних структурных подразделениях одного ландшафта» (с. 1542).

Другие считают, что соотношение площадей лесов различной горимости в связи с особенностями ландшафта определяет вероятность тех или иных естественных смен лесной растительности и определяется «оборотом огня» (Дыренок, 1968, 1984). Последнее означает, что на территориях с редкими пожарами смена сосняков елью успевает завершиться, а ельники достигают климаксового состояния (с абсолютно разновозрастной структурой). При более частом воздействии пожаров эндодинамические процессы периодически прерываются, сосновые леса восстанавливаются на гарях или очищаются от подроста и второго яруса ели. В таких лесных массивах преобладают относительно разновозрастные ельники, которые не успевают до очередного пожара достигнуть состояния климакса.

Оригинальное исследование ландшафтных закономерностей естественных пожарных режимов, сложившихся во второй половине голоцена, в 80-е гг. было проведено в Восточной Фенноскандии (Громцев, 1993, 2000; Gromtsev, 1996 и др.). Здесь также следует иметь в виду, что практически все исследователи для выявления закономерностей пожарного режима используют метод датировки пожарных шрамов на деревьях или, реже, архивные и исторические данные. Однако в первом случае ретро-

спективный анализ ограничивается 300–350 гг. (максимально возможным возрастом деревьев с пожарными шрамами), во втором носит общий характер (фиксируются только очень крупные пожары) без четкой привязки к определенным территориям и экотопам.

А.Н. Громцев использовал данные массовых стратиграфических анализов торфяных залежей на профилях, заложенных в различных типах географического ландшафта. В торфе фиксировались прослойки золы и углей. Далее по средней скорости накопления торфа проводилась их приблизительная датировка. В итоге было установлено, что в первобытных лесах в голоцене складывались самые различные варианты пожарного режима. Периодичность пожаров, захватывающих основную часть территории, в ландшафтах варьировала от 1–2 в тысячелетие до 1–2 в столетие (средняя площадь ландшафтного контура около 100 000 га). Автор утверждает, что все лесные сообщества, за редким исключением, представляют собой самые различные стадии пирогенных сукцессионных рядов. В этих же работах впервые проведено районирование крупного таежного региона по особенностям естественного пожарного режима в первобытных лесах.

Пожары и возобновление леса под пологом сосняков и на гарях. Этот вопрос исследован очень хорошо. Практически все исследователи считают пожары обязательным условием успешного естественного возобновления сосны. М.Е. Ткаченко (1929) утверждает, что в первобытных лесах после пожара бурная вспышка возобновления сосны происходит не только за счет семян от уцелевших деревьев. Это происходит и за счет семян, выпавших до пожара и сохранившихся в лесной подстилке. По данным В.И. Левина (1959), продолжительность заселения гарей сосной обычно не превышает 20 лет. В.Ф. Цветков (1968) выделяет несколько этапов возобновления под пологом сосняков лишайниковых и брусничных Кольского полуострова, пройденных пожаром. Автор отмечает успешное восстановление этих лесов после низовых пожаров. Так, в сосняке брусничном наиболее интенсивно возобновление происходит в период от 10–15 до 25–30 лет после пожара. Детальную характеристику возобновления под пологом сосновых лесов после низовых пожаров приводят и многие другие исследователи (Пушкина, 1938; Виликайнен и др., 1974; Зябченко, 1984 и др.). Они свидетельствуют о массовом возобновлении сосны в таких древостоях. В аналогичных сообществах без огневого воздействия численность подроста сравнительно небольшая.

Для возобновления гарей большое значение имеет видовой состав и степень отдаленности сохранившихся от огня участков леса и присутствия семенных деревьев или их групп (Корчагин, 1954). В целом практи-

чески все авторы отмечают успешное естественное восстановление сосняков после пожара, а также ельников через стадию лиственного леса.

Возобновление ели на гарях. Классической можно считать работу И.С. Мелехова (1944), где показаны различные схемы заселения гарей от сохранившихся логовых ельников. Это практически неуязвимые для пожаров лесные сообщества. Отсюда ель успешно поселяется как под пологом изреженных огнем сосняков, так и на открытых гарях, образовавшихся после повальных пожаров. Одновозрастные ельники на севере появляются в результате заселения елью гарей через смену пород или минуя ее. П.В. Воропанов (1950) предлагает схему возникновения ельников в период с 1372 по 1840 г. (на примере пробных площадей). И.И. Гусев (1978) также приводит различные варианты формирования ельников на открытых пространствах, появляющихся после пожаров. Автор утверждает, что «одновозрастные ельники сформировались на гарях с благоприятными лесорастительными условиями при наличии источников семян и защиты всходов от низких температур. Процесс заселения гари елью продолжается 20–40 лет.... Повторные пожары в одновозрастных древостоях приводят к их полной гибели и образованию второго одновозрастного поколения ели» (с. 43). Различные варианты разновозрастных ельников формируются в аналогичных условиях, но через смену лиственных пород елью. По данным массовых учетов А.А. Бахтина (1997), на гарях ель появляется через 1–3 года после пожара, а общий период возобновления колеблется от 6 до 40 лет. Впрочем, массовое возобновление в большинстве случаев происходит через 3–5 лет после пожара и длится в среднем 6–7 лет. Одновременно начинается возобновление лиственных пород и уже через 5–10 лет их численность достигает 30–50 тыс. экз./га и более. Лиственный полог создает благоприятные микроклиматические условия для выживания ели. По данным А.А. Корчагина (1954), на глинистых и суглинистых почвах всходы ели выживают только под пологом лиственных пород.

Отмечается и формирование чистых ельников в условиях захламленных гарей. Древесные остатки на открытых гарях оказывают защитное влияние, сходное с лиственным пологом (Мелехов, 1948). Очень важное значение имеет степень сгорания лесной подстилки. При увеличении мощности подстилки на 1 см в большинстве случаев количество всходов уменьшается в 2–3 раза (Молчанов, 1934). Однако при полном сгорании органического горизонта в условиях северотаежных низкогорных ландшафтов Мурманской области возможно и образование устойчивых послепожарных пустошей (Пушкина, 1938).

Естественные пожарные режимы и возрастная структура лесных сообществ. Возрастная структура сосняков в большой мере определялась пожарами (Валяев, 1968; Левин, 1959; Листов, 1980; Зябченко, 1984;

Gromtsev, 1999 и др.). Так, В.И. Левин (1959) провел широкое исследование динамики сосновых лесов Архангельской области и утверждает, что почти все без исключения обследованные сосняки (даже в заболоченных местообитаниях) послепожарного происхождения. То же замечает Б.П. Колесников (1985) для условий бассейна р. Вычегды: все участки сосновых лесов либо возникли на гари, либо неоднократно горели в течение своей жизни (некоторые 5–6 раз). Не продолжая более обзор этих работ, в самом кратком виде итоги исследований можно обобщить следующим образом (в версии А.Н. Громцева, 2000).

Сосняки. В ландшафтах с высокой частотой пожаров в зависимости от интенсивности пожара сосняки разрушались полностью или частично. На местах с полностью уничтоженным древостоем появлялось массовое возобновление этой породы и образовывался одновозрастный сосняк. В частично разрушенных огнем древостоях в образовавшихся прогалинах накапливался подрост сосны. Он постепенно внедрялся в первый ярус. По мере выпадения наиболее старых деревьев и появления после низовых пожаров новых генераций сосны (во вновь образовавшихся окнах) формировался абсолютно разновозрастный сосняк. Таким образом, в наиболее «горимых» ландшафтах был представлен спектр древостоев с самыми различными вариантами возрастной структуры – от абсолютно одновозрастной до абсолютно разновозрастной. Впрочем, в условиях таежной зоны европейской части России явно доминируют одновозрастные сосняки.

В ландшафтах с низкой частотой пожаров сосняки могли сформироваться исключительно в результате одновременного возобновления сосны на горях. Это были одновозрастные древостои, фрагментарно вкрапленные в обширные еловые массивы. Под пологом сосняков появлялся многочисленный подрост ели и происходила постепенная смена сосны елью. Так формировался монодоминантный еловый массив, разрушаемый только следующим повальным пожаром.

Разумеется, между этими крайними вариантами пирогенных сукцессионных рядов в сосновых лесах существовали и промежуточные, сочетающие признаки обоих. Однако эти крайние варианты представляли два основных тренда формирования возрастной структуры сосновых фитоценозов.

Ельники. Практически полностью уничтожаются пожаром на минеральных землях. На горях (обычно через стадию лиственного леса) формируются одновозрастные еловые древостои. Это поколение постепенно начинает распадаться после 200 лет. В образовавшихся прогалинах появляется подрост ели, постепенно внедряющийся в первый ярус. Процесс отпада старых деревьев и появления новых приобретает непрерывный ха-

рактически. К 400–500 годам после пожара он заканчивается формированием абсолютно разновозрастного (климаксового) ельника. Здесь процессы отпада и прироста уравновешены. В состоянии такого динамического равновесия ельник может находиться неопределенно долго.

Среди исследователей существуют неодинаковые оценки соотношения площади ельников с различной возрастной структурой или на разных стадиях послепожарных сукцессий. Очевидно, что в разных таежных регионах и географических ландшафтах европейской части России эта характеристика лесного покрова определяется продолжительностью беспожарного периода. Чем он продолжительнее, тем более широко распространены разновозрастные, в том числе климаксовые, ельники и наоборот. В последнем случае процесс формирования разновозрастной структуры елового сообщества прерывается очередным пожаром, и на гари вновь образуется одновозрастный древостой.

Пожары и взаимоотношения сосновой и еловой формаций. Очень многие исследователи обращаются к проблеме взаимоотношений лесообразующих пород в связи с пожарами. В России существуют три точки зрения на роль пожаров во взаимоотношениях между сосновой и еловой формациями.

Подавляющее большинство исследователей утверждает, что на минеральных землях существование сосняков в естественных условиях обеспечивается пожарами. Они периодически уничтожают еловые массивы и подрост ели под пологом сосновых древостоев и предотвращают неизбежную смену сосны елью (Валяев, 1971; Листов, 1980; Виликайнен и др., 1974; Зябченко, 1984, Колесников, 1985; Громцев, 2000 и др.). Как оригинально заметил И.С. Мелехов, «в тайге идет непрерывная "война" между сосновой и еловой ратью» (1944, 1980). В этой связи особо подчеркивается роль логовых ельников. Они практически не горят и выживают даже после тотальных пожаров. Это естественные противопожарные барьеры, ограничивающие стихийное распространение пожаров. Отсюда ель распространяется на окружающие гаревые территории.

Классик отечественного лесоводства Г.Ф. Морозов (1949) утверждал, что «...результаты смены прежде всего будут зависеть от почвенных и грунтовых условий» (с. 363). По сути, это означает, что определенные, обычно более благоприятные в лесорастительном отношении, почвы (глинистые, суглинистые и т.п.) всегда были и будут заняты теневыносливой елью. Другие местообитания, обычно менее благоприятные (песчаные и др.), заняты сосной. Впрочем, здесь же Г.Ф. Морозов признавал, что ему не известно, как возобновляется сосна в местах совместного произрастания с елью. Автор вынужден заметить, что в таежной зоне восстановление сосняков на месте вторичных ельников обеспечивают пожар,

буря или какое-нибудь другое нарушение. Однако к настоящему времени эта точка зрения, по крайней мере для условий таежной зоны России, не получила экспериментального подтверждения и не разделяется практически всеми исследователями. Более того, даже в лишайниковых борах ельники могут сменить сосняки, однако для этого потребуется несколько столетий беспожарного периода (Корчагин, 1954 и др.). Этого, впрочем, никогда не бывает в природе, поскольку в таких сообществах пожары случаются 1–2 раза в столетие.

Третью, весьма оригинальную позицию в этом вопросе занимал другой классик лесной науки – академик В.Н. Сукачев, считавший, что «...большинство сосновых ассоциаций не являются по существу коренными, а в известном смысле временными, наподобие березняков и осинников» (Сукачев, 1975, с. 239). Он утверждал, что благодаря пожарам антропогенного происхождения сосновые леса широко распространились на месте коренных ельников. «Без влияния человека сосна на севере занимала бы лишь места наиболее сухие и болота» (там же).

Очевидно, что все эти позиции определяются принципиальным отношением к роли огня и наличию данных о пожарных режимах в первобытных лесах. С одной стороны, пожары признаются естественным экологическим фактором, регулирующим взаимоотношения между сосновой и еловой формациями и контролирующим спонтанную динамику коренных лесов на подавляющей части минеральных земель. Эта точка зрения абсолютно доминирует среди исследователей и к настоящему времени получила широкое экспериментальное подтверждение. С другой стороны, можно признать, что пирогенный фактор является случайным. Однако в этом случае следует признать и то, что до антропогенного воздействия абсолютно подавляющая часть первобытной тайги не являлась таковой. Эта точка зрения не имеет оснований, поскольку к настоящему времени уже известно, что пожары были одним из ведущих экологических факторов и в доисторическую эпоху. Тайга представляла собой мозаику из лесных сообществ на различных стадиях пирогенных сукцессий.

Экологические последствия и роль пожаров целесообразно рассмотреть применительно к отдельным компонентам лесных сообществ.

Почвенный покров. Число исследований роли пожаров в данном аспекте ограничено. Ряд авторов отмечает процесс послепожарного разболачивания в результате выгорания гидрофильной растительности и выгорания торфяного горизонта (Мелехов, 1948; Колесников, 1985 и др.). На среднеобожженных супесчаных и суглинистых почвах отмечается улучшение роста сосны и ели, что связывают с усилением нитрификации (Сушкина, 1933 – по: Вакуров, 1975). Впрочем, при сильном обжигании почвы этот процесс подавляется. Вообще, степень влияния огня сильно

изменяется в зависимости от интенсивности пожара, механического состава почв, мощности лесной подстилки и других параметров. Так, на сухих песчаных почвах при сильных пожарах может происходить полное выгорание органики и образование горизонта из спекшихся минеральных частиц, непроницаемого для воды, воздуха и корней (Корчагин, 1954). На суглинистых почвах эти изменения могут быть малозаметны. В целом после пожаров изменяется и химический состав почвы, в частности, уменьшается кислотность вследствие сгорания органических кислот и освобождения оснований. Сведения о влиянии пожаров на почвенные микроорганизмы фрагментарны.

Живой напочвенный покров. И.С.Мелехов (1947) одним из первых дал краткий общий обзор последствий воздействия пожаров на нижние ярусы растительности. В нем приводятся данные о чувствительности и способности восстанавливаться отдельных видов после низовых пожаров. Аналогичные более детальные данные приводит А.А. Корчагин (1954). В частности, автор разделяет все виды на две группы: 1) временно обильно обитающие на пожарищах и 2) основные лесные виды, характерные для не тронутых пожаром лесов (разделением обеих групп на подгруппы). А.А. Корчагин (1954) предложил разделить процесс восстановления нижних ярусов растительности на горях на три типа: 1) с восстановлением видов на самых начальных стадиях заселения, доминирующих до пожара (брусничные гари); 2) с восстановлением этих же видов, но с явным доминированием какого-либо одного (вересковые гари); 3) с полной сменой видов (например, гари с иван-чаем).

В.В. Горшков и др. (1995) проследили восстановление нижних ярусов растительности в северотаежных сосняках лишайниковых Кольского полуострова при давности пожара от 0 до 210 лет. Авторы утверждают, что время полной стабилизации проективного покрытия и видовой структуры составляет 120–140 лет после пожара. В сосняках зеленомошных этот период – 60–90 лет (Горшков, 1995). Специфично развитие напочвенного покрова на горях различных типов среднетаежного ельника (Орлов, 1947). В частности, в первые несколько лет отмечается высокое обилие иван-чая.

В ряде работ анализируется состояние ягодных кустарничков. Так, отмечается более высокая урожайность черники после низовых пожаров (Лукин, 1984). Аналогичные данные для брусники приводит И.С. Мелехов (1947).

Древостои. И.С. Мелеховым (1948) подробно описаны типы огневых повреждений сосны, включая скорость зарастания пожарных шрамов, изменения прироста древесины, строения годичных колец и анатомии древесины и т.д. Характер и размер пожарных шрамов определяют долю по-

гибающих впоследствии деревьев. Огневые раны постепенно зарастают. Скорость зарастания варьирует от 1–2 до 200 лет, хотя полного исчезновения раны может и не наступить (Корчагин, 1954). Нередко можно обнаружить 300–350-летние сосны с совершенно четкими пожарными шрамами более 200-летней давности (Громцев, 2000).

Это не относится к ели и березе. Данные породы с тонкой корой и поверхностной корневой системой получают смертельные ожоги. Еловые и пихтовые леса даже после низовых пожаров обычно полностью погибают или превращаются в редины. В смешанных сосняках уже через несколько лет после пожара береза и ель полностью усыхают и эти древостои переходят в категорию чистых сосняков (Корчагин, 1954; Вялых, 1987 и др.).

В.Н. Коновалов и Б.А. Семенов (1990) отмечают, что в северотаежных сосняках лишайниковых после пожара «условно здоровые деревья в послепожарный период активизируют физиологические процессы, что ведет к увеличению прироста по диаметру в среднем на 20–25% ... при повреждении ствола огнем процессы обмена веществ у сосны и лиственницы нарушаются и не восстанавливаются даже через 8 лет после пожара». Однако в целом после пожаров наблюдается временное ухудшение прироста деревьев (Мелехов, 1948 и др.). Следует также заметить, что, с одной стороны, с возрастом ослабевает жизнеспособность дерева и его устойчивость к огневому воздействию (Корчагин, 1954), с другой – с возрастом сосна становится более устойчива к пожарам вследствие образования толстой коры, глубокой и мощной корневой системы.

Млекопитающие и птицы. Исследования в этом направлении единичны. Л.В. Кулешова и др. (1996) исследовали влияние лесных пожаров на почвенную мезофауну и птиц и рассчитали видовое богатство биоты на различных стадиях пирогенных сукцессий в заповеднике «Костомукшский» (Карелия). Эти же авторы утверждают, что сокращение числа пожаров в тайге резко ухудшает кормовые условия для лося и приводит к массовой откочевке животных (1981).

Насекомые. Данные о видовом составе и численности насекомых в связи с различными стадиями пирогенных сукцессий отсутствуют (устное сообщение Е.Б. Яковлева).

Грибы. Данные о видовом составе и численности дереворазрушающих грибов в связи с различными стадиями пирогенных сукцессий отсутствуют (устное сообщение В.И. Крутова).

2. Ветровалы и мозаика прогалин (окон)

Воздействие сильных ветров играет весьма значительную роль в спонтанной динамике коренных лесов. Принято различать собственно ветро-

вал (вываливание деревьев вместе с корнями) и ветролом (излом ствола). Наиболее крупной публикацией обобщающего плана об экологической роли ветровалов является одноименная работа Е.Б. Скворцовой с соавторами (1983). В данной монографии проанализирована и обширная специальная литература по этой проблеме.

Масштабы и экологическое значение ветровала. Авторы вышеуказанной монографии утверждают: «В эволюции лесных ландшафтов ветровал является одним из важных факторов нарушения лесных сообществ. В лесах происходят ветровалы различного масштаба и интенсивности» (с. 169). Они приводят конкретные данные, описывающие это явление в различных аспектах и для условий европейской части таежной зоны России. По этим данным, хвойные древостои подвергаются массовому ветровалу (на площади более половины гектара) при скорости ветра 20–25 м/с. Впрочем, это относительно редкое явление, повторяющееся в одном районе один раз в 150–300 лет. При меньшей скорости ветра происходят групповые или единичные вывалы преимущественно ослабленных деревьев. Это одна из форм завершения жизненного цикла деревьев-эдификаторов.

По данным Е.Б. Скворцовой с соавторами (1983), в каждом регионе постоянное соотношение площадей, занятых различными ветровальными участками, производными и коренными лесами различного возраста. Так, в коренных южнотаежных еловых лесах восстановление прогалин обычно идет через смену лиственными породами (рябину, березу). На месте вывала деревьев формируются специфические почвенные комплексы с микросукцессиями растительности на самых различных стадиях. Состав растительности здесь стабилизируется лишь через 80–100 лет, а полное ее восстановление и стирание ветровального микрорельефа лишь через 300–500 лет. Это явление создает мозаичность и увеличивает флористическое разнообразие фитоценоза, возрастное разнообразие ценопопуляций.

Проведенные расчеты показывают, что для полного перемешивания всей площади лесного биогеоценоза может потребоваться от 2–3 до 5 тыс. лет (Карпачевский и др., 1980). Каждая точка фитоценоза хотя бы один раз в период от 2 до 5 тыс. лет радикально изменяет почву и растительность при подобных нарушениях. Сделано подробное описание влияния вывалов на почвенный покров (Басевич, Дмитриев, 1979). Эти исследователи считают ветровал «мощным педотурбационным фактором».

Ветровал в коренных лесах различных таежных регионов европейской части России. По наблюдениям А.В. Пугачевского (1989), в Центрально-лесном заповеднике (южнотаежная подзона, Тверская область) в ельниках периодически происходит вывал деревьев. После ураганного ветра был поврежден весь лесной массив (в различных типах местообитаний ветровал и бурелом составил от 12 до 35% общего запаса). При этом повре-

ждаются преимущественно наиболее крупные деревья. Нарушения, связанные с воздействием ветра, почти не отмечены в избыточно увлажненных ельниках. Автор объясняет это малой парусностью небольших кроны ели. Последнему утверждению противоречат данные других исследователей. По их мнению, гибель еловых древостоев в результате ветровала и бурелома особенно интенсивно происходит в дренированных местообитаниях.

По мнению А.Б. Георгиевского (1995а,б), южнотаежные климаксовые ельники находятся в состоянии неустойчивого равновесия и в них постоянно идет отпад старых деревьев и разрушения под действием сильных ветров. В отдельные годы наблюдается массовый отпад (до 30%), причем наиболее подвержены ветровалу ельники в заболоченных местообитаниях. В еловых лесах присутствует прогалины на самых различных стадиях восстановления – от только что образовавшихся до полностью восстановившихся елью. В целом это своеобразный механизм, обеспечивающий постоянное омолаживание сообщества и поддерживающий разновозрастную структуру.

Исследования такой динамики с применением аэрофотоснимков 1981–1991 гг. проведены в массиве коренных среднетаежных ельников природного парка «Вепский лес» в Ленинградской области (Федорчук и др., 1998). Были установлены размеры окон, которые в среднем варьирует в пределах 0,015–0,06 га (в отдельных случаях до 0,144 га), а их площадь в массиве на дренированных почвах достигает 0,76%. Самые крупные прогалины (до 3 га) образовались после ураганных ветров. В образовавшихся окнах по количеству доминирует еловый подрост, сохранившийся после отпада деревьев первого яруса. Береза появляется сразу же после образования окна. Обычны рябина и незначительное присутствие осины. Авторы утверждают, что «периодическое повторение процессов интенсивного распада древостоев на значительной площади является причиной обычного состояния естественных массивов еловых лесов, когда в них преобладают не абсолютно разновозрастные, а относительно разновозрастные и условно одновозрастные древостои» (с. 51).

Наши наблюдения в самом крупном массиве коренных среднетаежных ельников на западе таежной зоны Евразии (Водлозерский национальный парк) привели к сходным выводам (Gromtsev, 1999). По последним данным (устное сообщение В.А. Ананьева), после ураганных ветров в мае 2000 г. на разных участках в южной части парка (район оз. Водлозеро) образовались участки сплошного ветровала общей площадью около 700 га. Очевидно, что спонтанное развитие коренных еловых лесов в режиме постоянного образования самых различных по размерам прогалин является типичным.

3. Эпизоотии и эпифитотии

В специальной литературе отсутствуют какие-либо сведения о заметных повреждениях грибами, бактериальными или вирусными инфекциями, также насекомыми массово коренных лесов, вызывающих существенные отклонения в их спонтанной динамике (Чертовской, 1978, Материалы инвентаризации ..., 1998 и др.).

Так, по данным обследований (Усков, 1959; Крутов, 1989 и др.), дереворазрушающие грибы обычно поселяются на отмирающих или ослабленных деревьях (например, с пожарными шрамами). Грибные заболевания могут быть весьма существенным фактором усыхания старых сосен. Это такие заболевания, как биатерелловый рак (*Biatorrella difformis*, раксерянка (*Cronartium flaccidium* и *Peridermium pini*)), а также стволовые гнили, вызванные сосновой губкой (*Phellinus pini*). Еловые древостои становятся более подвержены ветролому вследствие развития сердцевинных гнилей (*Onnia leporina*) в нижней части стволов. Разновозрастные ельники обычно повреждаются корневой губкой (*Fomes annosus* (*Fr Chc. Fomitopsis annosa* (*Fr.*) *Bond et Sing.*)).

По данным И.И. Гусева (1978), в условиях Архангельской области почти 40% поколения ели 261–300 лет поражено этим дереворазрушающим грибом. Это самые старые и крупные деревья. «Ель поражается корневой губкой куртинами, деревья усыхают или вываливаются с корнем, обнажая корни соседних деревьев и способствуя тем самым их заражению.... Образовавшаяся прогалина способствует более интенсивному размножению спор» (с. 125). По данным О.Н. Ежова (2000), в 1985 и 1990 г. в этом регионе отмечались массовые вспышки ржавчины хвой ели (*Chrysomyxa ledi* и *Chrysomyxa abietis*). Однако в целом можно утверждать, что повреждаются единичные деревья, которые доживают до среднестатистического возраста естественного отмирания.

По сведениям Е.Б. Яковлева (1996 и др.), среди насекомых есть виды стволовых вредителей, способные заселять жизнеспособные деревья и вызывать их гибель. Для сосны – это, в первую очередь жуки-короеды (*Tomicus piniperda*, *T. minor*, *Dendroctonus micans*) и златки (*Melanoplila suaneae*), для ели – короеды: типограф (*Ips typographus*) и гравер обыкновенный (*Pityogenes chalcographus*), а также усачи рода *Tetropium*. Но в Восточной Финноскандии вспышек массового размножения этих насекомых не зафиксировано. Такие вспышки, приводящие к ослаблению, но не усыханию хвойных древостоев, могут давать только хвоелистогрызущие насекомые. Среди них наиболее заметную роль играют сосновые пилильщики (*Diprion pini* и *Neodiprion sertifer*), бабочки: сосновая пяденица (*Bupalus piniarius*) и сосновая совка (*Panolis flammea*). Однако при обследовании

довании лесов данного региона не выявлено энтомоинвазий (Yakovlev et al., 2000). Несмотря на высокий возраст обследованных лесов, отсутствие ухода, частые пожары и сравнительно высокую численность потенциально вредоносных видов, стволовыми вредителями заселяются, как правило, мертвые и усыхающие деревья, погибшие от других причин.

Имеются отрывочные данные о появлении очагов рыжего соснового пилильщика (*Neodiprion sertifer*) и зеленого елово-лиственничного хермеса (*Chermes (Adelges) viridis*) в Архангельской области (Ежов, 2000). Однако автор не приводит никаких свидетельств существенного отпада деревьев на таких участках.

Другие факторы нарушений

В специальной литературе имеются отдельные сведения о разрушающем влиянии аномальных отклонений в погодных условиях на лесные сообщества. Так, в годы засух периода 1870–1970-х гг. отмечалось массовое усыхание деревьев в еловых лесах Русской равнины, даже произрастающих в условиях климатического оптимума (Маслов, 1972 и др.). Впрочем, периодическое усыхание ели зафиксировано только в пределах зоны хвойно-широколиственных (смешанных) лесов. На южных границах таежной зоны отмечены лишь единичные и, по мнению автора, не вполне достоверные случаи.

Водный стресс, как фактор элиминации взрослых деревьев в заболоченных местообитаниях, может проявляться в годы с повышенным количеством осадков (Абражко, 1988). Однако вероятность сочетания лет с высоким количеством осадков крайне низка. Следов таких катастрофических распадков, по данным исследований, не обнаружено, в том числе при анализе литературных данных (Пугачевский, 1989). Отмечается и отпад от снеголома, но масштабы этого явления незначительны и в разновозрастных коренных лесах не выходят за рамки 2–3% от общего числа деревьев.

Заключение

В заключение краткого обзора специальной литературы целесообразно оценить степень изученности динамики коренных таежных лесов в связи с различного рода естественными нарушениями.

Можно утверждать, что в европейской части таежной зоны России проведены широкомасштабные исследования пожаров в самых различных аспектах. Однако в таежных регионах европейской части России (кроме Карелии) отсутствуют данные о пожарных режимах в первобыт-

ных лесах в отдаленной ретроспективе (за пределами 500 лет). Это связано с необходимостью применения новейших методов обнаружения и датировки следов пожара. В частности, наиболее перспективным является фиксация и определение возраста (радиоуглеродный анализ) прослоек золы и углей в торфяных залежах и верхних почвенных горизонтах. По сути, это единственный метод, который позволил бы получить представление о закономерностях естественных пожарных режимов и роли пирогенного фактора в динамике таежных экосистем в голоцене.

До настоящего времени не проведены комплексные исследования экологической роли пожаров. Не оценены последствия их исключения из жизни лесных экосистем. В первую очередь это относится к роли пирогенного фактора в почвообразовательном процессе и динамике фаунистических комплексов. Очень мало или почти нет данных об изменении структуры почвенного покрова, населения почвенных организмов, млекопитающих, птиц, насекомых и т.д. на различных стадиях циклических пирогенных сукцессий. Эта проблема имеет важное научное и практическое значение. Очевидно, что сохранение первобытных таежных ландшафтов в пределах охраняемых территорий возможно только в случае поддержания естественных пожарных режимов, сложившихся в последние тысячелетия. Необходимо оценить, в какой мере и как следует допускать пожары естественного происхождения на заповедных территориях, чтобы сохранить их как вечные эталоны спонтанно развивающейся первобытной тайги.

Сведения о ГЭП-динамике в массивах коренных лесов в связи с ветровалами пока фрагментарны. Не построены сукцессионные ряды растительных группировок, формирующихся на прогалинах в различных лесных массивах.

В итоге представляется, что кардинальной задачей в современный период является проведение комплексных исследований динамики массивов коренных лесов в режиме различного рода естественных нарушений (на охраняемых территориях). Их целью является создание общей концепции и различных моделей существования таежных экосистем в условиях периодически повторяющихся природных катастрофических воздействий.

ЛИТЕРАТУРА

- Абражко В.И.* Водный стресс в сообществах еловых лесов при избыточном увлажнении // Ботан. журн. 1988. Т. 73, № 5. С. 709–716.
- Бахтин А.А.* Формирование листовенно-еловых древостоев на гарях Архангельской области // Флора Севера и растительные ресурсы европейской части СССР. Архангельск, 1997. С. 81–83.

Басевич В.Ф., Дмитриев Е.А. Влияние вывалов деревьев на почвенный покров // Почвоведение. 1979. № 9. С. 134–142.

Вакуров А.Д. Лесные пожары на Севере. М., 1975. 100 с.

Валяев В.Н. Возрастная структура сосновых лесов Карелии // Лесоведение. 1968. № 6. С. 36–41.

Валяев В.Н. Смена сосны елью в Карелии и ее проблемы // Лесоведение. 1971. № 1. С. 3–11.

Виликайнен М.И., Зябченко С.С., Иванчиков А.А. Сосновые леса Карелии и повышение их продуктивности. Петрозаводск, 1974. 256 с.

Воропанов П.В. Ельники Севера. М.; Л., 1950. 180 с.

Вялых Н.И. Устойчивость еловых и сосновых биогеоценозов к низовым пожарам в лесах Севера // Флора Севера и растит. ресурсы европейской части СССР. Архангельск, 1987. С. 81–83.

Георгиевский А.Б. Динамика растительности окон в ельниках черничных южной тайги // Ботан. журн. 1995а. № 4. С. 8–19.

Георгиевский А.Б. Закономерность процессов распада и восстановления в коренных еловых лесах Центрально-лесного заповедника // Проблемы изучения и охраны заповедных природных комплексов. Воронеж, 1995. С. 146–148.

Горшков В.В. Послепожарное восстановление мохово-лишайникового яруса в сосновых лесах Кольского полуострова // Экология. 1995б. № 3. С. 179–183.

Горшков В.В., Баккал И.Ю., Ставрова Н.И. Восстановление нижних ярусов сосновых лесов Кольского полуострова после пожаров // Ботан. журн. 1995. Т. 80. № 5. С. 35–46.

Громцев А.Н. Ландшафтные закономерности структуры и динамики среднетаежных сосновых лесов Карелии. Петрозаводск, 1993. 156 с.

Громцев А.Н. Ландшафтная экология таежных лесов: теоретические и прикладные аспекты. Петрозаводск, 2000. 160с.

Гусев И.И. Продуктивность ельников Севера. Л., 1978. 232 с.

Дыренков С.А. О смене сосны елью на Вепсовской возвышенности // Лесоведение. 1968. № 5. С. 12–23.

Дыренков С.А. Структура и динамика таежных ельников. Л., 1984. 174 с.

Ежов О.Н. Санитарное состояние лесов Архангельской области // Лесоводство Севера на рубеже столетий. Материалы международной конференции. Архангельск, 2000. С. 202–204.

Зябченко С.С. Сосновые леса Европейского Севера. Л., 1984. 248 с.

Казмиров Н.И. Ельники Карелии. Л., 1973. 140с.

Карпачевский Л.О., Холопова Л.Б., Просвирина А.П. О динамике строения почвенного покрова в лесных биогеоценозах. // Почвоведение. 1980. № 5. С. 40–49.

Колесников Б.П. Лесная растительность юго-восточной части бассейна Выгчуды. Л., 1985. 215 с.

Корчагин А.А. Влияние пожаров на растительность и восстановление ее после пожара на европейском Севере // Тр. БИН. Серия III. 1954. Вып. 9. С. 75–149.

Коновалов В.Н., Семенов Б.А. Влияние пожаров на физиологическое состояние древостоев Крайнего Севера // Проблемы лесоведения и лесной экологии. Минск, 1990. С. 156–158.

Крутов В.И. Система лесозащитных мероприятий в сосняках Карелии // Система лесохозяйственных мероприятий в сосновых лесах Карелии. Петрозаводск, 1989. С. 90–101.

Кулешова Л.В. Экологические и зоогеографические аспекты воздействия пожаров на лесных птиц и млекопитающих // Зоол. журн. 1981. Т. LX, вып. 10. С. 1542–1552.

Кулешова Л.В. и др. Комплексный анализ послепожарных сукцессий в лесах Костомукшского заповедника // Бюл. Московского общества испытателей природы. Отд. биол. 1996. Т. 101. № 4. С. 3–15.

Курбатский Н.П. Исследование количества и свойств лесных горючих материалов // Вопросы лесной пирологии. Красноярск, 1970.

Курбатский Н.П. О механизме возникновения лесных пожаров от молний // Лесоведение. 1976. № 3. С. 95–98.

Левин В.И. Результаты исследования динамики сосновых насаждений Архангельской области. Архангельск, 1959. 132 с.

Листов А.А., Бородин Ю.С. Лесные пожары в Архангельской области // Лесное хозяйство. 1964. № 9. С. 56–60.

Листов А.А. Лесные пожары от гроз в лесах Севера // Лесное хозяйство. 1967. № 5. С. 38–40.

Листов А.А. Формирование возрастной структуры древостоев в лишайниковых борах Европейского Севера // Лесное хозяйство. 1980. № 8. С. 25–29.

Лукин И.Н. Влияние пала на продуктивность черники // Материалы отчетной сессии по итогам НИР за 1983 год. Архангельск, 1984. С. 84–85.

Маслов А.Д. Усыхание еловых лесов от засух на европейской территории СССР // Лесоведение. 1972. № 6. С. 77–87.

Материалы инвентаризации природных комплексов и экологическое обоснование национального парка «Калевальский» Петрозаводск, 1998. 44 с.

Мелехов И.С. Опыт изучения пожаров в лесах Севера. Архангельск, 1939.

Мелехов И.С. О взаимоотношениях между сосной и елью в связи с пожарами в лесах европейского Севера // Ботан. журн. 1944. № 4. С. 131–135.

Мелехов И.С. Сезоны лесных пожаров и построение географической схемы лесопожарных поясов. // Труды Архангельского лесотехнического Института. Архангельск, 1946. Вып. 8.

Мелехов И.С. Природа леса и лесные пожары. Архангельск, 1947. 60 с.

Мелехов И.С. Влияние пожаров на лес. М.; Л., 1948. 126 с.

Мелехов И.С. О закономерностях в периодичности горимости лесов // Сборник работ по лесному хозяйству и лесохимии. Архангельск, 1971.

Мелехов И.С. Лесоведение. М., 1980. 408 с.

Морозов Г.Ф. Учение о лесе. М.; Л., 1949. 456 с.

Молчанов А.А. Естественное лесовозобновление на гарях // Лесное хозяйство и лесозексплуатация. 1934. 7–8.

Нестеров В.Г. Руководство по составлению планов противопожарного устройства лесхозов. М., 1940.

Нога Л.Г., Тихонов В.В. О возникновении лесных пожаров от гроз // Лесное хозяйство. 1979. № 6. С. 58–59.

Орлов Ф.Б. Об изменении живого напочвенного покрова на гарях. // Труды Архангельского лесотехнического института. Архангельск, 1947. Вып. 9.

Пугачевский А.В. Отпад и распады в спонтанной динамике сообществ еловых лесов Центрально-лесного заповедника // Популяционные исследования растений в заповедниках. М., 1989. С. 33–46.

Пушкина Н.М. Растительность сосновых гарей Лапландского заповедника // Труды Лапландского заповедника. 1938. Вып. 1.

Савченко А.Г. Методологические аспекты изучения влияния пожаров на лес // Лесн. журн. 1987. № 4. С. 27–31.

Сворцова Е.Б., Уланова Н.Г., Басевич В.Ф. Экологическая роль ветровалов. М., 1983. 122 с.

Столярчук Л.В., Белая А.Ю. Сухие грозы и лесные пожары // Лесное хозяйство. 1982. № 7. С. 49–50.

Сукачев В.Н. Избр. труды. Проблемы фитоценологии. Л., 1975. Т. 3. 544 с.

Ткаченко М.Е. Леса Севера. СПб, 1911. 91 с.

Ткаченко М.Е. Первобытные и выборочные леса Севера. // Лесовод. № 10–11. Отдельный оттиск. 1929. 4 с.

Усков С.П. Фауна еловых и сосновых древостоев различных типов леса в Карельской АССР // Труды Карельского филиала Академии Наук СССР. Петрозаводск, 1959. Вып. 9. С. 181–205.

Федорчук С.В., Овчинников А.В. Точнее устанавливать причины возникновения лесных пожаров // Лесное хоз-во. 1965. № 11. С. 59–60.

Федорчук В.Н., Кузнецова М.Л., Андреева А.А., Моисеев Д.В. Резерват «Вепский лес». Лесоводственные исследования. СПб, 1998. 208 с.

Цветков В.Ф. О связи возобновления сосны с лесными пожарами в сосняках Кольского полуострова // Лесной журнал. 1968. № 6. С. 37–40.

Чертовской В.Г. Еловые леса европейской части СССР. М., 1978. 176 с.

Яковлев Е.Б. К характеристике комплексов ксилофитных жесткокрылых (Coleoptera) в лесах Карелии, не подвергавшихся лесоводственному уходу // Проблемы антропогенной трансформации лесных биогеоценозов Карелии. Петрозаводск, 1996. С.139–166.

Gromtsev A.N. Retrospective analysis of natural fire regimes in landscapes of eastern Fennoscandia and problems of their antropogenic transformation // Fire in ecosystems of boreal Eurasia. Dordrecht–Boston–London, 1996. P. 45–54.

Gromtsev A.N. Primeval forests in Karelia: present state and protection prospects // Primeval forests in the European taiga zone: the present state and conservation problems. Petrozavodsk, 1999. P. 11–15.

Yakovlev E., Scherbakov A., Polevoi & Humala A. Insect fauna of the Paanajarvi national Park and proposed Kalevala National Park with particular emphasis on saproxylic Coleoptera, Diptera and Hymenoptera // Biodiversity of old-growth forests and its conservation in north-west Russia. Oulu, 2000. P. 103–158.

ПОПУЛЯЦИОННАЯ КОНЦЕПЦИЯ В ФИТОЦЕНОЛОГИИ И ПРОБЛЕМА СУКЦЕССИЙ И КЛИМАКСА

О.В. Смирнова*, Н.А. Торопова**

*Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Москва
ovs@cepl.rssi.ru

**Международный независимый эколого-политологический университет
Каф. биоэкологии, Москва
ov.smirnova@mtu-net.ru

До недавнего времени попытки сохранить исчезающие остатки природных сообществ, с одной стороны, и необходимость удовлетворять растущие потребности в ресурсах, с другой – рассматривались как альтернативные подходы в общении с природой. В настоящее время достаточно четко видна тенденция их сближения. В результате возникают представления о необходимости максимального использования природных закономерностей в воспроизводстве ресурсов, следствием чего может быть решение задач поддержания максимально возможного уровня биологического разнообразия (Colle, Landers, 1996; Everett, Lehmkuhl, 1996). Основой для создания новых подходов могут стать формирующиеся в настоящее время представления о популяционной организации растительного и биоценоотического покрова в целом применительно к биомам разных типов.

Цель статьи – на основе анализа литературы показать возможности использования интегральных представлений популяционной биологии для разработки непротиворечивой концепции сукцессий и климакса.

Интегральные представления популяционной биологии

Формирование представлений о структуре и динамике фитоценозов, а затем и биогеоценозов является приоритетным для отечественной науки (Морозов, 1930; Сукачев, 1945, 1955; Дылис, 1978). Одновременно с развитием фитоценологии в ее недрах появился раздел демографии растений, где была сформулирована задача исследования фитоценоза как системы взаимодействующих популяций (Работнов, 1950, 1964; Уранов, 1975; Ценопопуляции растений, 1976, 1977, 1988). Отличительной особенностью отечественной демографии является сочетание глубокого исследования морфологии, биологии и экологии большинства компонентов фитоценозов с разработкой универсальных методов оценки онтогенетической и пространственной структуры популяций и с построением иерархий популяционных единиц (Gatzuk et al., 1980; Shorina, Smirnova, 1985; Смирнова, 1987; Заугольнова, 1994).

В популяционной литературе существуют разные подходы при формировании понятия элементарной единицы. Эколого-ландшафтный подход основан на неоднородности ландшафта и специфике экологических требований вида. В его рамках выделяют экологические, ценоотические и ландшафтные популяции (Наумов, 1955; Корчагин, 1964; Работнов, 1964; Подгорный, 1988). Генетико-фенетический подход базируется на процессах переноса генетического материала и наличии изоляционных барьеров для обмена (Завадский, 1968; Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Яблоков, Ларина, 1985). Исследователи выделяют панмиктическую, локальную и менделевскую популяции. Демографический подход исходит из представлений о процессах воспроизводства видового населения или формирования устойчивых потоков поколений (Смирнова и др., 1993; Смирнова, 1998). Этот подход весьма плодотворен для решения общих проблем фитоценологии и биогеоценологии.

Демографический подход сначала был предложен при изучении популяций животных (Жизнеспособность популяций, 1989), а затем – растений (Смирнова и др., 1993). В популяционной биологии растений обоснована возможность выделения элементарной популяции или элементарной демографической единицы. Она охарактеризована: 1) временем жизни одного поколения (длительностью онтогенеза особи); 2) минимальным пространством, необходимым для устойчивого потока поколений; 3) специфической (экологической по: Ю.Одум, 1975) плотностью (числом или массой особей в чистой заросли, приходящихся на единицу площади или объема); 4) специфическим размещением в пространстве: популяционный узор или популяционная мозаика (Whittaker, 1953; Whittaker, Lewin, 1977). Как показывает анализ литературы, эти показатели видоспецифичны и применимы к элементарным популяциям растений и животных, причем количественные значения названных свойств в обеих группах отличаются на порядки (Смирнова и др., 1990; Восточноевропейские..., 1994; Смирнова, 1998; Восточноевропейские леса..., 2004). Это огромное разнообразие количественных значений перечисленных свойств приводит к тому, что элементарные популяции разных видов образуют континуальный, т.е. непрерывный в пространстве и времени живой покров.

Непрерывное условие устойчивого существования элементарных популяций – постоянные потоки поколений. На конкретных участках поверхности Земли эти потоки поколений разных видов, образующих трофическую структуру биогеоценоза, то более, то менее жестко организуются популяционной жизнью эдификаторов (автотрофов или гетеротрофов) и/или режимом экотопа. Если популяционная жизнь одного или нескольких видов-эдификаторов (растений и/или животных) определяет возможность существования

подчиненных видов разных трофических групп на конкретной территории, эту совокупность популяционных единиц можно рассматривать как элементарную единицу биогеоценотического покрова, т.е. биогеоценоз. Следовательно, популяционная жизнь эдификатора может быть основным системообразующим фактором в биогеоценозах. Если же эдификаторы отсутствуют, а популяционная жизнь остальных видов регулируется режимом экотопа, то их совокупность целесообразно рассматривать как экотопически обусловленную группировку. Несомненно, между этими вариантами организации популяционной жизни биоты существуют постепенные переходы, поэтому решение об их разграничении принимается на основе консенсуса (Миркин, Наумова, 1998).

В допопуляционный период развития фитоценологии (Braun-Blanquet, Ravillard, 1925; Сукачев, 1975) были разработаны представления о видах-эдификаторах (строителях сообществ) и ассектаторах (подчиненных видах). В экологии и популяционной биологии им соответствуют представления о видах *R*- или *K*-стратегий (Пианка, 1981); о видах *S*-стратегий или о виолентах (Раменский, 1925; Работнов, 1975; Grime, 1979; Миркин, 1985; Смирнова, 1987; Бигон и др., 1989), а также широко распространяющееся в разных областях биологии представление о ключевых (key species) видах (Owen-Smith, 1987, 1989; The mosaic-cycle..., 1991).

Исследования взаимоотношений мощных средообразователей (эдификаторов, *K*- или *S*-стратегов, виолентов, ключевых видов) с подчиненными видами показали наличие между ними облигатных и/или факультативных связей. В процессе популяционной жизни мощные средообразователи создают биотически гетерогенную среду, необходимую для устойчивого существования подчиненных видов. Несомненно, что углубленные исследования средообразующей деятельности всех членов биоты экосистем позволят построить ряды видов по уменьшению интенсивности средообразующей деятельности в каждой трофической группе. Поэтому членение на более и менее мощных средообразователей в любом случае будет условным и должно быть специально обосновано, как и членение любого континуума (Миркин, Наумова, 1998). Однако даже на современном уровне знаний понятно, что представление о ключевых видах (как и представление об эдификаторах, сформированное в начале XX века) весьма результативно для выяснения механизмов формирования и развития экосистем. Подтверждением этому служат такие широко распространенные в экологии концепции, как «gap mosaic concept» и «mosaic cycle concept» (The ecology..., 1985; The mosaic-cycle concept..., 1991; Kuuluvainen, 1994; McCarthy, 2001), основанные на представлениях о средообразующей роли тех видов растений и животных, которые можно охарактеризовать как эдификаторы или ключевые виды.

На основе опыта исследований лесных сообществ (Смирнова, 1998, 2004; Восточноевропейские леса..., 2004) мы разработали следующую краткую характеристику ключевых видов.

1. К ключевым видам относятся виды разных трофических групп и разного систематического положения, которые образуют крупные и длительно существующие популяционные мозаики и включают в циклы оборота поколений большую (по сравнению с другими видами того же трофического уровня) порцию энергии и вещества. В процессе жизнедеятельности эти виды производят наиболее значительные преобразования биотической и абиотической среды, ведущие к изменению гидрологического, температурного, светового режимов, микро-, мезорельефа, состава и строения почвенного покрова. Это определяет возможность совместного существования в одной экосистеме экологически и биологически разных видов и в конечном итоге – высокий уровень биоразнообразия и продуктивности.

2. Результат популяционной жизни ключевых видов – создание гетерогенной среды. На локальном уровне это определяет возможность совместного обитания элементарных популяций подчиненных видов, отличающихся по экологическим потребностям. На региональном уровне преобразование среды, производимое наиболее крупными ключевыми видами, по масштабам и характеру изменений сопоставимо с мезоклиматическими изменениями.

3. Ключевые виды, как правило, характеризуются большими диапазонами экологической толерантности и имеют обширные ареалы.

4. Средопреобразующий эффект ключевых видов в большой мере определяется размерами их популяционных мозаик и в зависимости от этого проявляется на разных уровнях – от локального до регионального. Размеры и время существования популяционных мозаик разных видов-эдификаторов различаются на порядки.

5. По особенностям воздействия на среду ключевые виды можно объединить в небольшое число функциональных групп. В настоящее время описаны функциональные группы ключевых видов детритных и пастбищных экосистем водораздельных ландшафтов, а также экосистем пойменных ландшафтов (Смирнова, 1998; Восточноевропейские леса..., 2004).

Представление о ключевых видах позволяет рассматривать живой покров как множество условно выделяемых единиц – биоценозов, представляющих собой совокупность совмещенных разноразмерных популяционных мозаик разных видов, объединенных наиболее крупными мозаиками основных средопреобразователей (ключевых видов). Континуальность биоценотического покрова связана с разноразмерностью популяционных мозаик, а его относительная дискретность, т.е. возможность выделить эле-

менты (биоценозов), обусловлена тем, что мозаики подчиненных видов могут иметь близкие пространственно-временные характеристики и проявляются как агрегации, включенные в мозаики средообразователей.

Формирование представлений о сукцессиях и климаксе с популяционных позиций

Изложенные представления популяционной биологии позволяют по-новому трактовать такие понятия, как «сукцессии» и «климакс». Приступая к использованию этих понятий, необходимо решить, к какому именно объекту целесообразно их применять?

Учение о сукцессиях и климаксе возникло около 100 лет назад и было разработано применительно к растительным сообществам (Clements, 1936). Это вполне объяснимо, поскольку представление об экосистемах (Tansley, 1935) во времена Ф. Клемента только начало формироваться, а широкое распространение получило в середине XX века в связи со всеобщим признанием общей теории систем и большими успехами количественной экологии (Одум, 1975). И именно с середины XX века стало совершенно ясно, что с вещественно-энергетических позиций применение понятия «сукцессия» к отдельному компоненту экосистемы не имеет смысла, поскольку преобразование энергии протекает в пищевых цепях и образуемых ими пищевых сетях, которые составляют популяции видов, относящихся к разным трофическим уровням. В связи с этим познание механизмов сукцессий невозможно без согласованного изучения взаимоотношений популяций видов разных трофических уровней как с вещественно-энергетических, так и структурно-динамических позиций, поскольку вещественно-энергетические процессы реализуются в потоках поколений популяций видов, формирующих биоту экосистемы.

Осознание биоты экосистемы как структурно-динамического единства стало возможным только с позиций популяционной биологии (Работнов, 1950; Уранов, 1975; Harper, 1977; The population structure..., 1985; Смирнова, и др., 1993; Смирнова, 1998; 2004; Восточноевропейские леса., 2004), когда весь живой покров Земли стали рассматривать как множество сосуществующих и взаимодействующих популяций. Одновременно стала очевидной нецелесообразность противопоставления понятий «экосистема» и «биогеоценоз», поскольку они с разных сторон характеризуют один и тот же объект. В настоящее время целесообразно использовать их как синонимы (что и делают многие авторы, определяя биогеоценоз как экосистему в рамках фитоценоза).

Следует обратить особое внимание на следующие моменты: популяционная концепция позволяет однозначно определить понятие «экосисте-

ма», предложить критерии отличия климаксовой и сукцессивных экосистем и определить минимальный размер пространства, в котором может устойчиво существовать климаксовая экосистема.

С позиций популяционной биологии можно следующим образом определить основные положения экосистемной концепции сукцессий и климакса.

1. *Экосистема (биогеоценоз)* есть множество популяций видов разных трофических групп (составляющих биоту экосистемы) в процессе взаимодействия между собой и преобразования абиотических компонентов среды в конкретном местообитании.

2. *Сукцессия* – процесс формирования (первичная сукцессия) или восстановления (вторичная сукцессия) потоков поколений в популяциях всех видов биоты экосистемы, направленный на достижение ими полной реализации потенций в конкретном местообитании.

3. *Климакс* – процесс поддержания устойчивых потоков поколений в популяциях всех видов биоты, экологические потребности которых полностью реализуются при достижении экосистемой динамически равновесного состояния в конкретном местообитании.

4. *Собственное время сукцессии* – это время от начала развития экосистемы до перехода ее в климаксовое состояние. Собственное время сукцессии можно определить лишь при условии ее беспрепятственного осуществления, т.е. при спонтанном развитии экосистемы. Такой тип развития экосистемы получил название *автогенной сукцессии*.

5. *Собственное пространство экосистемы (биогеоценоза)* формируется в ходе автогенной сукцессии и полностью проявляется в климаксовом состоянии. Собственное пространство экосистемы есть результат формирования и взаимодействия элементарных популяций ключевых и подчиненных видов, образующих экосистему в ходе автогенной сукцессии от начального состояния до достижения климаксового состояния.

6. *Движущая сила автогенной сукцессии* – средопреобразующая деятельность популяций ключевых видов, в результате которой формируется биотически обусловленная гетерогенная внутренняя среда, что приводит к постоянному увеличению экологической емкости экосистемы и, как следствие, к возрастанию экологического и таксономического разнообразия.

Далее приведены некоторые пояснения перечисленных положений.

Следует отметить, что до настоящего времени популяционный подход не получил должного распространения ни в синэкологии, ни в биогеоценологии. Проанализировав около 100 определений понятия «экосистема», мы ни в одном из них не обнаружили понятия «популяция». Следовательно, эти определения не ориентируют исследователей использовать понятия популяционной биологии для выяснения механизмов формирования

и развития биоты экосистемы. Тем самым они нарушают один из основных принципов системной парадигмы – принцип последовательности уровней организации. Из этого принципа следует, что для познания механизмов структурно-функциональной организации любой биосистемы необходимо исследование, по крайней мере, биосистем двух соседних уровней организации: той, которая входит в анализируемую биосистему как элемент, и той, для которой анализируемая биосистема является элементом. Отсутствие популяционного мышления не позволяет исследователям использовать один из наиболее четких признаков различия климаксовых и сукцессивных экосистем – наличие или отсутствие устойчивых потоков поколений в популяциях всех потенциальных членов биоты (в первую очередь ключевых видов).

Выявив на конкретной территории набор ключевых видов и размеры элементарной популяции наиболее мощного (мощных) их них, а также определив, что в состав экосистемы входят все ее потенциальные обитатели, можно рассчитать минимальный размер пространства, в котором способна устойчиво существовать климаксовая экосистема. Следует подчеркнуть, что даже условные реконструкции климаксовых лесных экосистем, проведенные на основе определения размеров элементарных популяционных единиц не только растений, но и животных (Смирнова, 1998; Восточноевропейские леса., 2004), принципиально меняют представления о минимальных размерах таких экосистем, сформировавшихся ранее в рамках парадигмы организмизма.

С позиций популяционной биологии ключевых видов границы между климаксовыми системами можно условно провести на основе смены состава ключевых видов в пределах одной функциональной группы. Следовательно, все то пространство, которое занимает климаксовая экосистема с одним и тем же набором ключевых видов, и представляет ее *собственное пространство*. Эти два понятия: минимальное пространство выявления климаксовой экосистемы и собственное пространство климаксовой экосистемы принципиально важны для решения таких задач, как реконструкция восстановленного и потенциального биогеоценотического покрова той или иной территории (Смирнова, 2004). Понятие «экосистема» целесообразно сопровождать определением: климаксовая или сукцессивная, поскольку в начале формирования экосистемы все основные параметры (размеры, состав, структура, темпы развития) определяются в первую очередь средой, а в конце – биотой.

Анализируя представления о сукцессиях с популяционных позиций, следует отметить, что в современной литературе термин «сукцессия» используется для объяснения принципиально различных процессов развития систем:

1. Эндогенного развития, обусловленного формированием устойчивых потоков поколений в популяциях всех членов биоты после однократного, полного или частичного уничтожения экосистемы: *автогенная первичная или автогенная вторичная сукцессии*.

2. Экзогенно-эндогенного развития, обусловленного периодическим прерыванием потоков поколений (всех или части членов биоты) внешними воздействиями – *аллогенная сукцессия или аллогенное развитие*. Если внешние воздействия прекращаются, то развитие экосистемы становится эндогенным.

3. Экзогенного развития, обусловленного постоянным экзогенным воздействием на потоки поколений всех членов биоты. Этот тип развития свойствен системам, принципиально различным с позиций представлений о потенциалах и позициях. Первый тип развития – *дигрессии*, характерен для экосистем, у которых четко различаются потенциалы и позиции; при этом условия среды не препятствуют реализации потенциалов, если прекращаются внешние воздействия обычно антропогенного характера. Второй тип развития (в настоящее время он не имеет названия) характерен для систем, у которых эмергентные свойства практически не проявляются. Такие системы или постоянно находятся в экологически пессимальных условиях (полярные пустыни), или испытывают периодические воздействия, полностью определяющие состав и структуру биоты (прирусловые отмели с ежегодно перемываемым субстратом). В фитоценологии такие образования в отличие от фитоценозов (сообществ) называют экотопическими группировками, агрегациями или агломерациями, подчеркивая отсутствие или очень слабые взаимодействия между их обитателями (Корчагин, 1964).

Разграничение собственно экосистем и экотопически обусловленных группировок мы считаем целесообразным, поскольку к последним принципиально не приложимы представления о сукцессиях и климаксе.

В современном биогеоценологическом покрове, существенным образом преобразованном человеком, наибольшие площади занимают экосистемы, находящиеся в состоянии аллогенного развития и дигрессии. Однако для познания природных закономерностей динамических процессов и составления прогнозов развития экосистем в качестве эталонных целесообразно рассматривать в природе (или реконструировать) автогенные сукцессии и сравнивать с ними разнообразные варианты аллогенного развития и дигрессий.

Популяционная организация климаксных детритных экосистем (биогеоценозов)

Обобщение материалов показывает, что в ненарушенных (доагрикультурных, климаксных) лесах гетерогенность среды создается в результате

популяционной жизни растений, животных и грибов (Растительные животные..., 1986; Млекопитающие..., 1985; Broschart, Jonston, Naiman 1989; Jonston, Naiman, 1990; Восточноевропейские..., 1994; Смирнова, 1998; Восточноевропейские леса..., 2004).

Фитогенная мозаичность в доагрикультурных лесах – следствие популяционной жизни ключевых видов деревьев. В ненарушенных лесах популяционная жизнь древесных эдификаторов создает мозаику светового, водного и почвенного режимов (Watt, 1925; Falinski, 1978; Forest Succession..., 1981; Denslow, 1987; Коротков, 1991).

Эта мозаика является следствием процессов:

1) образования прорывов в пологом лесу («окон» – в русской и «gaps» – в английской терминологии) вследствие старения и естественной смерти одного – нескольких рядом растущих деревьев;

2) образования ветровально-почвенных комплексов (ВПК – в русской литературе и «tree fall» – в английской) возникающих, когда смерть дерева сопровождается пертурбацией почвенного профиля и создается специфический «вывальный» микрорельеф, включающий бугры, западины, валеж (Скворцова и др., 1983).

Гетерогенность среды, созданной в результате потоков поколений в популяциях ключевых видов деревьев, обуславливает присутствие в ненарушенных лесах максимально возможного набора подчиненных видов растений, животных, грибов и представителей других царств.

Зоогенная мозаичность в доагрикультурных лесах – следствие популяционной жизни ключевых видов животных. В ненарушенных евразийских и североамериканских лесах – это три группы ключевых видов: крупные стадные копытные – фитофаги (зубры, туры, тарпаны, лесные бизоны и др.), листо- и хвоегрызущие насекомые и бобры.

Зоогенная мозаика в доагрикультурных лесах возникала:

1) из-за локального уничтожения крупными копытными подростом и молодых деревьев, кустарников, лесных трав, уплотнения и унавоживания почв и возникновения полян с лугово-опушечной и лугово-степной флорой;

2) из-за локального уничтожения листо- и хвоегрызущими насекомыми листьев и хвои в кронах взрослых деревьев, увеличения интенсивности солнечной радиации на поверхности почвы, повышения температуры воздуха и почвы на несколько градусов, обогащения почвы азотом и другими минеральными веществами из экскрементов, возрастания численности светолюбивых и нитрофильных видов трав;

3) из-за строительства бобрами на ручьях и мелких речках плотин и каналов, формирования прудов и низинных болот, увеличения видового разнообразия и численности сопутствующих видов растений и животных;

4) из-за избирательного уничтожения бобрами деревьев и кустарников по берегам водоемов и развития прирусловых луговых полей со светолюбивой флорой и фауной.

Постоянное присутствие в доагрикультурных лесных ландшафтах ключевых видов животных-фитофагов создавало хорошо выраженную гетерогенность среды: собственно лесные участки чередовались с зоогенными полянами и зоогенными водоемами. Все эти участки постоянно «перемещались» внутри лесного ландшафта. В результате очень широко были представлены экотонные сообщества, которые хранят максимальное видовое разнообразие.

Микогенная мозаичность в лесах – следствие популяционной жизни дереворазрушающих грибов (Стороженко, 1998, 2001; Восточноевропейские леса..., 2004). Они регулируют соотношение видов в древесной сингузии, избирательно повреждая разные виды или их группы. Так, в европейских таежных сообществах они регулируют смену хвойных видов деревьев лиственными видами вследствие образования локальных «окон усыхания» хвойных видов и стимуляции развития подростка лиственных деревьев и нитрофильных светолюбивых трав.

Помимо указанных групп ключевых видов, гетерогенность среды является следствием популяционной жизни практически всех членов сообществ. Однако для выяснения механизмов устойчивости лесных сообществ и их ландшафтных комплексов наибольшее значение имеют сопоставимые по размерам популяционные мозаики ключевых видов автотрофов и гетеротрофов. Наиболее близки по размерам и отчасти по средообразующему эффекту: 1) ветровально-почвенные комплексы, 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.

Несомненно, фитогенные и зоогенные воздействия нетождественны. Специфические воздействия животных на почву: вытаптывание, унавоживание, уплотнение или разрыхление определяют иные изменения субстрата, чем при образовании ВПК и окон возобновления. Это приводит и к более существенному изменению видового состава растений, набора экологических групп и т.п. Так, деятельность зубров сопровождается появлением лугово-степных растений в местах их обитания, а деятельность бобров – появлением лугово-болотных видов. Кроме того, мозаики ключевых видов гетеротрофов значительно крупнее, чем мозаики фитотрофов. В связи с этим устойчивое существование всего комплекса сообществ лесных ландшафтов возможно только на площади, превышающей по размерам площадь элементарной популяционной единицы ключевого

вида с самыми крупными мозаиками. Для лесных ландшафтов умеренных широт, где самые крупные мозаики образуют виды зубрового комплекса, – это сотни кв. км и более. Только на таких площадях и возможно выявление (или реконструкция) климаксовых экосистем лесного пояса.

Полное истребление зубров и других мощных фитофагов (Кириков, 1960, 1979) привело к существенной потере гетерогенности лесных ландшафтов: крупные зоогенные поляны исчезли, стали преобладать теневыносливые виды, а светолюбивая флора и фауна были вытеснены из леса и занимают теперь антропогенно созданные сообщества (сенокосы, пастбища, поля и пр.). Сохранившиеся в лесах фитофаги (лоси, косули, олени, кабаны и пр.) в связи со значительно меньшими размерами и невыраженной стадностью не являются ключевыми видами. Они не образуют зоогенных полей, где могли бы устойчиво существовать комплексы светолюбивых трав. Для сохранения природного видового разнообразия доагрикультурных зоогенных полей необходима их имитация (выпас).

Фитогенная мозаичность также претерпела существенные изменения. В связи с рубками лесов полностью или частично исчезла природная мозаика окон в пологе леса и прекратилось образование «вывального» микрорельефа. Как следствие, изменились условия для приживания и развития подроста деревьев и многих трав. В результате во многих сообществах сократилось общее число лесных видов.

Активное природопользование, которое длится на территории Европейской России уже несколько тысячелетий, нарушило структуру доагрикультурных лесных экосистем. В первую очередь были уничтожены крупные стадные копытные и бобры. В результате климаксовые лесные экосистемы перестали существовать как таковые. Сама же возможность существования светолюбивых видов деревьев, а также всех светолюбивых видов растений иных жизненных форм и многих видов животных открытых местообитаний прямо (посадки) или косвенно (распашки, выжигания, рубки с нарушением почвенного покрова) стала зависеть от хозяйственной деятельности.

Вследствие различных антропогенных воздействий внутри территорий сплошного распространения разных видов растений, животных и грибов появляются крупные участки, где эти виды отсутствуют. Поскольку дальность разноса зачатков разных видов неодинакова и отличается на порядки, то в ходе восстановительных сукцессий (демутаций) могут формироваться экосистемы, имеющие низкий уровень видового разнообразия, поскольку они состоят из видов, зачатки которых достигли нарушенных ранее участков. Если эти экосистемы характеризуются полночленной онтогенетической структурой популяций видов деревьев, то их ранг – диаспорический субквизиклимакс. Таким образом, внешнее сходство состава и структуры растительного

сообщества субквизиклиматических экосистем имеет разные причины формирования. Все остальные современные экосистемы, в которых отсутствует устойчивый поток поколений в популяциях видов деревьев-эдификаторов или эдификаторы отсутствуют, представляют собой различные сукцессионные варианты (Смирнова, 2004).

Популяционная организация климаксных пастбищных экосистем (биогеоценозов)

Многолетние исследования разных авторов позволяют сделать заключение, что в степях, прериях, пампасах и полупустынях, как экосистемах пастбищного типа, гетерогенность среды создается в первую очередь популяционными мозаиками животных-фитофагов (Абатуров, 1979, 1980, 1984; Млекопитающие..., 1985; Растительнаяядные животные..., 1986; The mosaic-cycle..., 1991).

Устойчивое существование огромного числа животных-фитофагов разных видов в этих сообществах связано с тем, что до 60–70% от суммарной наземной фитомассы сообществ может ежегодно потребляться животными без ущерба для устойчивого существования популяций растений как кормового ресурса. Перерабатывая основную часть фитомассы, они освобождают содержащиеся в ней элементы минерального питания, возвращая их в биологический круговорот. Одновременно пастбищное использование экосистем предотвращает образование большого количества ветоши и подстилки, не давая проявляться негативным последствиям их накопления.

Удивительная особенность степей, прерий, пампасов выдерживать огромный пресс пастбищной нагрузки определяется доминированием в них таких жизненных форм растений, как плотнодерновинные злаки (отчасти осоки и луки). Эти растения обладают двумя замечательными особенностями: 1) способностью листьев к отрастанию после скусывания (отавность); 2) огромным запасом почек возобновления, которые трогаются в рост как при поедании листьев, так и при повреждении дерновин животными. В связи с этим прямое трофическое воздействие животных-фитофагов на рост, развитие и продуктивность растительности не приводит к ее уничтожению, а приобретает средопреобразующее значение. Помимо прямого трофического воздействия огромный средопреобразующий эффект на степные и полупустынные экосистемы оказывает топическая деятельность животных. В семиаридных и аридных условиях степей и полупустынь значительная часть животных-фитофагов большую часть времени суток и значительную часть года проводит в норах, и строительство этих сооружений значительно увеличивает гетерогенность среды. Таким

образом, в отличие от лесных сообществ в степях и полупустынях зоогенная мозаичность является единственным ведущим механизмом устойчивого существования видового разнообразия.

В связи с малыми размерами степных трав, кустарничков и кустарников их средопреобразующий эффект проявляется в основном в пределах фитогенных полей их особей или небольших популяционных локусов, где находят благоприятные условия существования многие виды наземных, подстилочных и почвенных беспозвоночных, приводя к образованию самых мелких мозаик. От наличия более крупных скоплений растений зависит гетерогенность среды, создаваемой популяционными мозаиками, главным образом позвоночными животными. В ненарушенных евразийских степях и полупустынях и в североамериканских прериях – это мелкие роющие позвоночные (сурки, суслики, песчанки, гоферы, луговые собачки и др.) и крупные стадные копытные (лошади, куланы, сайгаки, бизоны и др.).

Зоогенная мозаика в доагрикультурных степях и полупустынях возникла:

1) из-за создания микро- и мезорельефа вследствие роющей деятельности мелких позвоночных, локального перемещения нижних почвенных горизонтов на дневную поверхность, увеличения физической и химической эрозии подстилающих пород, локального иссушения и засоления почв и возникновения ксерофитных и галофитных группировок растений;

2) из-за локального уничтожения растительного покрова крупными копытными и мелкими роющими животными, развития процессов эрозии, развеивания легких субстратов и возникновения участков, лишенных растительности;

3) из-за локального уплотнения и унавоживания почв на выбросах грунта из нор мелких роющих животных и возникновения нитрофильных и рудеральных группировок растений;

4) из-за локального перераспределения атмосферных осадков, увеличения увлажнения в микро- и мезозападинах, возникших на местах заброшенных нор, локального рассоления, увеличения содержания гумуса и образования группировок гликофитных и мезофитных видов.

Как в ненарушенных лесах вся толща почвы в течение столетий оказывается неоднократно переработанной в связи с образованием ВПК, так и в степях, полупустынях и прериях роющая деятельность животных приводит к постоянной педотурбации и, таким образом, выступает ведущим фактором почвообразования и гидрологического режима территории.

Микро- и мезомозаичность, создаваемые в пределах поселений одиночных и колониальных видов мелких позвоночных и колоний беспозвоночных (муравьи, мокрицы, термиты и пр.) приводят к устойчивому со-

вместному существованию микрогруппировок растений разной экологии и разных типов стратегии. В пределах одной колонии устойчиво существуют гало- и гликофитные, мезо- и ксерофитные виды, а также виды C-, ST-, R-стратегии. Именно на выбросах нор колониальных животных естественные местообитания имеют виды так называемой сорно-полевой флоры и фауны (Гиляров, 1951; Средообразующая деятельность..., 1970; Злотин, Ходашева, 1974).

Размеры и время активного воздействия зоогенных мозаик, создаваемых разными животными, существенно различаются, что определяет наличие одновременных и разномасштабных процессов смен, постоянно происходящих в спонтанно существующих сообществах. В связи с этим устойчивое существование степных биогеоценозов (экосистем) возможно только на площадях, превышающих по размерам площади элементарных популяционных единиц ключевых видов с самыми крупными мозаиками. Для степных ландшафтов Евразии, где самые крупные мозаики образуют крупные копытные, – это тысячи – десятки тысяч кв. км. Поскольку большинство существующих степных заповедников имеют значительно меньшие площади (Соколов и др., 1997), единственной возможностью сохранить существующее видовое разнообразие является имитация природной гетерогенности популяционных мозаик ключевых видов животных.

Таким образом, практически полное отсутствие ненарушенных степных и полупустынных территорий и необходимость одновременного и достаточно полного исследования популяционной жизни как животных, так и растений не дают возможности разработать для этих типов биогеоценотического покрова идеологию, аналогичную «новой лесной парадигме». Однако при сравнении даже фрагментарных исследований обнаруживается значительное сходство биогеоценологических процессов: постоянство потоков поколений в популяциях разных видов обеспечивается постоянством нарушений живого покрова и микролокальными сменами режимов экотопа.

Заключение

Краткое изложение популяционной концепции показывает целесообразность популяционных подходов для анализа пространственно-функциональной организации фито- и биогеоценозов разного типа (детритных и пастбищных экосистем) и четкой дифференциации их климаксового и сукцессивного состояний. При таком подходе все биогеоценологические структуры можно рассматривать как результат функционирования и взаимодействия популяционных единиц. В этом случае поток энергии и круговорот вещества в биогеоценозе воплощаются в круговороте струк-

тур, создаваемых в результате популяционной жизни разных компонентов биоты.

Дальнейшее развитие этих представлений выдвигает на первый план задачу количественной оценки роли средообразующей деятельности ключевых видов (растений, животных и представителей других царств) в организации биогеоценозов и на этой основе разработку способов членения биогеоценологического покрова. Модельные реконструкции климатических биогеоценозов (экосистем) и фитоценозов как их подсистем, а также тщательный анализ популяционных механизмов сукцессий могут быть использованы для организации принципиально иных, чем в настоящее время, взаимоотношений с природой, направленных на максимальное сохранение ее потенциалов.

ЛИТЕРАТУРА

- Абатуров Б.Д.* Биопродукционный процесс в наземных экосистемах. М., 1979. 127 с.
- Абатуров Б.Д.* Особенности трофических взаимодействий типа фитофаги – растения в экосистемах пастбищ // Фитофаги в растительных сообществах. М., 1980. С. 31–42.
- Абатуров Б.Д.* Млекопитающие как компонент экосистем. М., 1984. 282 с.
- Александрова В.Д.* Динамика мозаичности растительных сообществ пятнистых тундр в арктической Якутии // Мозаичность растительных сообществ и ее динамика. Владимир, 1970. С. 5–31.
- Бибиков Д.И.* Сурки. М., 1989. 254 с.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.* Экология. Особи, популяции, сообщества. М., 1989. Т. 1, 2. 667 с., 427 с.
- Восточноевропейские широколиственные леса. М., 1994. 364 с.
- Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. М., 2004. Кн. 1. 479 с. Кн. 2. 575 с.
- Гиляров М.С.* Роль степных грызунов в происхождении полевой энтомофауны и сорно-полевой растительности // Докл. АН СССР. 1951. Т. 79, № 4. С. 69–71.
- Дылис Н.В.* Основы биоценологии. М., 1978. 172 с.
- Завадский К.М.* Вид и видообразование. Л., 1968. 404 с.
- Заугольнова Л.Б.* Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга. Автореф. дис. ... докт. биол. наук в форме научного доклада. Спб., 1994. 70 с.
- Злотин Р.И., Ходашева К.С.* Роль животных в биологическом круговороте лесостепных экосистем. М., 1974. 123 с.
- Кириков С.В.* Изменение животного мира в природных зонах СССР. М., 1960. 156 с.
- Кириков С.В.* Человек и природа восточноевропейской лесостепи в X – начале XIX в. М., 1979. 181 с.

- Коротков В.Н.* Новая парадигма в лесной экологии // Биол. науки. 1991. Вып. 8. С. 7–20.
- Корчагин А.А.* Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы его изучения // Полевая геоботаника, Л., 1964. С. 39–131.
- Миркин Б.М.* Теоретические основы современной фитоценологии. М., 1985. 136 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г.* Наука о растительности. Уфа, 1998. 413 с.
- Млекопитающие в наземных экосистемах. М., 1985. 289 с.
- Морозов Г.Ф.* Учение о типах насаждений М.; Л., 1930. 410 с.
- Наумов Н.П.* Видовое население, его структура и отношение со средой у животных // Вестн. МГУ. Сер. биол. 1955. № 9. С. 25–37.
- Одум Ю.* Экология. М., 1975. 740 с.
- Пианка Э.* Эволюционная экология. М., 1981. 399 с.
- Подгорный Ю.К.* Методические рекомендации по выделению природных популяций в горных условиях. Ялта, 1988. 23 с.
- Работнов Т.А.* Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. 1950. Т. 1. С. 465–483.
- Работнов Т.А.* Определение возрастного состава популяций видов в сообществе // Полевая геоботаника. М.; Л., 1964. Т. 3. С. 132–208.
- Работнов Т.А.* Изучение ценологических популяций в целях выяснения стратегии жизни видов растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т.80. Вып. 2. С. 5–17.
- Раменский Л.Г.* Основные черты растительного покрова и их изучение. Воронеж, 1925. 37 с.
- Растительноядные животные в экосистемах суши. М., 1986. 189 с.
- Скворцова Е.Б., Уланова Н.Г., Бассевич В.Ф.* Экологическая роль ветровалов. М., 1983. 187 с.
- Смирнова О.В.* Структура травяного покрова широколиственных лесов. М.:Наука, 1987. 206 с.
- Смирнова О.В.* Популяционная организация биоценологического покрова лесных ландшафтов // Успехи совр. биол. 1998. Т. № 2. С. 25–39.
- Смирнова О.В.* Методологические подходы и методы оценки климаксового и сукцессионного состояния лесных экосистем (на примере восточноевропейских лесов) // Лесоведение. 2004. № 3. С. 15–26.
- Смирнова О.В., Чистякова А.А., Попадюк Р.В., Евстигнеев О.И., Коротков В.Н., Митрофанова М.В., Пономаренко Е.В.* Популяционная организация растительного покрова лесных территорий (на примере широколиственных лесов европейской части СССР). Пушино, 1990. 92 с.
- Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Попадюк Р.В.* Популяционная концепция в биогеоценологии // Журн. общ. биол. 1993. Т.54, № 3 С. 441–448.
- Соколов В.Е., Филонов К.П., Нухимовская Ю.Д., Шадрин Г.Д.* Экология заповедных территорий России. М., 1997. 575 с.
- Средообразующая деятельность животных. М., 1970. 101 с.
- Стороженко В.Г.* Структура и пораженность древоразрушающими грибами разновозрастных ельников северной тайги // Лесоведение. 1998. № 1. С. 42–49
- Стороженко В.Г.* Гнилевые фауны коренных лесов Русской равнины. М., 2001. 156 с.

Сукачев В.Н. Биogeоценология и фитоценология // Докл. АН СССР. 1945. Т. 47. № 6. с.23–29.

Сукачев В.Н. Избранные труды. Основы лесной типологии и биogeоценологии. Л., 1972. Т. 1. 405 с.

Сукачев В.Н. Избранные труды. Проблемы фитоценологии. Л., 1975. Т.3. 543 с.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. М., 1973. 277 с.

Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.

Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) М., 1976. 216 с.

Ценопопуляции растений. Развитие и взаимоотношения. М., 1977. 134 с.

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М., 1988. 182 с.

Яблоков А.В., Ларина Н.И. Введение в фонетику популяции. Новый подход к изучению природных популяций. М., 1985. 159 с.

Braun-Blauquet J., Pavillard J. Vocabulaire de sociologie vegetale 2 ed. Montpellier. 1925 22 p.

Broschart M.R., Jonston C.A., Naiman R.J. Predicting beaver colony density in boreal landscape // J. Wildlife management. 1989. Vol.3. № 4. P. 929–934.

Clements F.E. Nature and structure of the climax // Journal of Ecology, 1936. Vol. 24 P. 254–282

Colle D.N., Landers P.B. Threats to wilderness ecosystems: impacts and research needs // Ecological applications. 1996. V.6. № 1. P. 168–184.

Denslow J.S. Tropical rainforest gaps and tree species diversity // Ann. Rev. Ecol. and Syst. 1987. Vol. 18. P. 431–451.

Everett R.L., Lehmkuhl J.F. An emphasis-use approach to conserving biodiversity // Wildlife Society Bulletin. 1996. V. 24. № 2. P.1–8.

Falinski J.B. Uprooted trees, their distribution and influence on primeval forest biotope // Vegetatio. 1978. Vol. 38, № 3. P. 175–183.

Forest Succession: Concept and Application. Berlin, N.Y., 1981. 517 p.

Gatzuk L.E., Smirnova O.V., Vorontzova L.I., Zaugolnova L.B., Zhukova L.A. Age states of plants various growth forms: a review // J. Ecol. 1980. Vol. 68. P. 675–696.

Grime J.P. Plant strategies and vegetation processes. N-Y., 1979. 222 p.

Harper J.L. Population biology of plants. L., N-Y., 1977. 892 p.

Jonston C.A., Naiman R.J. Aquatic patch creation in relation to beaver population trend // Ecology. 1990. Vol.71, № 4. P. 1617–1621.

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

McCarthy J. Gap dynamics of forest trees: A review with particular attention to boreal forest // Environ. Rev., 2001. Vol. 9. P. 1–59

Owen-Smith N. Megafaunal extinctions: the conservation message from 11000 Years B.P. // Conserv. Biology. 1989. Vol. 3. № 4. P. 405–412.

Owen-Smith N. Pleistocene extinctions: the pivotal role of megaherbivores // Paleobiology. 1987. Vol. 13. P. 351–162.

Shorina N.I., Smirnova O.V. The population biology of ephemeroptera // The population structure of vegetation. Handbook of vegetation science. Dordrecht, Boston, Lancaster, 1985. P.III. 225–240 p.

Tansley A.G. The use and abuse of vegetation concept and terms // Ecology 1935. Vol. 16. P. 284–307.

The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Orlando etc. 1985. 472 p.

The mosaic-cycle concept of ecosystems. (Ed. By H.Remmert.) // Ecological studies. 1991. Vol. 85. 105 p.

The population structure of vegetation. Handbook of vegetation science. Dordrecht, Boston, Lancaster, 1985. 3626 p.

Watt A.S. On the ecology of the British beechwoods with special reference to their regeneration. Pt 2, section 2, 3. The development and structure of beech communities on the Sussex Downs // J. Ecol. 1925. Vol. 13. P. 27–73.

Whittaker R.H. A consideration of climax theory: The climax as population patterns // Ecol. Monogr. 1953. Vol.23. P. 41–78.

Whittaker R.H., Lewin A.S. The role of mosaic phenomena in natural communities // Theor. Pop. Biol. 1977. Vol.12. № 2. P.117–139.

ФОРМИРОВАНИЕ ПРОИЗВОДНЫХ НАСАЖДЕНИЙ

В.Ф. Цветков

Архангельский технический университет, Архангельск

При рассмотрении динамики лесов, вопросов воспроизводства лесных ресурсов, закономерностей возобновления в связи с различными природными и хозяйственными обстоятельствами помимо понятий «рост» и «развитие» деревьев, древостоев и сообществ лесной растительности постоянно употребляется термин «формирование насаждений». Понятие это в своей сущности остается до сих пор не очень определенным, и даже в кругу лесоводов толкуется не всегда однозначно. В соответствии с принятым в русском языке пониманием термина, «формирование» – это обретение предметом, явлением или процессом определенных свойств или характеристик, достижение каких-то предметно оцениваемых форм, физических параметров, определенных габитуальных, реально измеряемых показателей, установление определенных соотношений составляющих явление сторон, элементов, частей.

За лесоводственным понятием «формирование насаждений» (ФН) в широком смысле видится очень емкий, хотя также достаточно расплывчатый, пакет множественных, закономерно протекающих процессов зарождения, последующей восстановительно-возрастной динамики и реструктуризации лесных сообществ. Это совокупность динамических рядов возникновения лесных биогеоценозов (БГЦ), прохождения ими последовательных стадий, фаз, этапов становления и структурной перестройки, представляющих на лесных землях.

В узком смысле (в системе таежного лесоведения) ФН – это явление, представляющее множество динамических рядов возникновения, развития и становления лесных насаждений на обезлесенных землях. В качестве «стартовых ситуаций» для подобного типа рядов выступают вырубки, гари, ветровальники, антропогенно нарушенные или антропогенно (техногенно) трансформированные бывшие лесные земли. В системе промышленного лесопользования на таежных землях в рамках масштабных рубок главного пользования отправной точкой ФН будут свежие вырубки – участки механизированных лесоразработок.

Этот, по сути, частный случай ФН для многолесных территорий России оказывается сегодня наиболее актуальным и востребованным, хотя с теоретических позиций кинетики и механизмов происходящих ведущих процессов – это наиболее простой случай «единого лесообразовательного процесса», перманентно реализующегося на планете. Здесь, как известно, события развиваются в направлении спонтанного заселения (естественно-

го зарастивания) участков лесных земель по сценариям естественного произвольного заполнения «освободившихся» экологических ниш. Это направление выбрано автором в качестве главного предмета исследований.

По современным представлениям лесоведов (С.М. Разумовский, В.А. Розенберг, А.И. Бузькин, С.Н. Санников; В.М. Соловьев) это направление ФН есть совокупность процессов зарождения, возникновения, поступательной динамики становления лесных сообществ. Эти процессы характеризуются сложными конкурентными и «взаимоспособствующими» взаимоотношениями многих видов лесной, в т.ч. древесной, растительности, приобретенными эволюционно. Важным свойством этих процессов принято считать «самоорганизованность», нацеленность лесных сообществ с момента их зарождения на прогрессирующее развитие: на поддержание неснижающегося биоразнообразия, повышение производительности, усложнение организации и повышение толерантности. В качестве теоретической (базовой) модели ФН на пути естественного развития событий на этом направлении динамики леса должна быть принята биогеоценотическая концепция вторичных дигрессивно-демутационных сукцессий (Сукачев, 1952; Александрова, 1964; Шенников, 1964; Ниценко, 1966).

Знакомство с публикациями по вопросам возникновения ценотических признаков растительности при вторичных сукцессиях убеждает: на начальном возобновительном этапе явления наблюдатель сначала имеет дело с разрозненными особями, мелкими группками, пятнышками растений, преобразующимися постепенно и последовательно в отдельные соционы, группировки, ценопопуляции, агрегации растений разного систематического порядка. Первоначально на участках подобного вида не прослеживается связей между организмами: эти взаимоотношения не ясны, не выражены или отсутствуют (Шенников, 1964; Ниценко, 1966; Норин, 1986).

Постепенно структурная организация этих первичных соционов, группировок и агрегаций усложняется. Со временем ячейки-пятнышки растительности, начальные слабо оформившиеся группировки будут последовательно смыкаться, образуя пятна, синузии – зачатки ярусов экологически сходных группировок видов. Какие-то из группировок, уже более организованные, но все еще разобщенные, постепенно также смыкаются, образуя на отдельных фрагментах территории первичные микрофитоценозы – парцеллы фитоценозов.

В пределах парцелл продолжает усложняться синузальная структура растительности. Со временем в слабо оформившихся еще изреженных сообществах растительности обозначающиеся ярусы экологически сходных

видов пополняются новыми видами, изменяется численность и другие параметры популяций. В одних случаях увеличивается плотность популяций, расширяются их микроареалы, увеличивается габитус особей. В других ситуациях с увеличением размеров индивидуумов происходит изреживание группировок. На наиболее «ответственных» стадиях этапа лесовозобновления динамические ряды восстановительно-возрастных изменений лесной растительности характеризуются ожесточенной борьбой «всех против всех».

На этапе лесовозобновления изменения в составе группировок, синузий, микрофитоценозов происходят как за счет биологических видов, уже давно прописанных в исходном насаждении (свит лесных, бореальных), так и за счет «пришельцев», вновь вселяющихся видов (лесолуговой, опушечной свит). Соотношения между представителями так называемой коренной растительности и «пришельцами» может изменяться и в пространстве, и во времени. На завершающих стадиях лесовозобновительного периода динамика событий более наглядно интерпретируется изменениями в соотношении синузий разных типов: регрессирующих (уходящих), прогрессирующих (вновь образующихся, обновляющихся и развивающихся), а также систем флюктуирующего типа (с закономерно изменяющимся составом и состояниями популяций). Далек не всегда (Маслов, 1998; Заугольнова, Смирнова, 2000; Крышень, 2005; Цветков, 2000 а, б, 2005 и др.) эти ряды интерпретируются известными рядами стадий развития популяций растений-эдификаторов, выявленных в первый год после рубки леса (типами вырубков по И.С. Мелехову).

В лесоводственной практике распространены и другие подходы к рассмотрению динамики лесной растительности в рамках реструктуризации сообществ, т.е. к явлению ФН. Нередко в поле зрения лесовода оказываются процессы становления лесных БГЦ, представляющие не начальные стадии и фазы их возникновения, а те или иные точки на «траектории» уже образовавшегося, спонтанно развивающегося лесного ценоза. Речь идет об лесоводственных объектах своеобразной целевой перестройки структуры и состава уже наличествующих лесных насаждений, т.е. в полной мере сложившихся и биогеоценологически полноценных.

К подобного типа ситуациям можно отнести, по-видимому, процессы изменения структуры сложившихся насаждений посредством активных лесоводственных мероприятий, т.е. при активном участии человека. К этой категории «траекторий» изменения структуры насаждений надо отнести последствия различных методов и видов рубок ухода, реконструкции малоценных насаждений, перестройки насаждений посредством специализированных приемов рубок омоложения, переформирования, ландшафтных и выборочных санитарных рубок.

В той же терминологической и понятийной системе должны очевидно рассматриваться закономерности восстановительной перестройки параметров насаждений, находящихся между очередными приемами постепенных и выборочных рубок, а также закономерности перестройки лесных «рукотворных» БГЦ, разных приемов реконструкции малоценных насаждений.

Каждая из упомянутых «третичных» (по логике биогеоценологов) категорий динамических рядов представляет пакет особых специфических траекторий реструктуризации насаждений. Наверняка отдельную совокупность динамики насаждений будут составлять чрезвычайно разнообразные ряды становления и динамики насаждений на участках посевов и посадок леса (на участках лесных культур). Специфическими траекториями реструктуризации будут динамические ряды на участках рубок омоложения, переформирования, а также ландшафтных рубок. Каждая совокупность упомянутых категорий гомогенных динамических рядов – это отдельные предметы исследований, требующие особого рассмотрения.

Как уже отмечалось, объектами наших исследований в настоящий момент выбраны широко распространенные ситуации «самопроизвольного» формирования производных насаждений на участках вырубок. Именно такие, спонтанно (по естественным траекториям) развивающиеся, наиболее простые для понимания, ряды динамики должны рассматриваться в качестве базовых моделей при рассмотрении всех других производных, разнообразных хозяйственно-обусловленных динамических рядов изменений структурной организации лесных сообществ.

Очевидно, что в свете современных представлений естествознания непрерывным свойством явления ФН должна быть детерминированность его лесорастительными условиями местообитаний. Наряду с этим несомненна предопределенность свойств насаждений биологией слагающих сообщества популяций. Этому явлению однозначно присущи также свойственные всем биологическим системам диалектическая последовательность и упорядоченность, то есть пространственно-временная организованность событий.

Явление ФН, как все динамические процессы в лесных экосистемах, могут рассматриваться диалектически в двойственном представлении. С одной стороны, это явление обладает несомненными свойствами континуальности, с другой – ему присущи вездесущие свойства дискретности. С позиций событий континуального типа ФН – явление, безусловно, непрерывное, последовательно и плавно развивающееся. Свидетельством могут служить многочисленные природно-закономерные, совершенно гармоничные логистические кривые (параболического, S-образного, ку-

полообразного, экспоненциального типов) динамики разнообразных лесоводственно-таксационных показателей насаждений разных типов леса.

С другой стороны, явление ФН трудно рассматривать вне представлений о ритмично- и ступенчато-усложняющихся закономерных рядах последовательных временных (возрастных) параметрах прохождения лесными сообществами биологических, физиологических и морфометрических стадий, фаз, этапов. Дискретные представления о динамике лесных ценозов открывают возможность для более глубокого познания сложных изменений структурной организации леса.

Формирование насаждения в широком естественно-природном отношении – процесс прогрессирующего характера. Являясь процессом спонтанным, ФН отнюдь не носит черты произвольного, беспорядочного явления, а предстает для наблюдателя событием эволюционно целесообразным и рациональным, совершенно оправданным с позиций «экономики природы».

Существенно, что формирование насаждений воспринимается событием обобщающего и генерализующего свойства. По вкладываемому смыслу ФН – явление, объединяющее важнейшие стороны главных биологических явлений в существовании леса: зарождение и становление нового БГЦ, глубокую биологическую интеграцию явлений роста и развития сообщества лесной растительности. Вместе с явлением возникновения БГЦ рост и развитие лесного сообщества образуют главное содержание ФН или основную сущность онтогенеза лесных насаждений.

Происходящие в формирующемся лесном сообществе события четко следуют в русле пакета известных в естествознании законов изменения ведущих экологических (биотических и абиотических) факторов, задаваемых биологией фитоценоза и корректируемых адаптационно свойствами местообитания. Именно экологические условия местообитания и свойства биоты определяют направления и темпы переструктуризации насаждения в процессе его формирования. Одновременно сообщество лесной растительности с определенного момента своего развития в силу известных законов диалектики и действия законов прямых и обратных связей начинает влиять, а затем и определять характер взаимосвязей не только между компонентами насаждений, но и между экосистемами и окружающей средой обитания.

Генерализующие ФН «линии» динамики лесных ценозов складываются в процессе реализации сложного взаимодействия, непреложных на общем уровне естествознания законов *координации, корреляции и субординации*. Эти законы свойственны всем биологическим системам и действуют на самых разных организационных уровнях живого: на клеточном, тканевом уровнях, на уровнях отдельных особей, микрогруппиро-

вок, ассоциаций, агрегаций, популяций биологических видов и полночленных биогеоценозов.

Экологи считают, что на основе действия всеобщего закона *координации* событий, явлений, процессов в образующихся и уже сложившихся сообществах устанавливается соответствующая структура взаимоотношений между разными экологическими группами видов, между светолюбивыми и теневыносливыми, между преобладающей и сопутствующими породами. В силу действия законов координации устанавливается пространственное размещение элементов фитоценоза: древостоя, подроста, подлеска, а также синузальная структура других нижних ярусов растительности. Посредством координации экологических свойств популяций формируется своеобразная «оптическая система» насаждения со своими соотношениями поглощаемой, проникающей и отраженной составляющих прихода-расхода солнечной радиации, приобретают динамическую устойчивость (уровненность) системы теплового и водного балансов.

Сама же процедура – «кинетика» согласования и сбалансирования жизненных процессов, связывающая биогоризонты, парцеллы, синузии и другие элементы биоценоза – реализуется в силу действия законов *биологической корреляции*. С помощью этого закона стабилизируются и уравниваются взаимосвязи между отдельными совокупностями конкурирующих популяций организмов в сообществах, между ярусами, доминантами, содоминантами, эдификаторами, субэдификаторами и ассектаторами. По этому закону устанавливаются наиболее рациональные пищевые цепи в лесных сообществах, формируются консортивные блоки и постоянно совершенствуется энергетически цепь общего биологического круговорота. Без нацеленности на согласование процессов метаболизма существование биологической системы невозможно.

Явление *субординации* проявляется в четко выражающихся закономерностях последовательного во времени (по биохимическим цепочкам питания), а также в пространстве (по элементам морфологической и анатомической структур) прохождения реакций, процессов и взаимодействий. Без четкого согласования функций тканей, органелл, органов, элементов ценозов невозможно функционирование биологических систем на любом уровне организации живого. Явление опыления в генеративном процессе хвойных, например, не может проходить раньше вызревания пыльников; закладка терминальных почек на побеге не может произойти до прохождения основной частью органа цикла его линейного роста и т.п.

В силу действия перечисленных законов в лесном сообществе обеспечивается согласование жизненных стратегий популяций разных видов, достигается сбалансирование процессов и явлений в разных компонентах сообщества, поддерживается динамическое равновесие. Механизмом со-

гласования выступают жесткая конкуренция, постоянно изменяющийся адаптационный потенциал биологических видов и естественный отбор.

При рассмотрении закономерностей формирования насаждений прежде всего важны подходы, основывающиеся на оценке и сопоставлении продукционно-энергетической сущности динамики лесных БГЦ. При большом разбросе показателей продуктивности лесных сообществ в качестве отправных позиций, в виде базовой модели ФН, должны быть взяты некие генерализованные представления о динамической стороне явления.

Изменение лесоводственных параметров и структуры насаждений основывается на определенной динамике биологической продуктивности фитоценозов. Эти обобщенные закономерности хорошо известны лесоводам по многочисленным динамическим моделям.

Чистая продукция в БГЦ складывается как разность между общей ассимилированной массой вещества, с одной стороны, и суммой величин дыхания хвои и древесной массой насаждений с другой. В лесных насаждениях тайги более половины брутто-продукции (продукции общего фотосинтеза) тратится на дыхание. До возраста спелости основную массу потерь на дыхание составляет дыхание листовой массы.

Наибольшая продуктивность общего фотосинтеза имеет место в хвойных хозяйствах в 50–60-летних насаждениях. Из этого следует, что для повышения продукционного потенциала БГЦ в разных условиях можно либо увеличивать эффективность ассимиляционных процессов, повышая интенсивность и продолжительность фотосинтеза, либо снижать массу потерь на дыхание, главным образом за счет сокращения потерь органики в виде опада и опада.

Учитываемый на тот или иной период времени запас живой фитомассы в лесном сообществе будет представлять его нетто-продукцию. Величина нетто-продукции БГЦ образуется как разница между постоянно депонируемым ежегодным приростом фитомассы и также последовательно и постоянно отторгаемой лесным сообществом массой опада и опада.

В обобщенном виде максимумы приростов брутто- и нетто-продукции так же, как и максимальный отпад при самоизреживаниях древостоев в хвойных насаждениях средней тайги, приходится на конец второго класса возраста, т.е. на промежуток между фазами «чаща» и «жердняк». Эти представления будут составлять базовую, по сути, абстрагированную ситуацию для моделирования формирования насаждений. С улучшением условий произрастания, с повышением биологического потенциала лесобразующих древесных пород вершины всех куполообразных кривых будут смещаться влево, на более ранние возрастные этапы.

Своими закономерностями характеризуются кривые динамики средних запасов древостоев. В генерализованном виде максимальные запасы в на-

саждениях с преобладанием светолюбивых сосны и березы отмечаются в возрасте 60–65 лет, в ельниках – примерно в 80 лет. Эту ситуацию в условиях средней подзоны тайги также следует рассматривать как базовую.

Показательными для рассмотрения формирования насаждений предстают модели соотношения средних и текущих приростов, величин средних и текущих значений отпада в древостоях. Пересечение кривых среднего и текущего прироста приходится на IV класс возраста. Этот момент означает в древостоях возраст количественной спелости. В этом возрасте отмечается наибольшие значения фитомассы. С ухудшением условий произрастания, с понижением биологической энергии роста пород возраст количественной спелости смещается в сторону его увеличения.

В представлении лесоведения явление ФН предстает как сложная диалектическая система процессов изменения численности, популяционной, пространственной и функциональной структур, определенных изменений состояния биоты, ритмики важнейших физиологических процессов, изменений периодичности, продолжительности и энергии роста совокупностей деревьев. Для ФН характерны перманентные изменения всех морфометрических, фитосоциальных параметров и показателей состояния сообществ (ярусности, парцеллярности, синузильности, структуры консорционной организации).

В сообществе спонтанно развивающейся биоты вырубок (прежде всего растительности) со временем усиливается выраженность фитосоциальной структуры популяций, в первую очередь «лидирующих», усиливается выраженность эдификаторности группировок отдельных популяций, соотношений эдификаторов и доминантов. В представлениях биогеоценологов (В.Н. Сукачев, Н.В. Дылис, А.И. Уткин, В.Ф. Лебков, В.В. Мазинг, Б.Н. Норин и др.), идут непрерывные процессы становления элементов леса (возникновения и усиления позиций синузиль, парцелл лесных БГЦ), а также закономерной их переструктуризации.

Для явления ФН характерна известная еще со времен зарождения отечественного лесоведения (А.А. Крюденер, Г.Ф. Морозов) определенная стадийность, этапность и последовательность процессов возникновения и становления насаждений, перестройки структур отдельных компонентов БГЦ и сообщества в целом. Этап собственно «формирование насаждения» открывает стадия «образования начального лесного ценоза» (Цветков, 1986). За ней следует стадия «интенсивной дифференциации деревьев», которую в лесоводстве обозначают стадией «чаша», затем – стадия «относительной стабилизации дифференциации деревьев», приходящаяся на лесоводственную стадию «жердняк» или стадию «большого роста». Существенно, что в процессе ФН обязательно происходят определенные изменения некоторых компонентов экотопа. Больше всего выражены из-

менения в радиационном, температурном и влажностном режимах приземного слоя воздуха и верхних горизонтов почвы.

Явление ФН непременно сопровождается закономерными изменениями объема и структур опада, биологической активности лесной подстилки, емкости и скорости биологического круговорота, изменениями в составе животного населения, как наземного, так и почвенного. Имея дело с фитоценозом и почвенно-гидрологическими условиями местообитания, лесовод при формировании насаждения неизбежно сталкивается с некоторыми изменениями микроклимата, состава и структуры верхних горизонтов почвенного покрова с соответствующей перестройкой круговорота веществ и энергии между компонентами БГЦ.

Наиболее динамичны изменения в структуре фитоценоза в соотношении прироста и отпада, меньше выражены изменения в элементах экотопа. Вместе с тем известно, что основные наиболее константные компоненты и свойства экотопа в процессе динамики насаждений остаются без изменений или изменения их поверхностны и кратковременны. К таким компонентам следует отнести основные свойства почвогрунта: механический состав и основные биохимические свойства минеральных горизонтов, уровень грунтовых вод, условия рельефа и геологическое основание ландшафта.

Остается неопределенным временной аспект понятия ФН, поскольку обычно при рассмотрении этого явления не оговариваются результирующие параметры и остается неопределенным подлинно лесоводственное содержание заключительной стадии явления. Вкладываемый лесоводами в понятие ФН смысл по содержанию ближе всего к понятиям «образование» или «возникновение» леса, хотя одновременно чувствуется, что оно выходит за временные рамки этих процессов. За этим понятием явно мыслится нечто более содержательное: прохождение лесным сообществом иных, более значимых для лесоводства, фаз, этапов, а не только создание предпосылок для формирования лесного сообщества.

По мнению автора, в понятие ФН помимо этапа лесовозобновления следует непременно включать ряд последующих важных для становления структуры леса этапов, завершающихся выходом траектории развития насаждения на стадию приспевания. В соответствии с существующими графическими моделями онтогенеза леса завершение формирования будет символизировать выход насаждения на отрезок куполообразной кривой, представляющий начало плато кульминации всех свойств леса.

Предполагается, что по завершению ФН (по завершению какой-то активной фазы в развитии лесного сообщества) начнется что-то уже качественно иное, некое «доразвитие», «доращение» леса, становление главной сущности главного компонента – древостоя. То есть сформировавшимся

мыслится такое лесное сообщество, которое прошло все кризисные стадии «юношеской» бурной биографии, такие как «приживание», «формирование начального сообщества», а также этапы «чащи», «жердняка», и которое готово к главной стадии онтогенеза (поспеванию) с последующими этапами дигрессии старения.

В лесоводственных кругах в большинстве случаев ФН рассматривается без особого мудрствования – как событие, адекватное явлению «образования леса», как понятие тривиальное и абстрактное, лишенное глубоких смысловых лесоводственных нагрузок. Нередко это понятие оценивается как синоним термина «лесовыращивание», как определенный период, за который происходит образование леса, готового к использованию.

В большинстве случаев в явление ФН лесоводы включают период лесовозобновления, т.е. весьма сложный и самый ответственный биолого-фитоценотический процесс возникновения на обезлесенном участке нового начального лесного сообщества как основы будущего полночленного насаждения. Чаще всего при этом фазе лесовозобновления придается решающее значение; подчеркивается, что формирование насаждения – это прежде всего лесовозобновление.

В некоторых публикациях в понятие ФН просматривается более длительный временной период, начиная с лесовозобновления (накопления необходимой численности древесной растительности) и заканчивая процессом поспевания (вызревания урожая древесины). Под формированием насаждения в таких случаях явно мыслится процесс отчетливо завершаемый, цельный, включающий непременно стадию той или иной спелости древостоя. Здесь ФН почти отождествляется с циклом онтогенеза лесного насаждения и полностью совпадает с понятием «лесовыращивание».

У лесоводов, специализирующихся в области ухода за лесом, формирование насаждений – это прежде всего активное реконструирование структуры и изменение закономерностей роста той или иной оставляемой части древостоев под воздействием целевой системы разреживаний. То есть это целевое активное антропогенное реконструирование насаждений. Обычно оно осуществляется в несколько приемов, представляющих собой стрессовые «импактные» изменения густоты и сопровождающихся усилениями роста, морфологической перестройкой оставленной части древостоя.

Чаще всего цикл рубок ухода охватывает период, включающий первые три класса возраста древостоев, хотя предусматривает и разреживания на стадии приспевания древостоя (последние приемы проходных рубок должны осуществляться за один класс возраста до достижения древостоем возраста технической спелости.). Теоретически в этом случае у насаждения остается еще целый класс возраста (для хвойных пород 20 лет) до поспевания, до готовности к главной рубке.

В этом есть глубокий смысл. Предполагается, что комплекс мероприятий, обеспечивающий некие меры по корректировке структуры древостоя, должен заканчиваться до завершения цикла лесовыращивания, то есть до возраста спелости. Мыслится, что далее насаждение, выведенное на заданную «траекторию» динамики, уже не свернет с нее. То есть и в смысле целевой переструктуризации ФН – это «процесс доведения» насаждения до стадии поспевания, но никак не до полной спелости.

Изложенные выше соображения позволяют однозначно за явлением ФН видеть совокупность динамических процессов изменения структурной организации фитоценозов, знаменующих, кроме прочего, преодоление лесным сообществом ряда критических жизненно ответственных возрастных состояний (периодов), с выходом к условному «плато стабилизации» и приобретение сообществом определенной динамической устойчивости. Все эти предпосылки лесное сообщество обретает до стадии спелости древостоя, но миновав все критические стадии становления. Можно предположить, что требуемые параметры насаждением приобретаются в течение первых трех классов возраста, а на стадии приспевания они лишь закрепляются. То есть *временные рамки явления формирования простых относительно разновозрастных древостоев должны ограничиваться периодом с начала лесовозобновительного процесса до этапа приспевания древостоя, сложившегося в своих главных свойствах.*

Итак, **ФН – процесс возникновения и восстановительно-возрастной динамики лесного сообщества, характеризующийся активными изменениями параметров всех компонентов, прохождением нескольких критических состояний и завершающийся приспеванием эдификаторного яруса (древостоя). ФН – это прохождение насаждением биологически обусловленных фаз, стадий, этапов, характеризующееся определенной упорядоченностью и последовательностью событий, закономерным изменением морфометрических показателей, показателей структурной организации.**

Понимание явления ФН обогащается представлениями об «едином лесообразовательном процессе», предложенным уральскими лесоводами (Б.П. Колесников, Е.П. Смолоногов и др.). Правомерность высказываемых известными учеными взглядов на пространственную и временную континуальность и историко-генетическую сущность динамики лесного покрова планеты подтверждает повсеместность ситуации, когда в пределах элементарного географического ландшафта в рамках единого типа лесорастительных условий параллельно могут развиваться несколько динамических рядов, смещенных во времени датировкой фаз, стадий процесса формирования древостоя, различающихся конкретным наполнением фитоценотической структуры. Своеобразные «волны» этапов и целых

циклов формирования насаждений постоянно «прокатываются» на пространствах лесных земель.

Исследования, в том числе на Европейском Севере России (Н.Е. Декатов, А.С. Тихонов, С.С. Зябченко, В.Б. Ларин, Ю.А. Паутов, В.Ф. Цветков, С.В. Залесов, А.И. Бузыкин и др.), убеждают, что на таежных территориях последовательно нарастает разнообразие лесовозобновительных ситуаций. Связано это главным образом с нарастанием и расширением воздействия лесозаготовительной техники на природу леса. С этим явлением неразрывно связано расширение спектров траекторий ФН.

Обострение проблем лесовозобновления, увеличение потребностей в рубках ухода, в осуществлении мелиоративных мероприятий выдвигают задачу разделения понятий: **а) спонтанное (естественное) образование и развитие БГЦ; б) целевая переструктуризация насаждений, осуществляемая посредством активных воздействий на древостой, экотоп или биогеоценоз в целом.** Всесторонне взвешенная оценка складывающегося разнообразия представлений о рассматриваемом явлении убеждает в целесообразности отдельно рассматривать, кроме того, два пакета траекторий переструктуризации насаждений. Первый пакет: **ФН** объединяет все как природные, так и изменяемые человеком (целевым образом или непреднамеренно) процессы возникновения (зарождения) и переструктуризации производных насаждений, осуществляемые или реализуемые до выхода лесных сообществ на этап их хозяйственного приспевания (до выхода на завершающий этап «поспевания»). Все процессы, происходящие или спровоцированные в насаждениях за возрастными пределами их хозяйственного приспевания в естественном режиме или в рамках хозяйственно спровоцированных мероприятий и имеющие целью изменение естественного развития насаждений, предлагается относить к понятию **переструктурирование насаждений.**

Атрибутика явления ФН, включающая его предмет, терминологию и методологию, не менее сложна, чем сама его дифиниция. Предметом рассмотрения этого явления могут быть самые разные этапы развития лесных насаждений (различные стадии и периоды единого лесообразовательного процесса). Наибольший интерес для лесоводов представляет выявление закономерностей изменения показателей структуры и роста эдификаторного яруса.

Исключительная широта предмета рассмотрения существенно затрудняет установление круга понятий и критериев, оценку их физического содержания, требует уточнения специфики толкования некоторых терминов. В числе главной группы критериев ФН, по мнению В.Ф. Лебкова (1973), С.Н. Сеннова (1977), Г.А. Чибисова (1990), на первое место выходят ведущие показатели динамики лесоводственно-таксационных показате-

телей лесных сообществ, прежде всего: средних диаметров, высот деревьев разных пород, изменения текущих приростов, запасов стволовой массы, полноты, или сомкнутости полога. Нередко привлекаются различные показатели строения древостоев: период лесовозобновления, скорость изменения фитосоциальной структуры в эдификаторном ярусе, темпы изменения соотношения статуса преобладающей и сопутствующих пород, изменения структуры хозяйственно-функциональных категорий и разных фитосоциальных классов деревьев.

В числе лесоводственно-таксационных показателей используются изменения статистических показателей рядов распределения деревьев по ступеням крупности, соотношения среднего и текущего приростов (возраст количественной спелости) и др. Приведенный перечень включает практически полный набор понятий лесоводственно-таксационного арсенала оценки динамики насаждений.

Отдельный пакет показателей явления ФН составляют критерии, индицирующие генезис образующихся сообществ и «прописывающие» соответственно основные параметры направлений последующей переструктуризации насаждений.

Здесь важны напрямую такие лесоводственные показатели, как складывающийся тип возрастной структуры древостоя и соотношение возрастов преобладающей и сопутствующих пород, соотношение между давностью рубки исходного насаждения и возрастом преобладающей породы, соотношение между годом рубки исходного насаждения и годом пожара (в сосновом и лиственничном хозяйствах). Особое значение приобретает **возрастная структура участвующих пород и ее динамика**. Комплекс этих критериев является генерализующим при определении **специфики генетико-динамических рядов восстановительно-возрастных изменений лесных сообществ**.

При выявлении закономерностей возникновения начального лесного сообщества в практических и познавательных целях не обойтись без использования целого ряда геоботанических, экологических и общебиологических понятий (сукцессия, микрогруппировка, ассоциация, агрегация, ценопопуляция, синузия, парцелла, конкуренция, устойчивость, биоразнообразие и т.п.). В понятийной атрибутике рассматриваемого явления также такие понятия, как фитомасса, структура фитомассы (как насаждения в целом, так и структура фитомассы древостоя, отдельных его элементов), предельный возраст и возрастная структура хвои, листовой индекс, степень (балл) дефолиации, индекс состояния дерева и древостоя и т.п.

При рассмотрении вопросов ФН неизбежно использование общих закономерностей лесоводственно-таксационной динамики лесных сообществ. В этом отношении представляют интерес обобщенные законы и модели

динамики и строения лесных насаждений (В.Н. Третьяков, А.В. Тюрин, В.П. Воропанов, Н.П. Анучин, В.В. Кузмичев, Г.Е. Комин, а также некоторых специалистов по моделированию динамики древостоев: М. Корзухин, Ф. Семевский, Н.И. Казимиров, В.И. Семечкин и др.).

По представлениям М.Д. Корзухина и Ф.Н. Семевского (1992), единым закономерностям в общих чертах подчиняются траектории изменения всех важнейших лесоводственно-таксационных показателей древостоев. Эти представления исходят из известного «закона единства в строении насаждений» В.Н. Третьякова. Согласно этому закону запас фитомассы, сумма площадей сечений древостоя, общий урожай семян, масса ведущей части запаса древостоя изменяются с возрастом по законам куполообразных кривых. Изменение средней фитомассы дерева, средней высоты, среднего диаметра, общей листовой массы в насаждении, среднего урожая семян на дереве интерпретируется параболическими кривыми. Изменение густоты древостоя происходит по довольно сложным траекториям. Первоначально густота древостоя может возрастать. В последующем этот показатель снижается по плавной вогнутой кривой.

Улучшение условий произрастания, повышение биологического потенциала лесообразующей породы влечет за собой сокращение времени достижения максимальных значений массы среднего дерева, средних урожаев семян на дереве, площадей сечения, средних диаметров деревьев. По этим градиентам происходит увеличение значений общей фитомассы, общего урожая семян, суммы площадей сечений, массы ведущей части древостоя, средних высот и средних диаметров древостоев.

В развитии древостоев, различающихся исходной (стартовой) густотой, хорошо проявляется «эффект стягивания», который сводится к более интенсивному и более раннему самоизреживанию загущенных древостоев по отношению к более редким. В итоге на заключительный этап онтогенеза древостои приходят при определенной выравненности значений густоты. Эффект стягивания проявляется тем энергичней, чем лучше условия произрастания, чем выше у лесообразующей породы биологический жизненный потенциал.

Отмеченные закономерности носят всеобщий принципиальный характер. Более четко они проявляются в конкретных условиях районов, типов ландшафтов. Очевидно, что в конкретных лесорастительных районах насаждения каждой древесной породы будут характеризоваться определенными интервалами изменчивости всех показателей как в статике, так и в динамике. В каждом случае можно говорить о наличии определенных оптимумов и пессимумов.

Понятно, что приведенные общие закономерности в динамике насаждений в чистом виде распространяются лишь на однородные одновоз-

растные древостои. Ситуация существенно изменяется с усложнением структурной организации насаждений. И все же имеющие всеобщее значение закономерности будут проявляться, хотя и с определенными отклонениями. Мету трансформации этих закономерностей в силу различий структурной организации насаждений трудно определить физически измеряемыми критериями. Очевидно, что сегодня можно говорить лишь о направлениях и относительных скоростях трендов этих изменений в пределах действия факторов улучшения – ухудшения условий произрастания, большего-меньшего соответствия почвенно-гидрологическим условиям лесобразующей породе и т. д.

Разнообразие лесорастительных условий в типологическом, общегеографическом и ландшафтном отношениях, неодинаковые направления в лесовозобновительных процессах, обусловленные разными темпами накопления численности древесных растений, неодинаковыми соотношениями и взаимоотношениями пород, разнообразием возрастной структуры растительных группировок, делает число вариантов сочетаний слагаемых лесообразования и развития насаждений в любом регионе чрезвычайно многообразным.

Известна широкая амплитуда траекторий динамических рядов ФН после сплошных рубок (Б.П. Колесников, Н.П. Поликарпов, М.С. Соловьев, Н.А. Луганский, А.И. Бузыкин, В.Ф. Цветков, А.А.Макаренко, Н.Т.Смирнов, Р.М. Сбоева, С. Каразия, А. Кайрюкштис и др.). Наибольшее разнообразие вносят различия в составе пород и в густоте начальных сообществ. Исключительно изменчивы в так называемых вторичных лесах закономерности изменений соотношения пород в пологе, обусловленные как различиями в сроках их поселения, так и неодинаковыми темпами роста.

Существенны и значимы на хозяйственном уровне различия в ходе роста производных древостоев разной структуры. Это разнообразие означает существенные колебания сроков поспевания, биологической продуктивности и средообразующих функций насаждений. Варьируют сортиментная структура, товарность древостоев. Соответственно встает вопрос о разнообразии хозяйственных подходов к насаждениям разной структуры. Требуется большой набор мероприятий по оптимизации динамических рядов развития насаждений как на стадии их формирования, так и на нисходящей кривой онтогенеза – при переформировании насаждений. Исключительное значение приобретает история возникновения лесного сообщества. Именно с учетом генезиса насаждений могут быть реализованы наиболее эффективные и рациональные (прежде всего менее затратные) режимы лесовыращивания, в т.ч. целевые.

По существу, в каждом лесохозяйственном регионе можно говорить о возможном существовании некоего широкого континуального «веера рядов лесообразования». Ширина этого веера будет определяться разнообразием принятых на сегодняшнем уровне лесоводства типов лесорастительных условий, а также широтой хозяйственно значимых различий в динамике лесоводственно-таксационных показателей насаждений. Последнее позволяет выводить оценку лесообразовательного процесса на хозяйственно-экономический уровень.

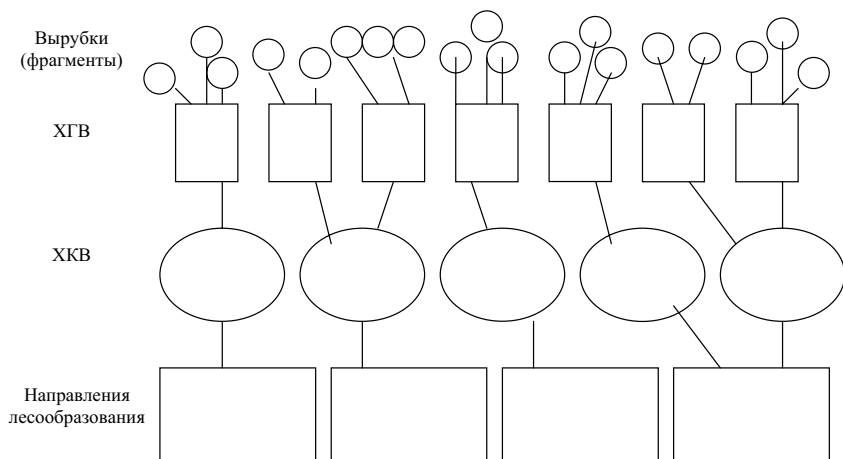
Генерализованные по массовым материалам и по результатам специальных региональных исследований параметры характерных и представительных лесообразовательных процессов предложено именовать **типами формирования насаждений** (Цветков, 1986, 1995а, 1995б, 1999, 2002). Идея типов формирования базируется на учении о системной природе и закономерностях динамики лесных биогеоценозов (В.Н. Сукачев, Н.В. Дылис, Л.Г. Раменский, В.В. Мазинг, С.М. Разумовский и др.). Во главе угла – обусловленность организованности ценозов прешествующими ценотическими ситуациями и условиями экотопа. Эти представления уходят корнями в идеи генетической, естественно-динамической и ландшафтно-географической детерминированности явления лесообразования. В основе лежит учение о генетической обусловленности восстановительно-возрастной динамики лесных ценозов Б.П. Колесникова (1961, 1974 и др.) и его последователей.

Генерализация множества вариантов предпосылок успешности лесовозобновления вывела автора на предложение выделять среди участков обезлесенных земель укрупненные и надежно диагностируемые таксономические единицы обезлесенных участков – **хозяйственных групп вырубок (ХГВ)**. Под ХГВ автор понимает совокупность вырубок (фрагментов вырубок) в одном типе лесорастительных условий (**ТЛУ**) с одинаковым сочетанием основных лесоводственно-экологических факторов возобновления леса: **численность, распространенность (встречаемость) жизнеспособного подроста предварительных генераций, обеспеченность источниками семеношения, развитость живого напочвенного покрова, лесной подстилки, а также характер и масштабы нарушения почвенного покрова механизмами**).

Основываясь на известном в общей экологии положении: гомогенность условий среды по трем ведущим факторам обеспечивает однородность происходящих в местообитании процессов не менее, чем на 85%-ном уровне значимости, исходили из того, что **каждая из выделяемых однородных по многим факторам ХГВ «открывает собой» достаточно определенный фитоценогенез** с характерным проявлением возобновительного процесса древесной растительности или определенный дина-

мический вариант формирования насаждений. Принадлежность участков к одной ХГВ означает **единообразие закономерностей формирования насаждений** при данных факторах лесовозобновления в конкретном типе леса, то есть достаточно предсказуемую траекторию формирования насаждений.

Комплекс площадей одноименных ХГВ в разных ТЛУ образует одну **хозяйственную категорию вырубок (ХКВ)**. Совокупность их при одинаковых сочетаниях факторов лесовозобновления в разных типах леса образует **однородную группу типов формирования насаждений (ГТФН)**. Дело в том, что, поскольку лесоводственная «весомость» факторов хозяйственного порядка в определении параметров формирования насаждений чаще всего оказывается более значимой, нежели разница в лесорастительных условиях экотопов, однотипные динамические (возобновительно-возрастные) ряды в разных исходных типах леса оказываются сходными. Систематизированный перечень хозяйственных групп вырубок, объединенных в **категории**, а затем используемых для определения **направлений лесообразования**, приводится на рисунке. Объединение категорий вырубок по сходству развития ситуаций открывает путь для дальнейшей генерализации участков вырубок **по направлениям лесообразования**. Единое направление лесообразования предполагает единообразие направления хозяйства по обороту рубки и главной породе.



Группировка вырубок по хозяйственным группам, категориям потенциала лесовозобновления и направлениям лесообразования

В совокупности зеленомошных групп типов сосняков и ельников европейской тайги на основе сочетаний указанных выше факторов лесовозобновления предложено различать 10 категорий вырубок, выводящих на пять направлений лесообразования (Цветков, 2005). Вырубки **I** категории образуют совокупность площадей, где формирование насаждений идет *из подростa, т.е. за счет предварительного возобновления хвойных пород (I направление* лесообразования).

Совокупность вырубок **II** категорий служит базой для *II направления* образования производных насаждений – *за счет успешного смешанного по генезису возобновления хвойных и лиственных пород.*

Вырубки **III, IV, VII** категорий образуют совокупность площадей, где реализуется *III направление* лесообразования – *несколько растянутое во времени последующее возобновление лиственных с небольшим участием хвойных.*

На вырубках **VI, VIII** категорий идет *успешное формирование лиственных насаждений* (березняков), на части площадей которых в последующем образуется второй ярус из ели (*IV направление*).

Вырубки **IX–X** категорий образуют совокупность площадей, где формирование производных насаждений проходит *при затрудненном последующем лесовозобновлении (в условиях заболачивания, захламления и залужения, трансформации и загрязнения экотопа) – V направление* лесообразования.

Установленное в оперативном порядке или при очередной инвентаризации соотношение хозяйственных групп и категорий вырубок составит надежную базу (с учетом экономических условий и эффективности лесоводственных решений) для планирования лесохозяйственных работ на ревизионный период, для установления оптимальных объемов лесных культур, рубок ухода и вариантов (систем) лесовыращивания в целом. На основе совокупностей площадей однородного направления лесообразования возможно формирование хозяйственных секций или форм хозяйства.

Идентификация хозяйственных групп вырубок, «открывающих» определенные типы формирования насаждений и направления лесообразования осуществляется при освидетельствовании мест рубки.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В.Д. Изучение смен растительного покрова // Полевая геоботаника. Т. III. Л., 1964. 222 с.

Бузыкин А.И. Формирование сосново-лиственных молодняков и рубки ухода в них // Состояние лесовозобновления и формирование молодняков на концентрированных вырубках.....Тезисы докл. всесоюз. совещ. Архангельск, 1971.С. 120–122.

- Воропанов П.В.* Ельники Севера. М.; Л., 1950. 178 с.
- Декатов Н.Е.* Мероприятия по возобновлению леса при механизированных лесозаготовках М.; Л., 1961. 278 с.
- Дылис Н.В.* Структура лесного биогеоценоза // Комаровские чтения М., 1969. С. 58–70.
- Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В.* Современные представления о структуре и динамике растительного покрова как основа для разработки методов сохранения видового разнообразия // Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России. М., 2000. С. 9–14.
- Колесников Б.П.* Генетическая классификация типов леса и ее задачи на Урале // Вопросы классификации растительности. Тр. Ин-та биологии УФ АН СССР. Свердловск, 1961. Вып. 27. С. 47–59.
- Колесников Б.П.* Генетический этап в лесной типологии и его задачи // Лесоведение. 1974. № 2. С. 3–20
- Корзухин М.Д., Семевский Ф.Н.* Синэкология леса. С.-Петербург, 1992. 192 с.
- Крышень А.М.* К разнообразию растительных сообществ вырубок // Проблемы лесоведения и лесоводства. Материалы третьих Мелеховских чтений. Архангельск, 2005. С. 24–27.
- Лебков В.Ф.* Теория строения древостоев и ее роль в оценке продуктивности лесов // Вопросы лесоводства. Т. 2. Красноярск, 1973. С. 90–104.
- Львов П.Н.* Об оценке успешности естественного лесовозобновления на европейском Севере // Тр. АЛТИ. 1971. № 29. С. 39–43.
- Мазинг В.В.* Что такое структура биогеоценоза // Проблемы биогеоценологии. М., 1973. С. 71–78
- Маслов А.А.* Динамика фитоцено-экологических групп видов и типов леса в ходе природных сукцессий заповедных лесов центра русской равнины // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1998. Т. 103. Вып. 2. С. 34–42.
- Маслов А.А.* Пространственно-временная динамика популяций лесных растений и проверка «карусельной модели» // Бюл. МОИП, Отд. биол. 2001. Т. 106. Вып. 5. С. 59–65.
- Мелехов И.С.* Основы типологии вырубок // Основы типологии вырубок и ее народно-хозяйственное значение. Архангельск, 1959. с. 3–19.
- Ниценко А.А.* Основные типы изменений растительного покрова и их классификация // Вестник ЛГУ. 1966. С. 63–74.
- Норин Б.Н.* Принципы организации фитоценологических систем как функционального ядра биогеоценозов (на примере растительности Субарктики) // Проблемы биогеоценологии. М., 1986. С. 54–57.
- Разумовский С.М.* Закономерности динамики биогеоценозов. М., 1981. 232 с.
- Раменский Л.Г.* Введение в почвенно-геоботаническое исследование земель. М., 1938. 620 с.
- Сеннов С.Н.* Рубки ухода за лесом. М., 1977. 160 с.
- Сукачев В.Н.* К вопросу о развитии растительности // Ботан. журн. 1952. Т. 37. № 4. с. 496–507.
- Цветков В.Ф.* Динамические ряды лесообразования в связи с рубками на Европейском Севере России // Вопросы лесоведения и лесоводства. Науч. труды МГУЛ. М., 1995а. № 274. С. 50–57.

Цветков В.Ф. Проблемы динамической типологии на Европейском Севере // Проблемы динамической типологии лесов. Тез. докл. Всерос. рабочего совещания. Архангельск, 1995б. С. 4–6.

Цветков В.Ф. Современное состояние лесовосстановления на Европейском Севере России // Ломоносов и научное наследие. Проблемы совершенствования лесопользования. Тез. докл. междунар. конф. Архангельск, 1996. С. 53–56.

Цветков В.Ф. Направления лесовосстановительных процессов на вырубках сосняков Кольского полуострова. Тез. докладов отчетной сессии по итогам НИР за 1972 год. Архангельск, 1972. С. 5–8.

Цветков В.Ф. О направлениях процессов формирования сосновых молодняков Мурманской области // Естественная среда и биолог. ресурсы Европейского Севера. Л., 1975. С. 55–69.

Цветков В.Ф. Типы формирования насаждений на вырубках сосновых лесов Мурманской области // Лесоведение. 1986. № 3. С. 3–18.

Цветков В.Ф. К биогеоценотической структуре типа леса на Севере // Труды XI Съезда РГО. Т. 8. СПб., 2000а. С. 69–73.

Цветков В.Ф. О динамике типа леса в связи со сплошнолесосечными рубками на Севере // Труды XI Съезда РГО. Т.8. СПб. 2000б.С. 73–75.

Цветков В.Ф. Сосняки Кольской лесорастительной области и система ведения хозяйства в них. Архангельск, 2002. 380 с.

Цветков В.Ф. Вопросы лесовосстановления на Европейском Севере // Некоторые вопросы лесоведения и лесоводства на Европейском Севере России. Сб. науч. работ кафедры лесоводства и почвоведения АГТУ. Архангельск, 2005. С.29–76.

Чибисов Г.А. Ускоренное выращивание ельников в Европейско-Уральской зоне // Лесохоз. инф. ЦБНТИлесхоз. М., 1990. № 2. С. 1–48.

Шенников А.П. Введение в геоботанику. М., 1964. 448 с.

СТАЦИОНАРНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ В ГЕОБОТАНИКЕ

Л.П. Рысин

Институт лесоведения РАН, Московская область

Стационарные исследования растительности имеют давнее начало, длительную историю и связаны с именами многих крупнейших ученых-естествоиспытателей, среди которых одно из первых мест занимает В.Н. Сукачев. Почти 100 лет назад он опубликовал разработанную совместно с сотрудниками (Сукачев и др., 1909) «Программу для ботанико-географических исследований. Леса, луга и болота». Задачи, поставленные в этой программе таковы, что решать их можно было только посредством стационарных наблюдений. В 1914 г. В.Н. Сукачев организовал в Новгородской губернии Княжесворский луговой стационарный пункт и стал его руководителем. Во введении к отчету этого пункта он писал: экскурсионные почвенно-ботанические исследования луговых угодий, «входя в соприкосновение с теми или иными сообществами лишь на короткое время, в большинстве случаев не в состоянии осветить их жизнь достаточно глубоко. Последнее может быть достигнуто лишь при помощи изучения растительных сообществ и условий их существования в течение всего вегетационного периода и в продолжении ряда лет» (Сукачев, 1916. с. 1–2). В своей дальнейшей научной жизни В.Н. Сукачев был не только путешественником, но и неутомимым пропагандистом и организатором стационаров в самых разных районах страны.

Предлагая использовать для изучения природы биогеоценологический подход, он писал: «Чтобы управлять процессами, идущими в биогеоценозе, надо их знать, надо знать все условия, влияющие на них. Поэтому основным объектом нашего изучения должны быть процессы круговорота вещества и энергии в биогеоценозе и все условия, их определяющие. Отсюда вытекает, что такое изучение должно быть комплексным, т.е. фито-, зоо-, педо- и климатологическим и в то же время динамическим. Это может достигаться лишь *длительным стационарным изучением*» (Сукачев, 1949, с. 5; *выделено мною* – Л.Р.). Будучи геоботаником и прекрасно понимая роль растительности в природных сообществах, В.Н. Сукачев считал, что геоботанические исследования в сочетании с изучением условий местообитания должны быть стержнем стационарных исследований в целом.

Став во главе Института леса АН СССР, а позднее – Лаборатории лесоведения АН СССР, В.Н. Сукачев активно содействовал организации стационаров в ряде районов страны: под Москвой (Серебрянборское опытное лесничество), в Воронежской области (Теллермановское опыт-

ное лесничество), в Западном Казахстане (Уральский стационар), в Северном Прикаспии (Джаныбекский стационар), в Калмыкии (Аршань-Зельменский стационар), в Вологодской и Ярославской областях, в Бурят-Монголии, Якутии и др. Обязательным условием таких исследований В.Н.Сукачев считал их комплексность.

Следуя взглядам В.Н.Сукачева, Институт лесоведения РАН придает стационарным исследованиям приоритетное значение, сохранив часть старых стационаров и открыв несколько новых. Большая продолжительность наблюдений обеспечила получение важной информации по многим биологическим проблемам, как теоретическим, так и прикладным.

В триаде основных категорий исследовательских работ (экспедиционные, стационарные, лабораторные) многолетние наблюдения, проводимые на стационарах, будут сохраняться всегда, потому что только с их помощью можно решать многие вопросы. Планируемая длительность зависит от поставленной задачи и во многих случаях можно с уверенностью сказать, что чем продолжительнее наблюдения, тем ценнее результат.

Вот конкретный пример. В опытном Серебряноборском лесничестве по инициативе и непосредственному участию акад. В.Н. Сукачева в середине 50-х годов прошлого столетия в различных типах лесах были заложены постоянные пробные площади для наблюдения за динамикой лесных ценозов. В первоначальном обследовании выбранных участков леса помимо геоботаников принимали участие почвоведы, зоологи, микробиолог, альголог; в дальнейшем наблюдения состояли в основном в периодической паспортизации всех деревьев в пределах площадей, обстоятельном учете подроста, фиксировании изменений в составе и структуре нижних ярусов растительности. К настоящему времени продолжительность наблюдений на первых постоянных площадях составляет 50 лет, а на площадях, заложенных позднее, – 30–40 лет. Полвека в жизни леса – срок относительно небольшой, но тем не менее мы выявили основные динамические тенденции. Вместе с тем появились новые вопросы, на которые мы пока не можем дать уверенный ответ.

К числу «старейших» наблюдаемых объектов принадлежат пробные площади, заложенные в нескольких типах сложных сосняков на надпойменных террасах р. Москвы. В сосновых лесах со вторым ярусом из широколиственных пород и густым подлеском нет жизнеспособного соснового подроста; это обстоятельство делало непонятным как их происхождение, так и будущее. В.Н. Сукачев полагал, что такие леса своим существованием обязаны периодически повторяющимся пожарам и к естественному воспроизводству неспособны. Напротив, Г.Ф. Морозов, отмечая широкое распространение дубовых лесов там, где прежде росли сосняки,

считал, что эта смена произошла в результате рубок и что со временем часть соснового подроста сможет пройти сквозь полог дуба и стать основой древостоя следующего поколения. Наши многолетние наблюдения (Рысин, Савельева, 1994, 2000) показали правоту В.Н. Сукачева. Например, в сосняке с липой разнотравном, хотя запас сосны продолжал увеличиваться в течение всего периода наблюдений (с 1957 г.), очевиден распад сосновой части древостоя при полном отсутствии его воспроизводства. Напротив, липа постепенно усиливала свое значение и уже приобрела функции создателя. Численность липы, первоначально входившей во второй ярус древостоя, увеличилась вдвое, средний диаметр вырос с 21 до 28 см, а средняя высота – с 20 до 26 м, причем часть липы уже вышла в первый ярус. За счет успешно растущего подроста сформировался ярус более молодой липы, количество которой с каждым годом увеличивалось. Сумма площадей сечений липы выросла с 0,9 до 6,1 м²/га, а суммарный запас стволовой древесины – с 9 до 53 м³/га. От запаса сосны это составляет всего лишь десятую часть, но тенденция совершенно очевидна. Число растущих здесь же столетних берез сократилось вдвое, а прирост не покрывает убыль. Липа доминирует и в составе возобновления. Очевидно, что в будущем она займет в составе древостоя место сосны. Изменения в составе нижних ярусов растительности связаны в основном с разрастанием липы. С одной стороны, многие светолюбивые виды растений, которые мы наблюдали вначале, выпали из состава яруса. С другой – происходит некоторая «мезофитизация» напочвенной растительности, проявляющаяся в увеличении проективного покрытия и встречаемости типичных мезофитов. Эксперимент с определением почвенного запаса семян позволил заглянуть в прошлое этого участка леса. Был сделан вывод, что ранее лес был разрежен, в нем был совершенно иной световой режим, допускающий успешный рост светолюбивых видов, явно несвойственных исходной для этого местообитания растительности (Рысин, Рысина, 1965). Липу перестали рубить, в лесу больше не пасется скот, в результате чего чуждые виды постепенно выпадают из состава растительного покрова. Идет процесс, который можно назвать «антропогенно-демутационным», причем относящимся к категории «эндоэкогенных» (лес восстанавливается, меняясь в результате своей собственной жизнедеятельности, но первоисточником этих изменений является человек).

В сосняке с дубом лещиновом разнотравном дуб не растет столь успешно, как липа, но тем не менее также образует второй ярус (средняя высота 13–14 м) и в совокупности с растущей под его пологом лещиной также создает затенение настолько сильное, что естественное возобновление сосны исключено. Поскольку дуб на 50–60 лет моложе сосны, то надо полагать, он поселился под сосновым пологом тогда, когда послед-

ний стал менее сомкнутым. Отпад сосны за период наблюдений составил 25% от первоначального числа стволов, у дуба – около 15%. При этом если у сосны еще в 1974 г. намечилось четкое сокращение и суммы площадей сечений, и запаса стволовой древесины (с 357 до 308 м³/га), то у дуба наблюдалась противоположная тенденция – сумма площадей сечений увеличилась с 5,3 до 8,5 м²/га, а запас стволовой древесины – с 32,6 до 63,3 м³/га. Потеря стволового запаса сосны полностью восполняется за счет прироста лиственных пород, в результате чего общая величина стволовой древесины стабильно находится на одном и том же уровне (около 400 м³/га).

Характерная деталь подпологовой растительности – разрастание крупномерной (диаметр более 6 см) рябины, что присуще многим участкам леса; за время наблюдений ее численность увеличилась в 10 раз. В целом видовой состав подлеска почти не изменился, хотя несколько трансформировалось ценотическое значение отдельных пород. Не произошло существенных изменений и в структуре травяно-кустарничкового покрова – сохранили свое высокое обилие черника, вейник тростниковый и ландыш. Исчезли ксерофиты – брусника и овсяница овечья, но, напротив, появились воронец колосистый, копытень, кислица, бор развесистый, осока волосистая, сныть, голокучник Линнея, ветреница лютичная, герань лесная, звездчатка жестколистная. Таким образом, и здесь происходит мезофитизация, которую мы объясняем увеличением затенения. С 15 до 5% уменьшилось проективное покрытие мохового покрова; изменился его видовой состав.

Почвенный запас семян менее разнообразен, чем в сосняке с липой. По-видимому, и здесь лес ранее был менее густым и, возможно, являлся местом выпаса скота. В будущем сосну сменит дуб, который, выйдя из-под соснового полога, ускорит свой рост и улучшит развитие; надо полагать, что его рост будет соответствовать уже не IV классу бонитета, как в настоящее время, а II.

В начале наших наблюдений на территории Серебряноборского лесничества были и простые сосняки – черничники и брусничники, но к настоящему времени они трансформировались (или трансформируются) в сообщества иных типов. Сосна пока сохраняет положение эдификатора, не имея конкурентов, но лиственные породы уже создали второй, хотя и разреженный, ярус древостоя. В сосняке-черничнике более 40 лет назад бесспорным доминантом в покрове была черника; теперь ее участие в формировании яруса сократилось до 5% (вместо прежних 60%). Значительно меньше стало брусники, вейника тростникового; исчезли вереск, кошачья лапка, овсяница овечья, вейник наземный; почти сплошь разрослась кислица. Появились кочедыжник женский, сныть,

звездчатка жестколистная, голокучник Линнея, майник, живучка, вербейник обыкновенный. Таким образом, виды-ксерофиты уступили место типичным мезофитам. Можно предположить, что рубками и интенсивным выпасом скота дуб и липа здесь были полностью (или почти полностью) истреблены, и только сейчас они постепенно возвращаются в свои прежние местообитания.

На обследованной территории есть участки, где распад сосновой части древостоя принял катастрофический характер и составил 40–45% по сравнению с началом наблюдений (1969 г.). Через два-три десятилетия здесь останутся только отдельные сосны, возвышающиеся над пологом лиственных деревьев, которые в отличие от сосны достаточно устойчивы и увеличивают свою численность (береза – в 2, липа – в 5 раз). Липа преобладает и в составе подростка; встречаются также дуб, клен остролистный и даже ель, но совершенно отсутствует сосна. В перспективе формируется березово-липовый лес с многопородным подростком, в котором помимо рябины, также быстро увеличивающей свое обилие, будут расти лещина, черемуха, жимолость, бересклет бородавчатый, крушина, бузина, ирга. Местами кустарники создают почти непроходимые заросли.

В сосняках брусничниках отпад сосны составил около 35%, причем место сосны занимает береза, в настоящее время растущая во втором ярусе (на участке, где длительное время ведутся наблюдения, ее численность увеличилась в 8 раз, а запас стволовой древесины – в 30 с лишним раз). И здесь разрастается кислица, занимая место прежнего доминанта – брусники. Лес меняется в направлении березняка с пологом из крупномерной рябины; вполне вероятно, что эта замена произойдет через 40–50 лет.

В том же направлении и примерно таким же темпом трансформируются участки сосняков с сильно задернованной поверхностью почвы, ранее подвергавшиеся интенсивному выпасу. Лиственные породы, которые сейчас формируют второй ярус древостоя, в дальнейшем будут играть все большую роль. Подроста сосны нет вовсе, но если раньше его появлению препятствовало сильное задернение (всходы «зависали» в дернине и погибали), то теперь неблагоприятным фактором будет усиливающееся затенение. Появились виды, которых прежде не было: кочедыжник женский, осока пальчатая, щитовник мужской, сныть, осока волосистая, ожика и др. Все еще удерживаются представители лугово-лесной флоры: душистый колосок, ежа сборная, короставник, щучка и др., но их ценотическое значение уже минимально.

Трудно поверить, что сосновые леса в традиционных местах их обитания (на песчаных и супесчаных почвах речных террас) сменяются лиственными лесами, но выявленные тенденции в сукцессионной динамике лесов свидетельствуют об этом достаточно убедительно. Более того, можно

предположить, что формируются леса, которых никогда раньше не было. Сосновые леса возникали и поддерживались не только благодаря человеку. Был еще один мощный фактор, который в центре Русской равнины за последние десятилетия почти полностью устранен, – периодически проходящие по лесам пожары, как верховые, так и низовые. Горят сфагновые болота, но пожары в лесах очень быстро гасят – при современной густой заселенности и застроенности это необходимо. Прежде пожар в лесу был явлением естественным, нередко его причиной была молния. Верховые пожары создавали поверхности, открытые для заселения лесом, сосна принадлежит к числу пионерных пород. Низовые пожары устраняли растительность нижних ярусов, мешавшую появлению и успешному развитию соснового подроста. Теперь огонь, игравший прежде столь значительную роль в жизни хвойных лесов, выпал из числа действующих факторов. Дальнейшие наблюдения на постоянных пробных площадях покажут, как будут меняться сосновые леса в последующие годы.

Возможно, кого-то удивит сделанный нами вывод о неустойчивости многих сосновых лесов на территории центра Русской равнины. Но тогда тем более удивительным будет предположение (Абатуров, Антюхина, 2000) о том, что столь же неустойчивыми могут быть и еловые леса. Обследовав большое число ельников в Подмоскowie, используя результаты стационарных наблюдений, А.В. Абатуров на основании явной одновозрастности еловых древостоев считает, что они имеют искусственное происхождение. Разновозрастные ельники встречаются крайне редко и поэтому изучение их динамики представляет особый интерес. Тщательный анализ древостоя и возобновления на одном из таких участков привел А.В. Абатурова к выводу, что даже при сохранении имеющегося елового подроста и выходе его в древесный ярус ель в будущем сохранит только свое присутствие, но не господство в древесном ярусе. Ныне растущие деревья ели, дуба, березы, осины выпадут, а их место займет липа, перспективный подрост которой сейчас наблюдается повсеместно; возможно, ей будет сопутствовать клен остролистный (Абатуров, Меланхолин, 2004). Надо сказать, что ранее подобную точку зрения высказывал и С.Ф. Курнаев (1968, 1980), считавший, что формирование так называемых субнеморальных и неморальных ельников связано с массовой вырубкой липы и интенсивным выпасом в лесу и что при устранении действия этих факторов можно ожидать формирования второго яруса из липы. Очевидно, что только дальнейшие исследования смогут дать ответ на вопрос относительно будущего еловых лесов.

Наблюдения на постоянных пробных площадях в течение многих лет ведутся нами и в лиственных лесах Подмоскowie (Рысин и др., 1999). Одним из объектов этих наблюдений является липняк ширококотравно-волоси-

стоосоковый (характерный и весьма распространенный тип формации липовых лесов). За 40 лет наблюдений отпад по числу деревьев составил 35%, причем запас стволовой древесины продолжал расти и только в последние годы стал снижаться. Выпали и те немногие деревья дуба и клена остролистного, которые ранее входили в состав древостоя; теперь это чистый липняк. Нет никаких признаков, которые указывали бы на смену липы какой-либо иной древесной породой. Практически никаких существенных изменений не произошло в мощно развитом травяном покрове; отмеченные различия имеют, скорее, флюктуационный, а не сукцессионный характер. Однако анализ почвенного запаса семян показал, что ранее этот ярус имел иной облик. Так, например, было обнаружено большое количество семян зверобоя, в настоящее время почти не встречающегося. По-видимому, древостой был менее сомкнут, здесь выпасался скот и в составе травяного покрова было немало лугово-лесных видов. Другие участки липовых лесов, наблюдавшиеся нами также в течение длительного времени, практически не имели отличий от пробной площади, которую мы рассматриваем как эталонную. В соответствии с существующими лесоводственными канонами мы должны признать эти липняки производными (точнее, устойчиво-производными) от еловых лесов, но выводы, сделанные А.В. Абатуровым (о них шла речь выше), не дают нам права на однозначное решение этого вопроса. Впрочем, и А.В. Абатуров, признавая, что сейчас липняки значительно устойчивее сосняков и ельников, считает, что они не станут конечной стадией естественного развития наших лесов, поскольку они слабо возобновляются семенным путем и со временем превращаются в редины с единичным участием перестойной ели и подлеском из лещины.

Одним из объектов исследований был участок дубового леса; наблюдения в нем ведутся уже более 50 лет. Относительно малая сбежистость стволов дуба свидетельствует, что деревья росли в сомкнутом, а не в разреженном древостое. Выше уже излагалась точка зрения, согласно которой дуб своим распространением в значительной степени обязан человеку, а в настоящее время сокращает свою численность. Динамика древостоя на наблюдаемом участке подтверждает это мнение. Только после 1974 г. усохло 40% дубов, причем отпад идет в основном за счет господствующей части древостоя. Ухудшается общее состояние дуба; здоровых деревьев практически не осталось. Зато в полтора раза стало больше липы, к тому же она интенсивно возобновляется. Состав и структура травяного покрова за годы наблюдений почти не изменились, но прежде этот ярус был иным. Можно предполагать в будущем постепенную смену дубняка липняком, и она вновь будет примером антропогенно-демутационного процесса.

Трудно сделать вывод о будущем современных березняков, хотя бы уже потому, что в большинстве своем они еще очень молоды и поэтому

устойчивы. Многие березняки сформировались в военные и послевоенные годы на забрасываемых пашнях и огородах. Наблюдения на пробных площадях говорят о том, что они будут сохраняться еще в течение длительного времени даже в условиях интенсивного техногенного загрязнения и высоких рекреационных нагрузок. Однако в ряде случаев общее состояние березы постепенно ухудшается – все большее число деревьев из здоровых становятся ослабленными и сильно ослабленными. Там, где в березняках в составе древостоев или возобновления есть липа, она будет постепенно усиливать свои позиции и вполне возможно, что когда-нибудь заменит березу (Леса Москвы, 2001).

Осиновые леса встречаются сейчас довольно часто участками разных размеров. Заложив свыше 40 лет назад постоянную площадь в осиннике, мы были убеждены, исходя из общего состояния осины, массово пораженной грибными заболеваниями, что она скоро выпадет из состава древостоя и сменится сопутствующими ей дубом и березой, но этого не произошло. В период с 1974 по 1999 г. выпало примерно 44% деревьев осины, но почти столь же интенсивным был отпад березы (38%), а количество дуба сократилось на 65% (Леса Москвы, 2001). Стабильность в течение периода наблюдений сохраняет травяной покров, хотя прежде, когда этот лес использовался для выпаса скота, в нем видную роль играли лугово-лесные злаки и разнотравие. Почвенный запас семян тут особенно велик (на квадратном метре при проращивании появилось около 1900 всходов), причем и здесь особенно обилён зверобой. Были отмечены также вероники дубравная и лекарственная, мятлик обыкновенный, осока волосистая (сейчас этот вид доминирует в покрове), ожика волосистая, земляника, фиалка собачья, горлец и другие виды. Трудно предсказать будущее осинников; скорее всего, без хозяйственного вмешательства они сменяются зарослями лещины, которая сейчас формирует не слишком густой подлесок.

Приведенные примеры показывают, что некоторые давно уже ставшие привычными для лесоведения положения (сосна устойчиво растет на песках, ель со временем восстановится в производных лиственных лесах и др.) нуждаются в критическом пересмотре. Результаты стационарных исследований, с одной стороны, ставят перед нами новые вопросы, а с другой – позволяют на них ответить

ЛИТЕРАТУРА

Абатуров А.В., Антюхина В.В. Динамика ельников на территории лесопаркового защитного пояса Москвы // Динамика хвойных лесов Подмосковья. М., 2000. С. 86–115.

- Абатуров А.В., Меланхолин П.Н.* Естественная динамика леса на постоянных пробных площадях в Подмосковье. Тула, 2004. 334 с.
- Курнаев С.Ф.* Основные типы леса средней части Русской равнины. М., 1968. 358 с.
- Курнаев С.Ф.* Теневые широколиственные леса Русской равнины и Урала. М., 1980. 315 с.
- Леса Москвы (коллектив авторов). М., 2001. 148 с
- Рысин Л.П., Рысина Г.П.* Почвенный запас семян травянистых растений в лесу и факторы, влияющие на их прорастание // Леса Подмосковья. М., 1965. С. 5–27.
- Рысин Л.П., Савельева Л.И.* Динамика сосновых лесов на террасах р.Москвы. //Бюл.МОИП. Отд.биол. 1994. Т. 99. вып.6. С. 92–99.
- Рысин Л.П., Савельева Л.И., Полунина М.А.* Динамика лиственных лесов в Подмосковье // Бюл.МОИП. Отд. биол. 1999. Т. 104. Вып.4. С.22–28.
- Рысин Л.П., Савельева Л.И., Полунина М.А.* Динамика сосновых лесов на территории опытного Серебряноборского лесничества // Динамика хвойных лесов Подмосковья М., 2000. С. 110–129.
- Сукачев В.Н.* Задачи стационарного фитоценологического изучения дубового леса и некоторые общие результаты его // Уч. зап. ЛГУ. Сер. биол. наук, 1949. № 92. Вып. 17. С. 3–12.
- Сукачев В.Н., Арапов Б.А., Короткий М.Ф., Филатов С.М., Юрьев М.М.* Программа для ботанико-географических исследований. Леса, луга и болота. Псков, 1909. 56 с.
- Сукачев В.Н. Савенкова А.И., Наливкина Е.В.* Княжедворский луговой стационарный пункт в 1914 и 1915 г. // Материалы по организации и культуре кормовой площади. Пг., 1916. Вып. 14. 91 с.

МЕХАНИЗМЫ ДИНАМИКИ ЛЕСНОГО СООБЩЕСТВА В ФАЗЕ КЛИМАКСА НА ПРИМЕРЕ ОЛИГОТРОФНОГО СОСНЯКА ПУШИЦЕВО-СФАГНОВОГО

А.А. Маслов

Институт лесоведения РАН, Москва
am_pyrola@mail.ru

Вопрос о том, как протекают процессы динамики в коренных сообществах олиготрофных лесных болот, какие природные факторы могут вывести их из равновесного состояния в отдельные годы (десятилетия), представляет большой интерес для теории фитоценологии. Геохимическая и гидрологическая автономность таких болот облегчает анализ причин динамики. Кроме того, исторический тренд формирования болот на протяжении столетий может быть установлен по данным ботанического анализа торфа. Однако краткосрочные флуктуации, протекающие без существенной смены видового состава, могут не находить должного отклика в составе торфяной залежи и выявляются только по результатам прямых наблюдений на постоянных пробных площадях.

Сосняк на олиготрофном лесном болоте был выбран для долговременных наблюдений в 1979 г. при создании сети постоянных площадей слежения за динамикой заповедных лесных сообществ Московской области (Маслов, 1990). Неизменность видового состава сообщества на протяжении нескольких тысяч лет подтверждается данными ботанического анализа торфа (Березина и др., 2001). Поэтому ожидалось, что в общем ряду типов леса сосняк на болоте будет являть собой образец устойчивости и минимальной флуктуационной изменчивости. Неожиданно в течение нескольких лет на болоте наблюдалось массовое усыхание сосен. Вне пробной площади этот процесс имел местами сплошной характер. Одновременно с гибелью сосен появился и стал быстро развиваться подрост березы пушистой (*Betula pubescens*). Заметные изменения были отмечены и в нижних ярусах (Маслов, Петерсон, 1999). Дальнейшей целью исследований было выявление причин и механизмов столь быстрых динамических изменений (Маслов, 2001а, б).

Характеристика объекта исследований

Олиготрофное лесное болото близ д. Волково (Звенигородский лесхоз Московской обл.) имеет площадь 14 га и располагается в неглубоком бессточном понижении на высоком водоразделе реки Москвы. По гидрологическим свойствам оно относится к омбротрофным (верховым) болотам

с преимущественно атмосферным типом водного питания. Торфяная залежь на большей части болота имеет мощность 100–120 см. По данным споро-пыльцевого анализа, формирование залежи началось 9 тысяч лет назад (Березина и др., 2001). Нижние слои торфа представляют остатки осок, папоротников, древесины березы (низинная стадия). Довольно быстро низинная стадия формирования болота сменилась на переходную, а затем – на верховую, так что верхние 90–100-см залежи сформированы сфагновыми мхами, пушицей (*Eriophorum vaginatum*), кустарничками и сосной. Эти же виды формируют покров и в настоящее время.

Возрастная структура и динамика соснового древостоя

Возрастная структура чисто соснового древостоя в 1981 г. – условно разновозрастная, унимодальная. Пик возобновления приходится на 1871–1900 гг. (рис. 1). Появившийся в этот период самосев имел хорошие радиальные приросты. В эти же годы более старые угнетенные сосны резко ускорили рост, что происходит обычно при изреживании древостоя. На рубеже XIX и XX веков возобновление почти прекратилось (рис. 1). Одновременно резко упали приросты у более старых сосен. Во многом это объясняется высокой плотностью насаждения после смыкания крон деревьев – в 1981 г. число живых стволов на гектар составляло 1500.

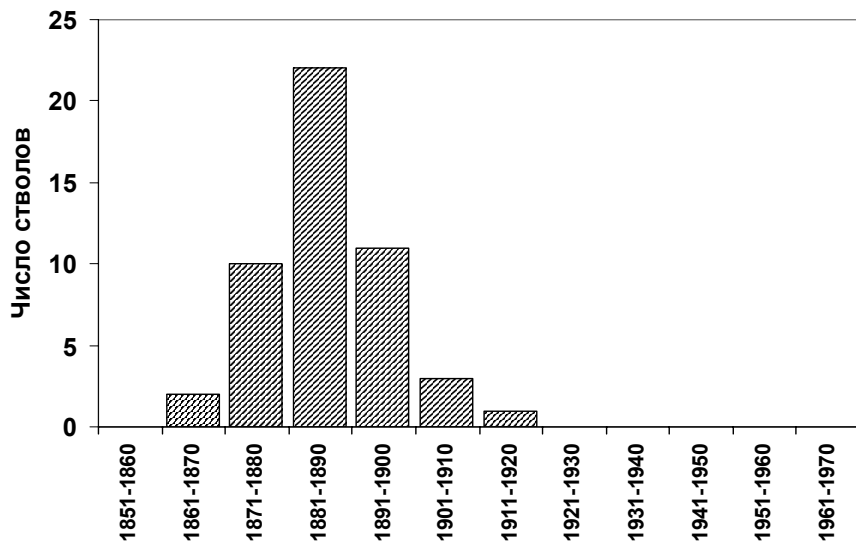


Рис. 1. Возрастная структура древостоя сосняка сфагнового по состоянию на 1981 г.

Начиная с 1982-го и вплоть до 1992 г. в сообществе протекала вспышка большого соснового лубоеда (*Blastophagus piniperda*), в результате чего число живых стволов сосны на постоянной пробной площади уменьшилось в 3 раза – с 1500 до 490 на га (рис. 2а). Сумма площадей поперечного сечения стволов уменьшилась более чем в 2 раза – с 22,8 до 9,1 м² на га (рис. 2б). В период вспышки радиальный прирост у поврежденных (но впоследствии выживших) деревьев падал почти до нуля, но с окончанием вспышки прирост таких деревьев восстановился. Многие сосны, особенно менее пострадавшие от атак лубоеда (вероятно, в силу физиологических особенностей), с окончанием вспышки не только восстановили приросты, но и увеличили их по сравнению с уровнем предшествующих десятилетий. Именно этим объясняется гораздо меньшее снижение суммы площадей поперечного сечения стволов по сравнению со снижением числа деревьев, а за пятилетку (1996–2001) – и увеличение данного показателя (рис. 2).

Насекомые-фитофаги как фактор динамики древостоя

В годы начала наблюдений (1979–1980) текущий отпад деревьев в насаждении не превышал нормы (1% по запасу), а среди факторов ослабления главными были угнетение, рак ветвей и смоляной рак-серянка ствола (возбудитель – *Peridermium pini*). Начиная с 1982-го и вплоть до 1992 г. в текущем отпаде деревьев полностью доминировал большой сосновый лубоед. В восточной части лесного болота отпад деревьев носил массовый характер — погибло более 90% сосен (Маслов, 2001а).

Все годы вспышки лубоед проявлял себя как первичный вредитель (данные Ю.В. Петерсона), плотно обрабатывая небольшую по высоте зону в нижней части ствола и оставляя затем дерево вторичным видам (*Polygraphus poligraphus*, *Sirex juvencus*, *Blastophagus minor*). Последний вид (малый сосновый лубоед) на единичных деревьях имел высокую численность одновременно с большим сосновым лубоедом.

Нападению подвергались как угнетенные, так и совсем здоровые деревья верхнего полога. При этом попытки связать предпочтения лубоеда с возрастом или размером деревьев, их жизненным состоянием не получили статистического подтверждения.

Чтобы найти причины вспышки, был проведен анализ *климатических характеристик* по данным метеопоста «Звенигород». Удалось показать, что отпад деревьев в результате вспышки лубоеда проходил тремя волнами (1982–1985, 1987–1990 и 1992 гг.), и эти волны развития лубоеда приурочены к сериям сухих лет. Не меньшее значение имели погодные условия мая — в 1988 и 1992 г. май был аномально сухим и теплым (Рудичева, 1992). Попытки поселения и гибель сосен в результате поселения лубоеда в 1992 г. наблюдались нами и в других типах сосняков (Маслов, 2001а).

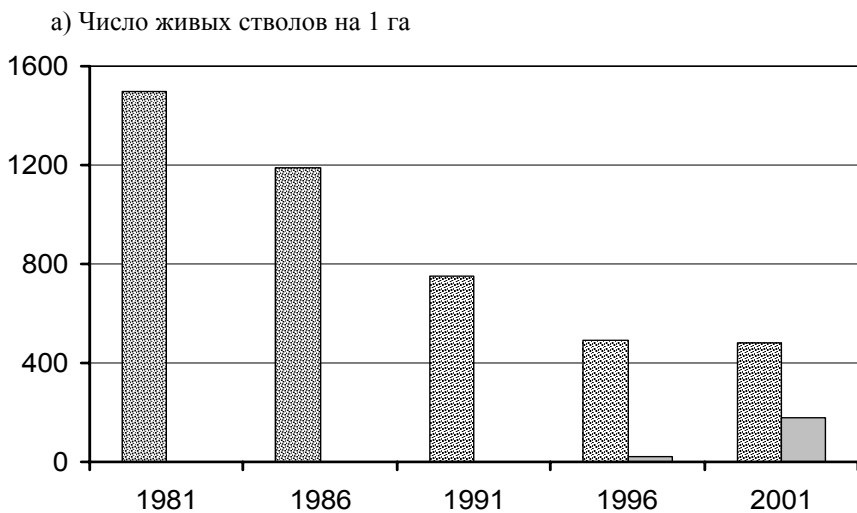


Рис. 2. Динамика древостоя сосняка сфагнового за 1981—2001 гг.

Погребение корневой шейки как первичный фактор ослабления сосен

В поисках более общей причины ослабления древостоя сосны (способствующей возникновению вспышек лубоеда) мы обратили внимание на гипотезу В.Н. Сукачева (1905), согласно которой на верховых болотах нарастание сфагнома приводит к постепенному погребению корневой шейки и корневых систем, в результате чего они лишаются доступа к кислороду. Происходит постепенное ослабление, и болотные сосны гибнут раньше, чем деревья на суходоле. Детальные данные о погружении сосен в торфяную толщу были опубликованы в малоизвестной работе А.Д. Дубаха (1927).

Для проверки гипотезы Сукачева глубина залегания корневой шейки была измерена в трех разных выборках: а) выжившие сосны, б) деревья, погибшие в ходе самой сильной волны усыхания, в) сухие деревья из зоны почти сплошной гибели в восточной части болота. Измерения проводились в сентябре 1998 г. Оказалось, что корневая шейка у большинства деревьев находилась не только под слоем сфагнома, но и под водой. У живых деревьев средняя глубина залегания составляла 23,5 см (рис. 3). У деревьев, погибших на пробной площади в 1991–1995 гг., средняя глубина залегания на 6 см больше и составляла 29,9 см. В зоне массовой гибели древостоя вне пробной площади средняя глубина залегания составляла 34 см. При этом средние значения глубины залегания корневой шейки по всем трем выборкам достоверно отличаются по критерию Стьюдента с вероятностью 95%. Интересно, что моды распределения глубин у деревьев, погибших на пробной площади, и в зоне массовой гибели, совпадают и составляют 30–35 см. Однако в зоне массовой гибели кривая распределения идет дальше вправо, и здесь присутствуют сосны с глубиной залегания корневой шейки 45–55 и даже 59 см.

Характер возобновления древесных пород

Начиная с 1984 г. с завершением первой волны гибели сосен в сообществе наблюдались появление и быстрый рост подроста березы пушистой. Следует подчеркнуть, что и до вспышки лубоеда мы наблюдали на болоте всходы сосны и березы (нередко в большом количестве), однако все эти всходы погибали на 1–3-й год после появления. После массовой гибели сосен в 1983–1984 гг. имевшиеся в сообществе всходы березы пошли в рост, в первую очередь на приствольных повышениях и на месте упавших стволов, погрузившихся в сфагнум.

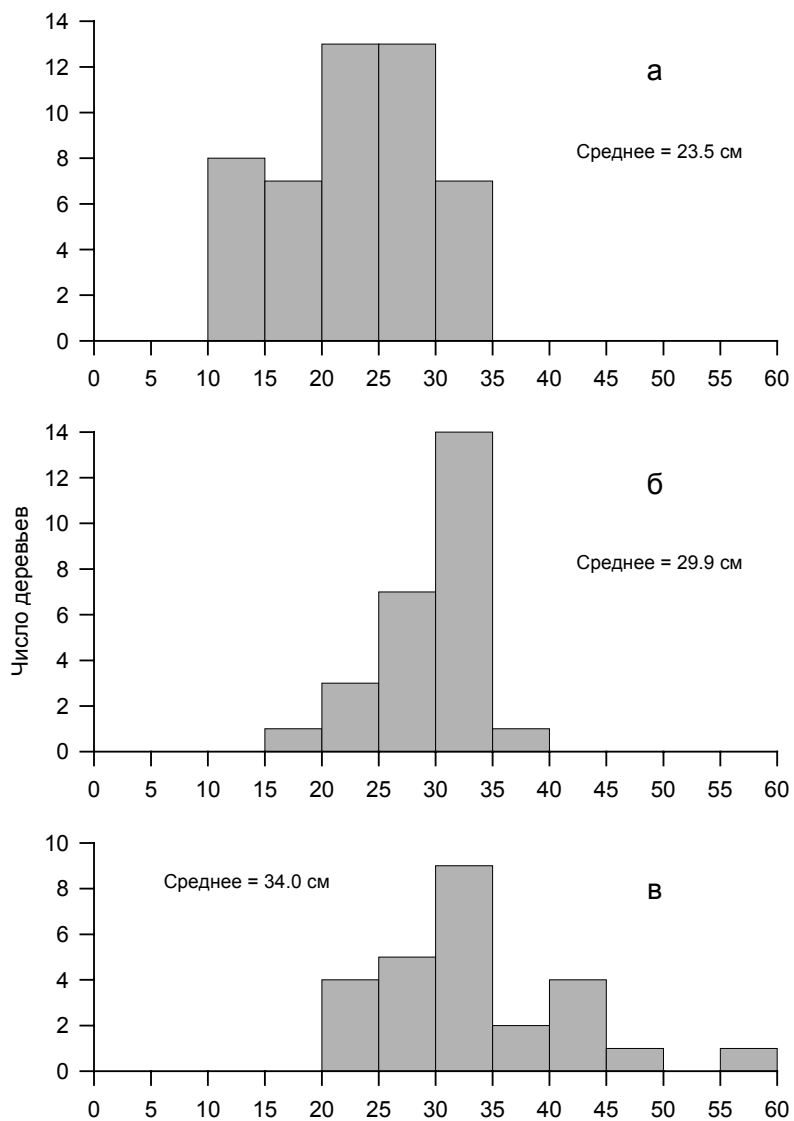


Рис. 3. Глубина залегания корневой шейки у болотных сосен:

a — деревья на постоянной пробной площади (ППП), пережившие вспышку лубоеда; *б* — деревья, на ППП, погибшие в 1991–1996 гг.; *в* — деревья из зоны почти сплошной гибели

Приживание новых проростков продолжалось всего 5 лет — с 1984 по 1988 г. (серия сухих лет) и прекратилось в 1989 г. — с началом серии более влажных лет (Маслов, 2001*б*). Выжившие березы, а также отдельные экземпляры сосны имели хороший прирост в высоту: у отдельных особей за 1988–1998 гг. он достигал средних значений 50 см в год. За 17 лет (к 2001 г.) береза сформировала разновысотный второй полог древостоя высотой 6–8 м. Кроме сосны и березы в подросте были отмечены единичные экземпляры ели высотой до 1 м и даже отдельные экземпляры осины.

Распространение корневых систем березы. Поскольку процесс приживания и быстрого роста подроста березы пришелся на серию довольно сухих годов (1984–1988), теоретически корневые системы берез могли пройти сквозь слой верхового бедного торфа (70 см) и обеспечить рост деревьев за счет элементов питания из переходного торфа. Чтобы подтвердить или опровергнуть такое предположение, летом 1999 г. проводилась раскопка корневых систем березы вблизи пробной площади. Обнаружено, что у всех четырех модельных деревьев корни и первого, и второго порядка отходят от ствола и следуют далее строго горизонтально под слоем оочеса, не заглубляясь в торфяную залежь. У двух деревьев отмечена типичная для верховых болот J-образная форма ствола в районе корневой шейки. Почти у всех берез выше корневой шейки образовалась система придаточных корней. Встречаясь со стволами упавших и погрузившихся в сфагнум сосен, корни берез (и корни живых оставшихся сосен) часто следуют вдоль них, густо оплетая валежины. Обнаружена также явная приуроченность корней сосны и березы к микроповышениям. Таким образом, корневые системы берез на болоте имеют поверхностный характер и получают питание из глубинных слоев торфа деревья не могут, что подтверждается многими авторами (Вомперский, 1968; Кудряшов, 1973).

Оценка размеров «ударного» поступления в почву азота

Основную причину внедрения и быстрого роста березы после массового отпада сосны мы видим в «залповом» (но не одновременном) поступлении элементов минерального питания в верхние слои почвы олиготрофного болота. Этим же можно частично объяснить увеличение приростов выживших сосен.

Оценка размеров отпада фитомассы деревьев за время вспышки лубоеда проведена на основе данных о высоте (H) и диаметре (D) каждого дерева пробной площади (табл. 1). Масса древесины ствола, древесины ветвей,

кору сучьев и коры ствола рассчитана как степенная функция от D^2N по регрессионным уравнениям Л.П. Смоляка с соавторами (1977). Остальные параметры модели были рассчитаны по литературным данным как процентные доли от массы фракций. Все данные по процентным долям соответствуют олиготрофным соснякам на болотах близкого типа с учетом их бонитета, возраста, полноты. При разбросе литературных данных по близким объектам мы брали усредненный процент (Маслов, 2001б).

Таблица 1. Величина отпада фитомассы сосен за время вспышки соснового лубоеда (числитель) и содержание в отпаде азота (знаменатель), кг/га абсолютно сухого вещества

Фракция фитомассы	1981–1986	1987–1991	1992–1996	Всего
Хвоя	<u>361</u>	<u>833</u>	<u>546</u>	<u>1739</u>
	3.6	8.3	5.5	17.4
Кора сучьев	<u>409</u>	<u>1931</u>	<u>492</u>	<u>2832</u>
	1.2	5.8	1.5	8.5
Кора ствола	<u>956</u>	<u>1975</u>	<u>1259</u>	<u>4190</u>
	2.9	5.9	3.8	12.6
Подземная фитомасса	<u>3608</u>	<u>8328</u>	<u>5456</u>	<u>17392</u>
	18.0	41.6	27.3	87.0
Древесина сучьев	<u>1007</u>	<u>2138</u>	<u>1371</u>	<u>4516</u>
	2.0	4.3	2.7	9.0
Древесина ствола	<u>9020</u>	<u>20820</u>	<u>13640</u>	<u>43480</u>
	18.0	41.6	27.3	87.0

Как следует из табл. 1, без учета древесины стволов (большая часть которых продолжала стоять как сухостой без коры и ветвей), в поверхностный слой болота за время вспышки лубоеда поступило в виде отпада 306 ц/га фитомассы, включая 17 ц/га хвои сосен. В этом количестве фитомассы содержалось 134 кг/га дополнительно «вброшенного» в почву азота. Постепенное разложение древесины стволов деревьев увеличит количество «дополнительного» азота еще на 87 кг/га.

Динамика популяций видов нижних ярусов

Анализ встречаемости видов нижних ярусов проводился на двух параллельных трансектах длиной 50 м, пересекающих пробную площадь и состоящих из примыкающих площадок размером 20×20 см. Общее число площадок составляло 1 тысячу. В табл. 2 представлены данные учетов встречаемости всех видов с 1981 по 2001 г. Из таблицы видно, что, несмотря на драматические изменения в древостое, видовой состав нижних ярусов за годы вспышки лубоеда не изменился. Единственный новый вид – щитовник игольчатый (*Dryopteris carthusiana*) – появился на обнаженной

торфяной почве ветровального бугра. Не изменился и список видов-доминантов: пушица (*Eriophorum vaginatum*), клюквка (*Vaccinium oxycoccus*), хамедафне (*Chamaedaphne calyculata*), *Sphagnum magellanicum*. Однако встречаемость отдельных видов за годы наблюдений менялась очень существенно. В связи с этим все виды сообщества разделены на три группы (табл. 2): виды, увеличившие численность, виды, уменьшившие численность, а также константные или случайные виды.

Таблица 2. Динамика популяций видов сосняка кустарничково-пушицево-сфагнового (встречаемость в % от 1000 постоянных площадок размером 20×20 см)

	1981 г.	1986 г.	1991 г.	1996 г.	2001 г.
Виды, увеличившие численность					
<i>Vaccinium oxycoccus</i>	58.2	79.2	97.6	78.0	66.5
<i>Chamaedaphne calyculata</i>	36.0	31.4	42.0	58.6	67.3
<i>Ledum palustre</i>	13.9	17.7	23.0	26.6	35.2
<i>Vaccinium uliginosum</i>	14.9	14.3	17.3	22.6	30.0
<i>Andromeda polifolia</i>	3.3	7.1	9.6	15.0	19.0
Виды, уменьшившие численность					
<i>Sphagnum angustifolium</i>	11.4	10.4	9.1	3.7	3.7
<i>Polytrichum strictum</i>	6.6	5.5	3.5	2.5	2.1
<i>Aulacomnium palustre</i>	2.6	1.8	1.2	0.7	1.3
Константные и случайные виды					
<i>Eriophorum vaginatum</i>	95.8	95.9	97.9	98.4	95.6
<i>Sphagnum magellanicum</i>	99.0	99.1	99.5	98.1	93.9
<i>Vaccinium myrtillus</i>	26.4	16.6	10.5	21.2	27.7
<i>Pleurozium schreberi</i>	7.3	5.8	3.5	6.9	9.6
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	6.1	5.7	3.0	5.5	9.7
<i>Dicranum rugosum</i>	0.7	0.5	0.3	0.4	0.5
<i>Dryopteris carthusiana</i>				0.1	0.1

Наиболее сильно (почти в 6 раз) увеличил свою встречаемость подбел (*Andromeda polifolia*). Клюквка, хамедафне и багульник (*Ledum palustre*) увеличили встречаемость в 1,5–3 раза. Согласно А.П. Соколу (1980), специально изучавшему экологические свойства болотных растений, все перечисленные виды кустарничков относятся к группе болотных видов, более требовательных к содержанию в почве элементов минерального питания (олигомезотрофы или эвритрофы). Другая группа кустарничков – олиготрофы: черника, голубика, брусника – в период гибели древостоя снижала численность, но с завершением вспышки лубоеда восстановила ее на прежнем уровне. Уменьшение встречаемости *Polytrichum strictum* и *Aulacomnium palustre* мы связываем с сокращением площади приствольных повышений, к которым были приурочены эти виды. С гибелью сосен большая часть приствольных повышений заросла сфагнумом.

Обсуждение результатов, концептуальная модель динамики

Появление на болоте относительно разновозрастного высокополнотного соснового древостоя в конце XIX века было связано с массовой гибелью предшествующего ему насаждения, о чем свидетельствует резкий рывок в росте более старых сосен и унимодальный характер возрастной структуры современного сосняка. Как полагают многие авторы (Лешок, Дыренков, 1988; Герасименко и др., 1998), основная причина «волн возобновления» на верховых сосновых болотах — это пожары и рубки. Так как следов пожара обнаружено не было, гибель деревьев могла быть связана с массовой рубкой, усыханием при изменении уровня грунтовых вод или со вспышкой вредителей.

Полученные нами данные подтверждают предположение В.Н. Сукачева (1905) об ослаблении (гибели) сосен на верховых болотах в результате погребения корневых шеек нарастающим слоем сфагнома. Нарастание сфагнома сверху сопровождается процессом разложения торфа под деревом. Происходит постепенное погружение сосен в слой очеса и верхний слой слабо разложившегося торфа ближе к уровню грунтовых вод, что приводит к более частому и продолжительному затоплению корневой шейки и скелетных корней (Тюремнов, 1976, с. 119). В результате предельным возрастом болотных сосен Сукачев считал 80–100 лет, так как при заглублении корневой шейки на 30–50 см деревья, как правило, погибают. Этой же точки зрения придерживался Н.И. Пьявченко (1975). Для топяной формы сосны он называл предельный возраст 120–150 лет. На верховых болотах Тверской области в сосняках близкого к нашему бонитета (V) предельный возраст деревьев составил 140 лет (Вомперский и др., 1982).

По нашим данным, основная масса погибших сосен была погружена в верхнюю часть болота на 25–40 см, однако связь заглубления с возрастом не была статистически достоверной. О непрямой связи с возрастом говорят результаты В.С. Ивковича (1986) по Белоруссии, согласно которым в близком к нашему сосняке багульниковом отдельные сосны доживают и до 200 лет, тогда как мода возраста приходилась на 90.

Ослабление древостоя сосны из-за погружения корневой шейки и скелетных корней деревьев в торфяную залежь создает предпосылки для вспышки фитофагов. При этом развитие вспышек, их интенсивность, как правило, тесно связаны с благоприятным для конкретного вида насекомых сочетанием климатических параметров года или серии лет (см., например, Матусевич, Маслов, 1982). Известно, что развитие вспышек большого соснового лубоеда происходит при значительном ослаблении древостоя, однако, достигнув высокой плотности популяции, жуки способны массово заселять и доводить до гибели здоровые деревья (Lengström et al., 1992). На

нашем объекте развитие вспышки большого соснового лубоеда было четко связано с сериями сухих лет в сочетании с аномально теплым периодом мая–июня, когда происходит развитие личинок.

На омбротрофных болотах количество атмосферных осадков и уровень грунтовых вод – довольно тесно связанные характеристики. Во время серии из сухих лет уровень вод понижается (Valgma, 1998). Однако сами серии сухих лет нельзя считать неблагоприятными для соснового древостоя в результате понижения уровня грунтовых вод. Многочисленные исследования на верховых болотах, включая мелиорированные (Вомперский, 1968), показывают, что сухие годы благоприятно сказываются на росте поверхностных корневых систем деревьев, улучшают условия разложения опада и торфа.

В изученном нами сообществе не отмечено отрицательного влияния засух на рост деревьев по диаметру в экстремальные 1972 и 1975 г. или сразу после них. По данным А.Я. Орлова с соавторами (1974), корневые системы сосны на верховых болотах гораздо сильнее страдают от затопления. Возможно, серии из сухих лет благоприятны для развития популяции большого соснового лубоеда из-за его зимовки на корневых лапах деревьев, что на болоте возможно лишь в годы низкого стояния грунтовых вод.

Следует подчеркнуть, что до периода вспышки лубоеда в 1988 и 1992 г. такой же аномально сухой и теплый май метеорологи наблюдали лишь в 1886 г. (Рудичева, 1992). Как раз на этот период приходится основная волна возобновления сосен на болоте и рывок в росте у более старых сосен. Логично предположить, что усыхание предыдущего древостоя происходило также во время вспышки большого соснового лубоеда столетней давности. В зависимости от однородности общего фона ослабления и интенсивности вспышек фитофагов на верховых болотах может происходить формирование условно разновозрастных или ступенчато разновозрастных древостоев сосны.

Изученное болото находится к западу от Москвы в фоновом экологически чистом районе (Экологическая карта., 1993). С пылью, осадками на лесные болота в аналогичном районе поступает из атмосферы от 1,6 до 2,6 кг на га азота в год (Глухова, 1995). За годы вспышки большого соснового лубоеда с хвоей, корой, ветвями и корнями усохших сосен в почву на болоте поступило 134 кг/га азота (см. табл. 1), что в 50–80 раз превышает годовую фоновую норму. С древесиной стволов (которые упали частично) в почву болота поступит еще около 90 кг/га азота.

Известно, что в первый год опад хвои, ветвей, коры и корней сосны на верховых болотах разлагается на 40–50% с высвобождением зольных веществ и азота. В дальнейшем процесс замедляется: хвоя сосны за 6 лет разлагается на 74%, древесина – на 31%. Таким образом, большая часть азота

высвобождается из опада в первые 1–2 года (Смагина, 1997; Verhoeven et al., 1990). На основании приведенных расчетов, мы делаем вывод, что в ходе вспышки лубоеда (1982–1992) и примерно два года после вспышки (1993–1994) азот и минеральные вещества на болоте высвобождались в «ударных» количествах, во много раз превышающих норму.

Необычным для верхового олиготрофного болота является появление и быстрый рост подроста березы пушистой. На мезотрофных болотах рост березы пушистой тесно коррелирует с содержанием в почве основных элементов питания, в частности азота (Корчагина, Егорова, 1977; Kaunusto, 1981). На олиготрофных болотах с мощностью торфа более 1 м береза, как правило, не растет.

Высвобождение за короткий период времени больших количеств азота и других элементов минерального питания во время первых двух волн вспышки лубоеда (1984–1988) привело к «взрыву возобновления» березы и появлению отдельных особей подроста ели, сосны и даже осины. Второй причиной «взрыва возобновления» является ослабление корневой конкуренции со стороны древесного яруса (Пьявченко, 1960).

Вывод о временном улучшении для растений болота условий минерального питания (с одновременным уменьшением корневой конкуренции) подтверждается тем, что единичные сосны, не поврежденные лубоедом, заметно улучшили рост по диаметру. В нижних ярусах свое участие в несколько раз увеличили виды кустарничков – олигомезотрофов и эвритрофов, более чутко реагирующих на улучшение минерального питания, в то время как виды кустарничков олиготрофов во время вспышки лубоеда свое участие уменьшили.

Фаза интенсивного поступления в почву азота в результате гибели деревьев впервые описана на олиготрофном болоте. Однако в условиях суходольных лесов такая фаза известна (см. например, Георгиевский, 1995). В ельниках на месте ветровалов индикаторами данной фазы служат малина и иван-чай, господство которых в окнах продолжается 10–20 лет. Особенность «нитрофильной фазы» на олиготрофном болоте заключается в том, что вместо малины и иван-чая (очень требовательных к аэрации) использовать данный ресурс смогла береза пушистая.

С окончанием интенсивного поступления элементов минерального питания возобновление березы прекратилось, однако рост ее продолжается за счет второй, медленной, фазы высвобождения из коры и древесины упавших деревьев. Фаза постепенного уменьшения количества доступного для растений азота, аккумулирующегося в фитомассе живых берез и сосен, по нашим расчетам, может длиться до 20–25 лет. После этого, по прогнозу, положение березы в сообществе станет неустойчивым с вероятностью гибели в неблагоприятный (возможно, влажный) год. В отличие

от сосны от погребения корневой шейки береза почти не страдает из-за образования придаточных корней. Ранее (Маслов, 2001б) мы отмечали, что внедрение березы пушистой и появление ели на олиготрофном сфагновом болоте с мощностью торфа более 1 м имеют беспрецедентный характер. Однако в работе А.А. Тишкова (1979, с. 66) удалось обнаружить упоминание о массовом появлении еловых всходов и переходе части всходов в подрост на верховых болотах Новгородской области после засухи 1972 г. Отмечалось также, что во влажные 1976–1977 гг. большая часть возобновления ели погибла.

В результате обобщения результатов (Маслов, 2001б) была разработана концептуальная модель динамики климаксного сообщества сосняка сфагнового в масштабе десятилетий (100–150 лет). На рис. 4 эта модель представлена в виде временной спирали, при этом последние фазы динамики носят характер прогноза.

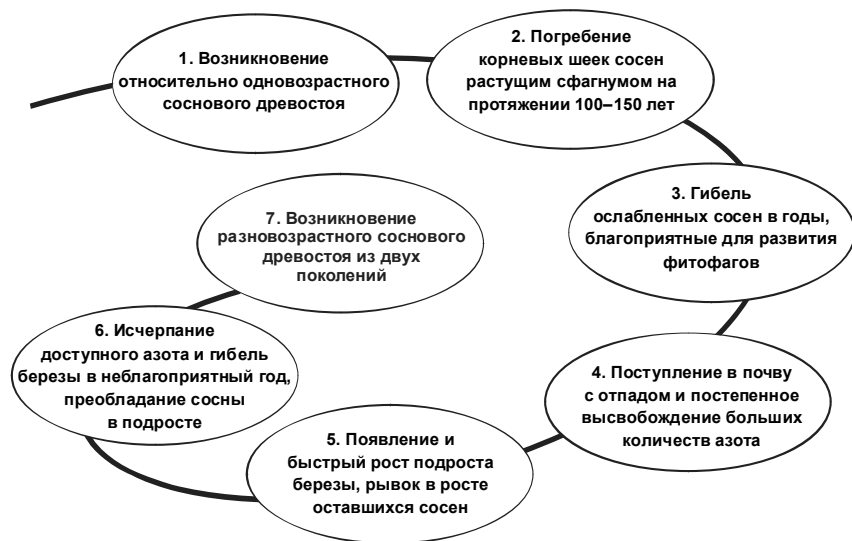


Рис. 4. Концептуальная модель динамики сообщества сосняка сфагнового на олиготрофном болоте в масштабе 100–150 лет (по: Маслов, 2001б)

Фаза 1. Появление на болоте относительно разновозрастного высокополнотного соснового древостоя (возможно, в результате «распада» предыдущего насаждения после вспышки фитофагов).

Фаза 2. Постепенное погружение сосен в верхний слой слабо разложившегося торфа все ближе к уровню грунтовых вод на протяжении 100–150 лет. Ослабление древостоя и гибель отдельных деревьев.

Фаза 3. Массовая гибель ослабленных сосен в годы, климатически благоприятные для развития фитофагов (серия сухих лет в сочетании с аномально теплым периодом мая–июня, когда происходит развитие личинок).

Фаза 4. Поступление в почву с отпадом и высвобождение больших количеств азота, особенно сильное в первые 2–3 года после массовой гибели сосен.

Фаза 5. Появление и быстрый рост подроста березы, а также подроста сосны и ели; рывок в росте оставшихся сосен.

Фаза 6 (гипотетическая). Истощение доступного азота и гибель березы в неблагоприятный год, преобладание сосны в подросте.

Фаза 7 (гипотетическая). После гибели березы в сообществе сосняка сфагнового возможно формирование чисто соснового древостоя из двух поколений сосны с разницей между поколениями 120–140 лет.

Выводы

1. Массовый отпад деревьев в сосняках на олиготрофных лесных болотах может быть следствием вспышек большого соснового лубоеда (*Blastophagus piniperda*). При этом развитие вспышек приурочено к сериям из сухих лет в сочетании с аномально теплыми и сухими условиями мая–июня.

2. Первичным фактором общего ослабления сосен на олиготрофном болоте является постепенное погружение в глубь торфяной залежи корневой шейки и скелетных корней деревьев в результате роста сфагнового покрова.

3. В результате массовой гибели сосен в почву олиготрофного лесного болота поступают с отпадом деревьев «ударные» дозы азота, в десятки раз превышающие обычную годовую норму. Ослабление корневой конкуренции со стороны древостоя и поступление в почву болота азота и других элементов минерального питания создают условия для внедрения и быстрого роста подроста березы пушистой, а также частично сосны и ели.

4. Разработана концептуальная модель динамики сообщества сосняка сфагнового в масштабе десятилетий (100–150 лет), согласно которой при истощении пула азота и других элементов минерального питания (из отпада сосны) подрост березы и ели должен погибнуть.

5. Характерной особенностью динамики климаксового сообщества является неизменность видового состава нижних ярусов, а также сложный (комплексный) характер взаимодействия разных динамических факторов

(рост сфагновой залежи, погодные условия, вспышки фитофагов), обеспечивающих цикличность фаз развития.

ЛИТЕРАТУРА

Березина Н.А., Гольева А.А., Кривохарченко И.С. К вопросу об истории растительности Звенигородской биостанции МГУ // Тр. Звенигородской биологической станции МГУ. 2001. Т. 3. С. 38–60.

Вомперский С.Э. Биологические основы эффективности лесосушения. М., 1968. 312 с.

Вомперский С.Э., Иванов А.И. Первичная биологическая продуктивность болотных сосняков // Биогеоценологическое изучение болотных лесов в связи с опытной гидрлесомелиорацией. М., 1982. С. 94–132.

Георгиевский А.Б. Динамика растительности окон в ельниках-черничниках южной тайги // Ботан. журн. 1995. Т. 80, № 4. С. 8–19.

Герасименко Г.Г., Ипатов В.С., Салтыковская Т.О. Динамика сфагновых сосняков северо-запада России // Ботан. журн. 1998. Т. 83, № 4. С. 1–15.

Глухова Т.В. Влияние атмосферных осадков и пыли на питание болот // Экологическая химия. 1995. Т. 4, № 4. С. 282–287

Дубах А.Д. Нарастание мха и торфа на болотах Белоруссии // Изв. Ленинградского лесного института. 1927. Вып. 35. С. 190–199.

Ивкович В.С. Возрастная структура древостоев сосны на верховых болотах // Заповед. Белоруссии. Минск, 1986. Вып. 10. С. 24–28.

Корчагина М.П., Егорова Н.В. Динамика основных элементов корневого питания в почве и листьях березы пушистой в связи с осушением и внесением удобрений // Стационарное изучение болот и заболоченных лесов в связи с мелиорацией. Петрозаводск, 1977. С. 55–67.

Кудряшов П.В. Корневые системы берез на разных почвах // Науч. тр. Моск. лесотехн. ин-т. М., 1973. Вып. 45. С. 67–70.

Лешок В.И., Дыренков С.А. Структура древостоев болотных сосняков южной Карелии // Болотные экосистемы европейского Севера. Петрозаводск, 1988. С. 78–93.

Маслов А.А. Количественный анализ горизонтальной структуры лесных сообществ. М., 1990. 160 с.

Маслов А.А. Динамика соснового древостоя на олиготрофном лесном болоте близ Звенигорода: вспышка большого соснового лубоеда и ее причины // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2001а. Т. 106, № 3. С. 45–51.

Маслов А.А. Динамика древостоя и нижних ярусов на олиготрофном лесном болоте близ Звенигорода: концептуальная модель процессов в масштабе десятилетий // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2001б. Т. 106, № 4. С. 71–77.

Маслов А.А., Петерсон Ю.В. Циклические смены древостоев на верховом болоте: анализ причин и последствий частичной гибели сосен // Болота и заболоченные леса в свете задач устойчивого природопользования. М., 1999. С. 127–131.

Матусевич Л.С., Маслов А.Д. Прирост ели по диаметру как показатель опасности размножения короеда типографа после засух // Лесоведение. 1982. № 3. С. 61–67.

Орлов А.Я., Кошельков С.П., Осипов В.В., Соколов А.А. Типы лесных биогеоценозов южной тайги. М., 1974. 232 с.

Пьявченко Н.И. О взаимовлиянии материнского древостоя и подроста в сосняке кустарничково-сфагновом // Труды МОИП. М., 1960. Т. 3. С. 213–219.

Пьявченко Н.И. О приспособляемости древесных растений таежной зоны к болотным условиям // Вопросы адаптации растений к экстремальным условиям Севера. Петрозаводск, 1975. С. 52–63.

Рудичева Л.М. Обзор погоды в мае 1992 г. // Метеорол. и гидрология. 1992. № 8. С. 121–123.

Смагина М.В. Результаты многолетнего опыта по разложению растительных остатков на поверхности торфа и в его деятельном слое // Гидротехническая мелиорация земель, ведение лесного хозяйства и вопросы экологии. СПб, 1997. С. 142–145.

Смоляк Л.П., Русаленко А.И., Петров Е.Г. Таблицы запасов надземной фитомассы сосняков БССР // Лес. х-во. 1977. № 2. С. 68–71.

Сокол А.П. Экологические шкалы болотных растений // Взаимосвязи компонентов лесных и болотных экосистем средней тайги Приуралья. Л., 1980. С. 230–240.

Сукачев В.Н. О болотной сосне // Лес. ж. 1905. Т. 35, № 3. С. 354–372.

Тишков А.А. Естественная и антропогенная динамика еловых лесов Валдая // Организация экосистем ельников южной тайги. М., 1979. С. 30–69.

Торемнов С.Н. Торфяные месторождения. 3-е изд. М., 1976. С. 119.

Экологическая карта Московской области (масштаб 1 : 350 000). М., 1993.

Kaunisto S. Natural regeneration of *Betula pendula* and *Betula pubescens* on a peat cutaway area // Suo. 1981. Vol. 32, N 3. P. 53–60.

Lengstrom B., Hellqvist C., Ericsson A. et al. Induced defence reaction in Scots pine following stem attacks by *Tomicus piniperda* // Ecography. 1992. Vol. 15, N 3. P. 318–327.

Valgma U. Impact of precipitation on the water table level of different ombrotrophic raised bog complexes, central Estonia // Suo. 1998. Vol. 49, N 1. P. 13–21.

Verhoeven J.T.A., Maltby E., Schmidt M.B. Nitrogen and phosphorus mineralization in fens and bogs // J. Ecol. 1990. Vol. 78, N 3. P. 713–726.

Благодарность

Автор благодарит коллег – Ю.В. Петерсона и Н.Г. Уланову – за помощь в проведении данной работы. Исследования проводились при частичной поддержке РФФИ (гранты 97–04–48675, 01–04–49198, 04–04–48469).

МЕТОДИКА ОРГАНИЗАЦИИ МОНИТОРИНГА РАСТИТЕЛЬНОСТИ ОСОБО ЦЕННЫХ ПРИРОДНЫХ И КУЛЬТУРНО-ИСТОРИЧЕСКИХ ТЕРРИТОРИЙ

Г.А. Полякова,* А.Н. Швецов**

*Институт лесоведения РАН, Московская область

**Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, Москва, Россия
floramoscow@mail.ru

Для обеспечения охраны и рационального природопользования на особо ценных и охраняемых территориях необходима организация мониторинга природного комплекса, в том числе и растительности. Мониторинг дает возможность выявлять динамику естественных и антропогенных процессов в растительном покрове, а при необходимости принимать соответствующие меры и изменять режим природопользования (Рысин и др., 1999, 2001). В последние годы особенно актуальной стала также проблема охраны и восстановления редких видов растений, в том числе и на территориях природных комплексов, используемых для рекреации.

На больших по площади территориях проведение мониторинга за изменениями растительного покрова можно проводить по разработанной нами методике (Полякова, Швецов, 1999а). При обследовании весь контур природного комплекса подразделяется на выделы, имеющие однородную растительность, сходную степень нарушенности (рис. 1) и, как следствие этого, требующую одинакового подхода при уходе или реконструкции данного участка. Для каждого выдела дается краткая характеристика: происхождение растительности данного участка (естественное или искусственное); состав, возраст и сомкнутость каждого яруса древесного полога, включая подрост и подлесок; стадия рекреационной нарушенности (определяется по общепринятой методике); степень захламленности участка; проективное покрытие живого напочвенного покрова, с указанием доминирующих, редких, охраняемых, декоративных и интродуцированных видов растений. На особо ценных участках составляется полный список произрастающих там растений. Границы выделов наносятся на карту местности (масштаб 1:500–1:2000). Особое внимание в естественных природных комплексах уделяется выявлению ценных растительных сообществ и редких охраняемых видов растений (рис. 2).

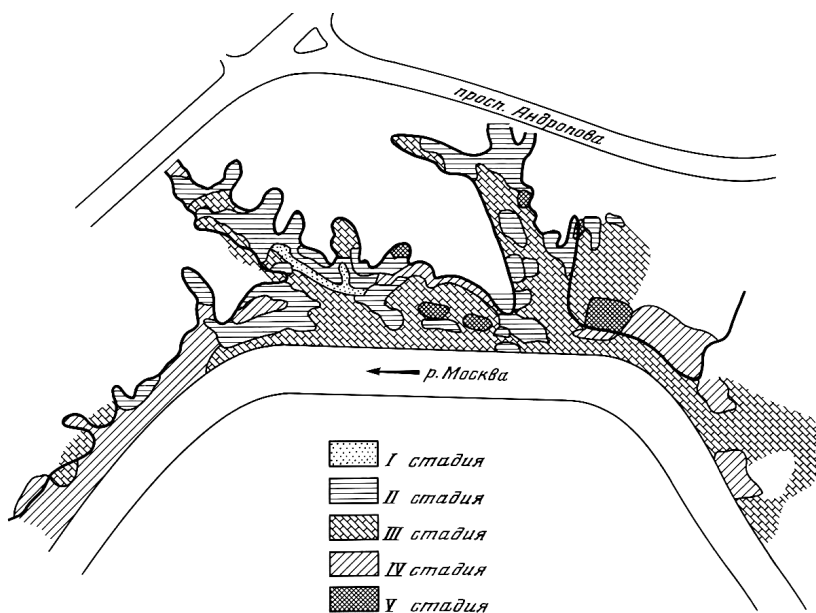


Рис. 1. Схема нарушенности растительного покрова территории музея-заповедника «Коломенское» (I–V стадии нарушенности растительного покрова)

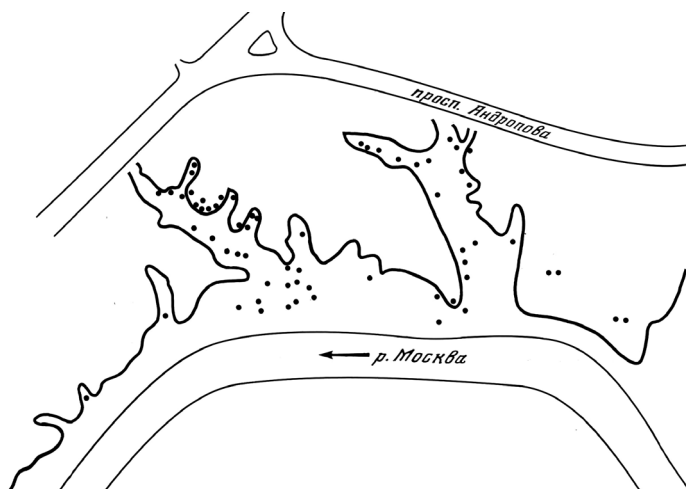


Рис. 2. Схема размещения на территории музея-заповедника «Коломенское» местонахождений редких и охраняемых видов растений

Повторные наблюдения, проводимые через несколько лет (5–10), дают возможность проследить за естественной динамикой растительности, оценить результаты различных методов ухода или проведенных реставрационных работ, наметить мероприятия по дальнейшему уходу за растительностью. Наиболее подробно нами была изучена территория музея-заповедника «Коломенское» (Москва), где в 1993 г. было проведено сплошное картирование растительного покрова всей территории (в масштабе 1:2000) с описанием каждого выдела. Территория площадью около 180 га была разделена на 324 выдела. В процессе ее обследования были отмечены участки растительности, на которых происходят нежелательные изменения, связанные с теми или иными причинами (чрезмерная рекреация, заболачивание или подтопление, зарастание луговых сообществ древесной растительностью, оползни, осыпи и т.д.). Особое внимание уделялось изучению процессов, последствия которых привели к этим сменам растительного покрова или существенным изменениям его структуры. Были даны рекомендации по проведению первоочередных хозяйственных мероприятий на этих участках, часть из которых уже реализована музеем на практике.

Повторно такое же обследование было выполнено нами в «Коломенском» в 2002 г. (Полякова, Швецов, 2003). Это позволило оценить масштабы и направленность изменений растительности на территории музея. Оказалось, что за 9 лет заметно возросли рекреационные нагрузки и соответственно степень нарушенности растительности. На некоторых участках произошли изменения гидрологического режима, что отразилось на составе растительности. Наибольшие флюктуации отмечены в луговых сообществах, причем большей частью связанные с антропогенными воздействиями. Серьезные изменения произошли также на бывших луговых участках, на которых формируются осиновые молодняки. Были проанализированы результаты рекомендованных нами методов и режимов ухода за природными комплексами. Так, заметно улучшилось состояние напочвенного покрова в заповедной дубраве в результате прекращения сгребания растительного опада и перехода на однократное скашивание травы в середине лета. В дубраве разрослись эфемероиды, которые теперь весной образуют красочные ковры. Регулярное скашивание травы на старых залежах в пойме реки Москвы ускорило процессы олуговения и вытеснения сорных растений на этих участках.

В результате обследования и анализа растительного покрова музея-заповедника были подобраны участки для закладки серии постоянных пробных площадей (ППП), на которых должен был проводиться детальный мониторинг за растительностью. Принципы отбора ППП: наиболее характерные для данного района природные сообщества; хорошо сохра-

нившиеся старовозрастные насаждения; разные типы луговых сообществ с высоким видовым разнообразием; памятники природы; места произрастания редких и охраняемых видов растений. На территориях музеев-заповедников, памятников садово-паркового искусства и т.п. размер постоянных пробных площадей может ограничиваться размерами группировки древесных, кустарниковых или травянистых видов (Полякова, Швецов, 1999а; 1999б; 1999в; Полякова, 2000, 2001). Иногда эти площади не превышают 100 м², но по возможности должны охватывать всю конкретную ценопопуляцию изучаемого вида. ППП закрепляются в натуре установкой колышков и нумерацией на стволах деревьев. Закладка их согласуется с землепользователем (дирекцией заповедника, лесхоза и т.п.).

Картирование участка включает фиксацию местоположения стволов всех деревьев и проекции их крон (рис. 3). Измеряются диаметры стволов, высота деревьев и высота прикрепления крон. Отмечается состояние деревьев (по одной из принятых шкал), механические повреждения стволов и прочие дефекты. На карте фиксируются местоположения групп кустарников или отдельных крупных особей, а также проводится подробный учет подроста. Редкие или ценные виды кустарников и подроста при мониторинге должны изучаться подробно. Для этих целей на ППП прокладывается трансекта, а при незначительных размерах их на всей ее площади проводится учет количества кустов и подроста по породам, измеряются диаметры стволиков с указанием состояния и степени их облома (для рекреационных насаждений).

При картировании напочвенного покрова на ППП наносятся границы микрогруппировок растительности, в пределах которых делается детальное описание по стандартным геоботаническим методикам (рис. 4). За редкими охраняемыми и интродуцированными растениями напочвенного покрова также проводятся детальные наблюдения. Для относительно крупных растений, таких как венерин башмачок настоящий или лилия-саранка, участок можно разбить на квадраты величиной от 1х1 м до 5х5 и проводить учеты отдельно по этим квадратам. Месторасположение групп или отдельных экземпляров для крупных растений необходимо отметить на карте (рис. 5). В натуре около каждого экземпляра или плотной группы мы устанавливали небольшую металлическую этикетку с номером. Для растений, трудно размножающихся семенным путем, важно учитывать отдельно количество цветущих и вегетирующих особей, а осенью – количество завязавшихся плодов. Учитывается также вегетативное размножение растений. Самым информативным вариантом является учет состава ценопопуляций редкого вида, такие подробные наблюдения позволяют проследить за поведением как отдельных особей, так и ценопопуляций в целом (Полякова и др., 1999; Полякова, Швецов, 1999в).

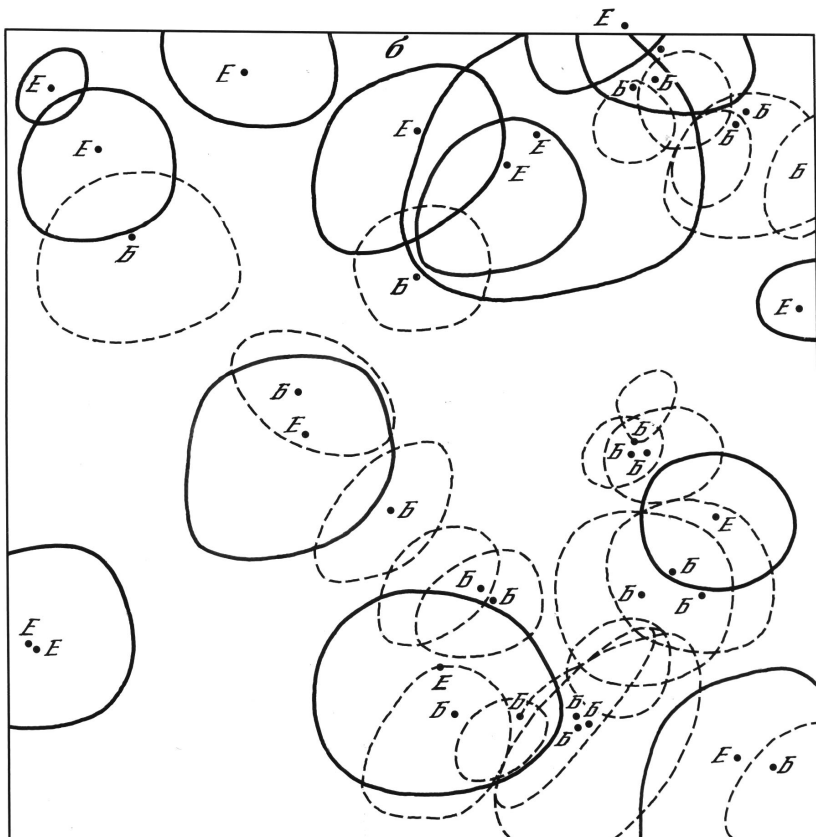


Рис. 3. Проекция крон деревьев на постоянной пробной площади в ГИЗЛ «Горки Ленинские» (Е – ель, Б – береза, точками обозначены основания стволов деревьев)

Прежде чем изучать конкретный вид растения в природе необходимо как можно подробнее выяснить все, что к настоящему времени известно о его биологии и требованиях к условиям местообитания.

Биология венериного башмачка настоящего неплохо изучена (Денисова, Вахрамеева, 1978; Красная книга СССР, 1984). От прорастания семени до первого цветения может пройти 15–17 лет, в лучших условиях этот срок сокращается до 8 лет. Семя прорастает только в присутствии гриба-симбионта в условиях достаточного увлажнения. Первые годы жизни проросток развивается под землей, питаясь с помощью грибов. Примерно на четвертый год

жизни башмачка на поверхности почвы появляется первый зеленый лист. Взрослое растение обычно свободно от гиф гриба, но в неблагоприятных условиях, особенно при сильном затенении или же механическом повреждении растения (сбор на букеты, выгипывание), башмачок может вновь развиваться подземно, возвращаясь к микотрофии. Цветет башмачок в Подмоскowie чаще всего в начале июня. На одном стебле раскрывается 1–2 цветка. Обычно цветет только часть взрослых особей, причем некоторые из них – не ежегодно. Плодов завязывается сравнительно немного, семена созревают обычно в сентябре. Размножается также вегетативным способом за счет боковых спящих почек на корневище. Поэтому, как подтверждено нашими наблюдениями, башмачок перемещается по участку.

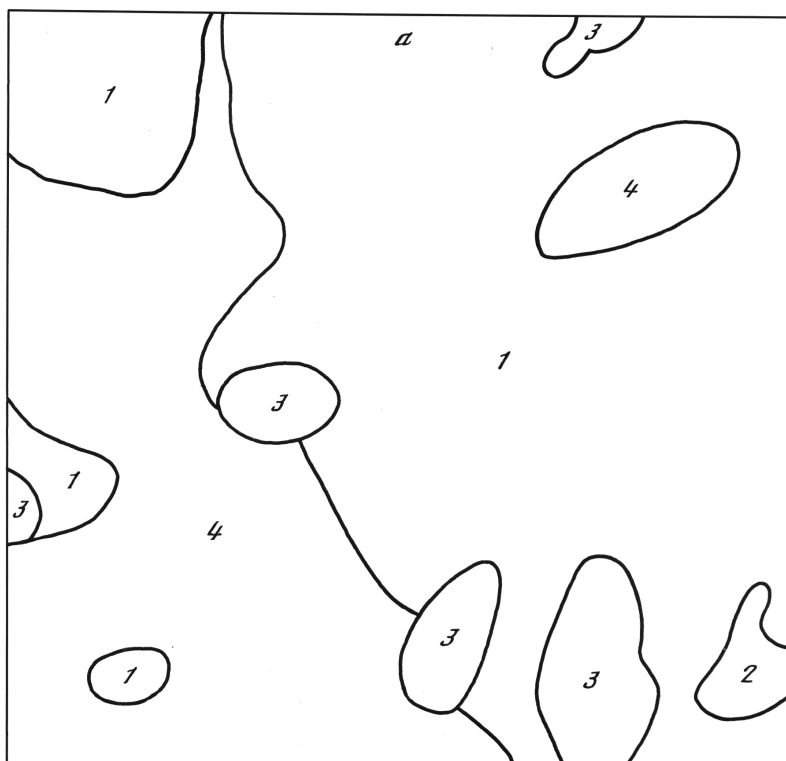


Рис. 4. Микрогруппировки напочвенного покрова на постоянной пробной площади в ГИЗЛ «Горки Ленинские» (1 – зеленомошная с лесным разнотравьем; 2 – разнотравная лесная; 3 – редкопокровная лесная; 4 – разнотравная луговая)

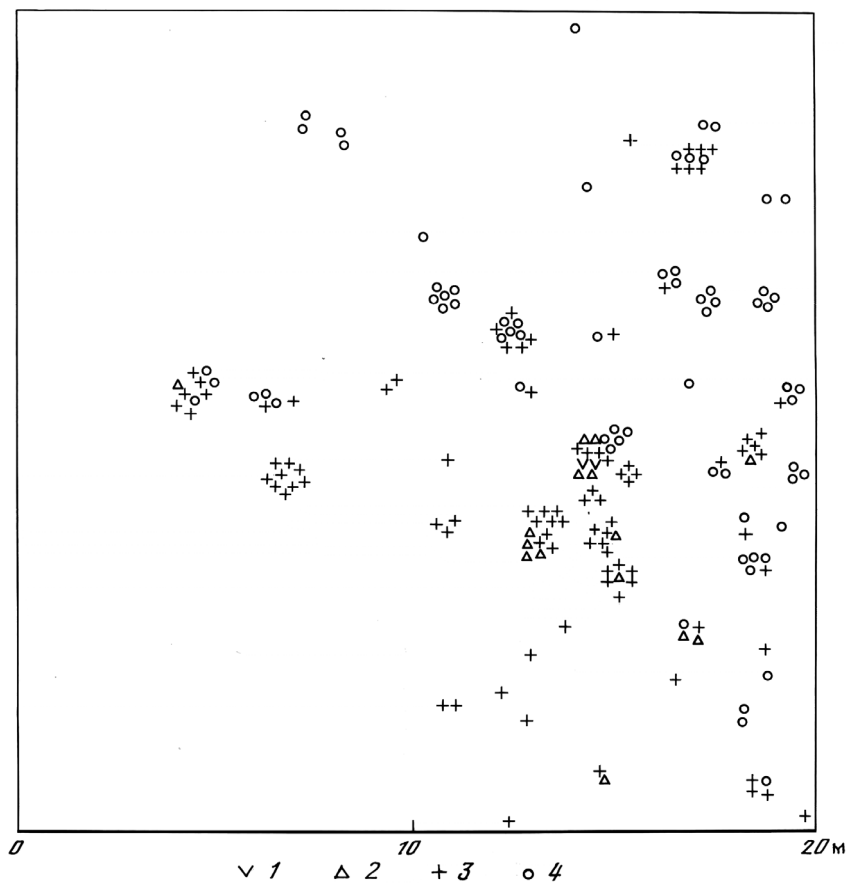


Рис. 5. Размещение отдельных экземпляров *Cypripedium calceolus* L. на постоянной пробной площади в ГИЗЛ «Горки Ленинские» (1 – ювенильные экземпляры; 2 – имматурные; 3 – виргинильные; 4 – генеративные)

Наблюдения за двумя популяциями венериного башмачка настоящего в Подмоскowie проводятся нами в течение 12 лет, что позволило выявить ряд интересных особенностей его биологии. Так, например, в результате осветления одного из участков через четыре года на поверхности почвы появились ювенильные особи башмачка, наличие которых не наблюдалось прежде. В последующем продолжалось ежегодное появление молодых растений (табл. 1). В благоприятных условиях взросление молодых

особей идет достаточно быстро. На следующий год у многих из них появляются уже два листа, а затем такие растения достаточно быстро переходят к цветению. На сильно затененных участках наличие второго листа фиксируется через несколько лет после появления молодого растения на поверхности почвы, в таком состоянии растение может существовать несколько лет, не переходя в другую возрастную стадию развития, а затем отмирает (табл. 2). Крупные мощные экземпляры могут цвести ежегодно, иногда образуя по два цветка. В более густой тени растение цветет редко и после цветения может исчезнуть с поверхности на несколько лет. Такие особенности в поведении венериного башмачка объясняют, почему этот вид является редким и трудно сохраняемым даже на участках, мало подверженных рекреационным нагрузкам. Выяснение таких особенностей экологии вида возможно только при длительном детальном мониторинге на ППП.

Таблица 1. Динамика численности венериного башмачка настоящего на ППП 1 по годам

Годы Растения	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006
Ювенильные	0	7	1	1	0	1	20	8	5	33	41	17
Имматурные	29	0	6	7	8	5	17	18	13	15	11	31
Виргинильные	91	108	79	104	88	100	84	97	134	78	82	68
Генеративные	18	44	62	43	72	30	113	104	77	103	118	111
Сумма	138	159	148	155	168	136	234	227	229	229	252	227
Плодоносящие	–	17	19	22	43	11	35	50	–	–	51	–

Таблица 2. Динамика численности венериного башмачка настоящего на ППП 2 по годам

Годы Растения	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006
Ювенильные	0	7	1	1	0	1	20	8	0	0	0	0
Имматурные	29	0	6	7	8	5	17	18	9	4	6	4
Виргинильные	91	108	79	104	88	100	84	97	57	48	7	26
Генеративные	18	44	62	43	72	30	113	104	6	6	5	4
Сумма	138	159	148	155	168	136	234	229	72	58	48	34
Плодоносящие	–	17	19	22	43	11	–	50	–	–	0	–

Лилия-саранка неприхотливое теневыносливое растение, размножается как вегетативно, так и семенным путем. Достаточно хорошо растет в культуре, одичала во многих старинных парках, причем в некоторых из них обильна (Полякова, Гутников, 2000). Наблюдения за ценопопуляцией лилии были проведены в четырех старинных парках. Установлено, что в разных парках может преобладать как семенное, так и вегетативное

возобновление. При повторных учетах выяснилось, что возрастной состав популяций значительно изменяется по годам. Несмотря на явную теневыносливость лилии, количество крупных, обильно цветущих и плодоносящих растений приходится на относительно более освещенные участки парков. В подобных условиях появляется значительное количество молодых особей.

Более многочисленные виды можно учитывать либо на трансектах, либо на серии небольших площадок (1x1м), закрепленных на площади. Наиболее удобный способ фиксации трансекты – заложение ее между деревьями, расположенными в разных концах ППП. На коре этих деревьев делаются специальные отметки.

Сложнее проводить учет вегетативно подвижных растений, таких как барвинок малый. Наблюдения проводятся также на узких трансектах или небольших площадках. Отмечаются участки с различным проективным покрытием растения, а также учитывается количество ортотропных и плагиотропных побегов (Бочарникова, Федоров 1970; Полякова, Гутников, 2000). Кроме ортотропных и плагиотропных побегов нами отмечены побеги промежуточного характера, вначале они растут горизонтально, а затем, достигнув длины 10–20 см, переходят к вертикальному росту.

Теневыносливый полукустарничек барвинок малый издавна выращивается в усадебных парках, причем легко дичает. Хорошо размножается вегетативным путем, в благоприятных условиях за короткий период может образовать сплошной ковер. В подмосковных парках цветет довольно часто, местами обильно. Плодов и всходов не отмечено. Неплохо переносит условия города, относительно устойчив к рекреационным нагрузкам. Многолетние наблюдения показали, что в некоторых парках происходит заметное изменение обилия барвинка (Полякова, Гутников, 2000). В Царицыно более 15 лет тому назад барвинок господствовал на больших площадях, его обычным спутником была сныть. К настоящему времени в почвенных условиях парка произошли заметные изменения, и господство в напочвенном покрове перешло к более требовательному к богатству почвы пролеснику многолетнему, в результате чего барвинок резко сократил свое обилие. Подобное явление нами отмечено и в парке Пехра–Яковлевское. В других парках численность барвинка стабильна. На это растение могут оказывать влияние неблагоприятные условия зимы, когда при почти полном отсутствии снежного покрова устанавливаются сильные и длительные морозы. В таком случае часть особей может полностью замерзнуть или же пострадают только надземные части растений. Учеты количества побегов на площадках и трансектах показали, что в больших массивах барвинка основную массу побегов составляют ортотропные, а плагиотропные побеги большей частью отмечаются по краям

пятна. В большинстве случаев около половины ортотропных побегов появляются весной текущего года. Уменьшение облия барвинка может происходить постепенно или сразу за одну неблагоприятную зиму. Одной из причин постепенного уменьшения численности побегов барвинка является увеличение сомкнутости древесных ярусов. Возможно и старение самой популяции растения.

Для более точного определения причин изменений облия видов растений необходимо проводить наблюдения на серии ППП. Например, нами заложено четыре ППП, на которых изучаются ценопопуляции трех видов орхидей. Около пяти лет изменения численности на них происходили почти синхронно, то есть основная причина динамики была общей – количество осадков. Затем только на одной площадке численность орхидеи явно зависела от осадков. На другой площадке стала сокращаться площадь соседнего болота и мокрый луг, на котором росла орхидея, стал мезофильным с очень густым и высоким травостоем. На лугу орхидея почти вся выпала, зато разрослась на соседнем осушенном болоте с более редким травостоем. На третьей площадке орхидея постепенно уходит из-за разрастания подроста и подлеска и сильного затенения напочвенного покрова. На четвертой площадке прорубленный через нее визир несколько увеличил освещенность напочвенного покрова, что привело к появлению молодых особей.

При работе с луговыми сообществами необходимо учитывать, что они, как правило, заметно реагируют на различные погодные условия. На лугах, расположенных на крутых склонах Дьяковского оврага (Коломенское), в сухое лето хорошо видны типчак, келерия гребенчатая, много чабреца Маршалла, пупавки красильной. Более мезофильные луговые травы в такие годы обычно не образуют сплошного покрова. Во влажные же годы господство по массе явно переходит к мезофильным растениям, типчак практически не виден. Бобовые растения на лугах меняют свое обилие, в основном в зависимости от накопления ими азота в почве. Лесной напочвенный покров менее резко реагирует на колебания погодных условий. Исключение составляют очень сильные морозы, при которых обмерзают почти полностью кусты лещины, часть подроста широколиственных пород, сильно повреждаются деревья дуба и некоторых других пород, что приводит к сильному осветлению напочвенного покрова. Но и в лесу встречаются растения, которые за короткий срок могут резко изменить свое обилие. Типичный лесной вид кислица обыкновенная много лет растет на одном месте, достигая значительного покрытия, за 1–2 года вдруг на этом участке почти вся кислица исчезает. Одновременно на соседнем участке за столь же короткий период ее численность многократно возрастет. В результате в среднем на всей площади выдела ее обилие мо-

жет практически не измениться. Такие структурные флуктуации выявляются только при детальном мониторинге. Примерно также ведет себя в лесу заносный вид недотрога мелкоцветковая, причем ее разрастание напрямую не связано со степенью рекреационной нарушенности.

Заповедные и охраняемые территории дают возможность выявить длительно идущие смены флоры и растительности. Так, повторные обследования территории опытного лесничества, в котором около 60 лет тому назад была прекращена пастьба скота, а характер и величина рекреационных нагрузок менялись со временем, позволили сделать выводы о причинах таких изменений. Оказалось, что прекращение пастьбы скота и почти полное прекращение или значительное уменьшение рекреационных нагрузок на значительной территории привели к резкому сокращению и даже исчезновению некоторых видов растений, в том числе и охраняемых. Основными причинами этого стало разрастание на многих участках подлеска (преимущественно лещины) или подроста, в первую очередь клена остролистного. На нескашиваемых лугах и полянах наблюдается внедрение древесных растений и бурьяна. Исчезают или резко сокращают свое обилие многие виды орхидных, для которых оптимальными являются несколько разреженные леса, опушки и лесные поляны. Практически не осталось мест, подходящих для произрастания плаунов и чабреца, также резко уменьшилось обилие вереска (Полякова, Меланхолин, 2005). Среди бурьяна не стало места для большинства видов луговых трав. То есть прекращение антропогенных нагрузок может привести к исчезновению многих охраняемых видов растений.

Таким образом, грамотно и детально проведенное обследование и последующий мониторинг являются основой для разработки методов ведения хозяйства на особо охраняемых природно-исторических территориях, а также для сохранения и восстановления редких видов растений. Появляется возможность выявления динамических процессов естественного и антропогенного характера в растительном покрове и научно обоснованного прогнозирования таких процессов. Выявляются некоторые особенности биологии и экологии отдельных видов растений.

ЛИТЕРАТУРА

Бочарникова Д.А., Федоров В.И. Опыт выращивания барвинка малого в ботаническом саду Пятигорского фармацевтического института // Растительные ресурсы. 1970. Т. 6. Вып. 1. С. 114–118.

Денисова Л.В., Вахрамеева М.Г. Род башмачок (венерин башмачок) – *Surgipedium* L. // Биологическая флора Московской области. М., 1978. Вып. 4. С. 62–68.

Красная книга СССР. М., 1984. Т. 2. С. 274.

Полякова Г.А. Напочвенный покров старинных усадебных парков и мониторинг его состояния // Мониторинг состояния природно-культурных комплексов Подмосковья. М., 2000. С. 115–118.

Полякова Г.А. Особенности изучения редких видов растений на особо ценных природно-исторических территориях // Лесные стационарные исследования. Методы, результаты, перспективы. Тула, 2001. С. 157–160.

Полякова Г.А., Швецов А.Н. Мониторинг парковых экосистем и природно-исторических территорий // Охрана лесных экосистем и рациональное использование лесных ресурсов. М., 1994. Т. 4. С. 70–71.

Полякова Г.А., Швецов А.Н. К методике обследования и мониторинга состояния растительного покрова особо ценных природно-исторических территорий. // Бюл. ГБС. 1999а. Вып. 178. С. 152–159.

Полякова Г.А., Швецов А.Н. Обследование и мониторинг растительности особо ценных природно-исторических территорий // Экологические проблемы сохранения исторического и культурного наследия. М., 1999б. С. 140–145.

Полякова Г.А., Швецов А.Н. Редкие растения как объект мониторинга на природно-исторических территориях // Мониторинг состояния Природно-культурных комплексов Подмосковья. М., 1999в. С. 42–43.

Полякова Г.А., Гутников В.А. Парки Москвы: экология и флористическая характеристика. М., 2000. 406 с.

Полякова Г.А., Швецов А.Н. Музей-заповедник «Коломенское». Лесопарковые насаждения и особо ценные луговые сообщества (результаты геоботанического мониторинга) // Состояние зеленых насаждений в Москве. По данным мониторинга 2002 г. Аналитический доклад. М., 2003. С. 45–54.

Полякова Г.А., Меланхолин П.Н. Редкие виды растений в лесопарках Москвы // Доклады МОИП. М., 2005. Т. 36. С. 104–106.

Полякова Г.А., Ротов Р.А., Швецов А.Н. Популяция *Surgipedium calceolus* L. в подмосковном заповеднике «Горки». // Бюл. ГБС. 1999. Вып. 177. С. 68–73.

Рысин Л.П., Абатуров А.В., Маслов А.А. и др. Принципы организации мониторинга состояния городских и пригородных лесов Москвы // Лесной вестник, 1999. № 2(7). С. 16–21.

Рысин Л.П., Полякова Г.А., Савельева Л.И. и др. Леса Москвы. М., 2001. 148 с.

НЕКОТОРЫЕ ПОДХОДЫ К ОЦЕНКЕ СОСТОЯНИЯ ЛЕСНЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ, ПОДВЕРЖЕННЫХ ВОЗДЕЙСТВИЮ АЭРОТЕХНОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

В.Т. Ярмишко

Ботанический институт им. В.Л.Комарова РАН, Санкт-Петербург
vasily@VY1490.spb.edu

Бореальные леса, выполняющие важнейшие биосферные функции и имеющие большое экономическое значение, на протяжении последних десятилетий испытывают всевозрастающие нагрузки в результате интенсивного хозяйственного освоения, лесных пожаров, инвазии насекомых, загрязнения отходами промышленного производства и др. Перед современной лесной фитоценологией и экологией стоят задачи детального исследования особенностей реакций лесных биогеоценозов на изменение характеристик внешней среды, совершенствования методов изучения их структуры и состояния, а также прогнозирования последствий воздействия на них различных природных и антропогенных факторов.

На Европейском Севере широко распространена лесная растительность с доминированием деревьев, которые в физическом отношении являются самыми крупными и долгоживущими растениями. Для оценки состояния окружающей среды, в частности лесных экосистем, лучших индикаторов, чем сами лесные породы, не существует (Hanish, Kilz, 1990). Лесные фитоценозы характеризуются многими параметрами, набор значений которых отражает любое их состояние, в том числе и нарушенное человеком. В качестве наиболее информативного показателя жизненного состояния как отдельных деревьев, так и древостоев исследуемых лесных экосистем целесообразно принимать интегрированную характеристику состояния крон (Ярмишко, 1997; 2005). Достаточно четкое представление о габитусе кроны и ее важнейших количественных и качественных характеристиках в нормальных условиях, ненарушенных внешними факторами, совершенно необходимо при изучении и оценке состояния деревьев под воздействием природных и антропогенных факторов. Древесные растения по внешнему виду довольно хорошо различаются независимо от влияния на них биотических и абиотических факторов, в достаточной степени определяющих строение крон. Например, у ели европейской отличие от сосны обыкновенной стройная структура кроны сохраняется всю жизнь, несмотря на ее морфологическую изменчивость (Серебряков, 1962; Hanisch, Kilz, 1990; Цветков, Цветков, 2003). В условиях Европейского Севера крона у сосны обыкновенной бывает очень похожа на крону ели лишь в молодом возрасте (Ярмишко, 1997).

В настоящем сообщении мы предлагаем некоторые подходы и методические особенности оценки состояния лесных фитоценозов, подверженных воздействию антропогенных факторов, в частности, влиянию промышленного атмосферного загрязнения в условиях Европейского Севера.

Описываемые методы являются результатом опыта многолетних комплексных исследований, посвященных вопросам изучения структуры и динамики естественных и в разной степени нарушенных под влиянием антропогенных воздействий лесных фитоценозов. В процессе проводимых исследований применялись разнообразные современные методы, существующие в геоботанике, экологии и физиологии, создавались их модификации и разрабатывались новые методы применительно к конкретным объектам и задачам научно-исследовательских работ. При этом мы старались подходить комплексно к решению проблем, стремились получать прежде всего количественную оценку параметров (характеристик) исследуемых объектов – лесных сообществ и составляющих их компонентов. Среди методов изучения растительных сообществ прежде всего использовались основные методики, позволяющие получить фактические данные о наиболее общих, фундаментальных характеристиках различных ярусов лесных фитоценозов и почв в ненарушенных человеком экосистемах. Общей методической особенностью исследований было сравнение полученных характеристик состояния лесов, в разной степени нарушенных антропогенными факторами, с ненарушенными лесами, принятыми нами за эталон (норму).

Работы проводились на постоянных пробных площадях (ППП) в сообществах *Pinus sylvestris* L., относящихся к двум наиболее распространенным на Кольском Севере группам ассоциаций – соснякам лишайниковым и зеленомошным на иллювиально-железистых почвах. Основная часть ППП была расположена в молодых (50–60 лет) сосновых лесах, представляющих различные стадии вторичных сукцессий, другая – заложена в спелых и перестойных сосняках (200–220 и более лет), являющихся зональными эталонами лесов Европейского Севера. Большинство пробных площадей ориентированы по градиенту загрязнения к юго-западу от основного источника эмиссии – комбината по производству цветных металлов. Подробное описание объектов исследований, а также характеристика загрязнения сосновых лесов изложены в нашей более ранней работе (Ярмишко, 1997).

Исследованиями установлено, что в результате длительного хронического воздействия SO₂ с примесью тяжелых металлов (Ni, Co, Cu) на лесные экосистемы претерпевают серьезные изменения практически все элементы внешней и внутренней структуры растений, их химический состав

и процессы жизнедеятельности (Влияние промышленного атмосферного..., 1990). Загрязнение воздуха является основной причиной нарушения у сосны обыкновенной моноподиального роста главной оси и скелетных ветвей более высоких порядков ветвления. Степень нарушения роста крон бывает различная: начиная со случаев повреждения апикальных почек, резкого сокращения прироста побегов до полного прекращения их роста и развития (Ярмишко, 1997; 2005). Частота нарушений моноподиальности в росте главной оси и боковых ветвей усиливается с увеличением концентрации токсических веществ в воздухе, причем у разных особей эти процессы совершаются асинхронно. Прирост центральных и боковых побегов тесно связан с температурными условиями вегетационного сезона предыдущего года ($r=0.76$; $n=25$; $P<0.05$). Рост боковых побегов имеет значимую связь с ростом главной оси ($r=0.84$; $n=17$; $P<0.05$). Под влиянием атмосферных загрязнителей теснота связи линейного прироста побегов с климатическими факторами, в частности, с температурным режимом вегетационного периода, снижается. В условиях сильного загрязнения выявлена значимая отрицательная связь прироста центральных побегов с количеством выбросов твердых загрязняющих веществ ($r=-0.74$, $n=11$, $P<0.05$). Интенсивность линейного и радиального приростов боковых побегов здесь в несколько раз меньше, чем в фоновых условиях.

Важнейшим критерием определения степени воздействия токсических веществ на лесные сообщества является оценка состояния хвои и листьев древесных пород (Торлопова, Робакидзе, 2003). В ненарушенных загрязнением молодых сосновых лесах плотность охвоения побегов (число хвоинок на единицу длины побега) возрастает от вершины к основанию кроны и обратно пропорциональна годичной длине побега. Атмосферное загрязнение подавляет ростовые процессы у деревьев и, как следствие, повышается плотность охвоения побегов. В районах сильного загрязнения лесных сообществ охвоенность побегов сосны выше более чем в 2 раза по сравнению с фоновыми древостоями и остается примерно одинаковой на всем протяжении сохранившихся крон. Наиболее крупная и тяжелая хвоя формируется на вершинах молодых сосен; по мере снижения к основанию крон показатели массы и линейные характеристики хвои заметно уменьшаются. Выявленные закономерности формирования ассимиляционного аппарата в кронах деревьев в фоновых древостоях под воздействием атмосферных загрязнителей постепенно затушевываются. Так, например, в районе сильного загрязнения средняя длина и масса хвоинок в верхней части сохранившихся крон ничем практически не отличаются от этих характеристик в нижней трети крон.

Одной из самых информативных и просто определяемых количественных характеристик состояния сосны обыкновенной на Европейском

Севере является продолжительность жизни хвои. Хвоя сосны тем дольше сохраняется на деревьях, чем ближе они находятся к северному пределу распространения и чем жестче экологические условия для произрастания этой древесной породы. В верхней части кроны продолжительность жизни хвои, как правило, на 1–1.5 года, меньше, чем в нижней. Снижение продолжительности жизни хвои является хорошим индикационным признаком нарушения человеком природных процессов в древостоях сосны обыкновенной. Так, в результате хронического загрязнения воздуха SO₂ с примесью тяжелых металлов (Ni, Си, Со и др.) возраст хвои на деревьях снижается с 6–9 лет в фоновых древостоях до 2–3 лет и даже до 1 года в районах сильного загрязнения окружающей среды.

В фоновых сосновых древостоях заметный опад хвои (20–25%) наблюдается на пятый год ее жизни. Теряют хвою деревья как из господствующей части древостоя, так и из подчиненной. Атмосферное загрязнение является основной причиной наблюдающегося прогрессивного усиления ажурности крон деревьев. Оно происходит в результате повреждения (хлорозы и некрозы) и преждевременного опадения хвои. В районе сильного атмосферного загрязнения опад хвои сосны начинается уже в однолетнем возрасте (40–50%), а двухлетней хвои на деревьях остается не более 10–25%.

Высокий уровень промышленного атмосферного загрязнения является основной причиной структурных преобразований и деградации крон сосны обыкновенной. Форма кроны у молодых деревьев из островершинной конической постепенно превращается в куполообразную, более или менее плосковершинную. Такая форма кроны присуща спелым и перестойным деревьям в фоновых районах на Европейском Севере. В условиях сильного загрязнения сосновые молодняки проявляют элементы ускоренного старения деревьев и карликовости (маленькая куполообразная крона, трещиноватая кора на сбежистом стволе, уменьшенные размеры шишек и т.п.). Одна из последних стадий существования сосны в районе сильного загрязнения воздуха характеризуется суховершинностью, сохранением лишь единичных ветвей в нижней части засохших крон. У отдельных особей эти ветви опускаются на поверхность почвы и стелются по ней, образуя при этом необычную жизненную форму (полустланик или стланик).

Выраженные изменения ассимилирующих органов и крон доминирующей в бореальных лесах Европейского Севера сосны обыкновенной, определяющих продуцирование органического вещества, являются свидетельством негативных хронических процессов, вызванных выбросами комбината по производству цветных металлов. Полученные данные и их всесторонний анализ свидетельствуют о высокой чувствительности со-

сны обыкновенной к аэротехногенному загрязнению в условиях Кольского Севера. Ее ареал, эколого-биологические особенности, отношение к антропогенным факторам, в частности, к промышленному атмосферному загрязнению, – все эти характеристики соответствуют требованиям, которые обычно предъявляются к растениям-индикаторам состояния природной среды. Полученные количественные и качественные характеристики состояния ассимиляционного аппарата и крон деревьев с достаточной точностью отражают жизненное состояние отдельных деревьев и фитоценозов в целом.

Проведенные нами исследования в подзоне южной тайги на европейской территории (Новгородская обл.) с использованием описанных методов и методических подходов показали, что под влиянием атмосферного загрязнения наблюдаются аналогичные с северными интенсивные процессы повреждения хвои (листьев), изреживания крон деревьев, подавления у них линейного и радиального прироста, разрушения лесных фитоценозов (Борисова, Ярмишко, 2004).

Большинство из выявленных диагностических признаков ослабления и повреждения крон древесных растений положены нами в основу классификации жизненного состояния деревьев и древостоев. Заложенная в ходе выполнения данной работы сеть постоянных пробных площадей используется при проведении экологического мониторинга лесных экосистем. Выполненные исследования позволили разработать научные основы биологической индикации состояния лесных фитоценозов на Европейском Севере.

Работа выполнялась при финансовой поддержке РФФИ (гранты 06-04-48902) и программы ОБН РАН «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами».

ЛИТЕРАТУРА

Борисова О.В., Ярмишко В.Т. Динамика лесных фитоценозов в условиях техногенного загрязнения в Новгородской области // Мат-лы межд. науч.-практ. конф. «Антропогенная трансформация таежных экосистем Европы: экологические, ресурсные и хозяйственные аспекты». Петрозаводск, 23–25 ноября 2004 г. Петрозаводск, 2004. С.245–249.

Влияние промышленного атмосферного загрязнения на сосновые леса Кольского полуострова / Под ред. Б.Н.Норина и В.Т.Ярмишко. Л., 1990. 195 с.

Методы изучения лесных сообществ / Отв. ред. В.Т.Ярмишко, И.В.Лянгузова. СПб, 2002. 240 с.

Проблемы экологии растительных сообществ / Отв. ред. В.Т.Ярмишко. СПб, 2005. 450 с.

Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с.

Торлопова Н.В., Робакидзе Е.А. Влияние поллютантов на хвойные фитоценозы (на примере Сыктывкарского лесопромышленного комплекса). Екатеринбург, 2003. 146 с.

Цветков В.Ф., Цветков И.В. Лес в условиях аэротехногенного загрязнения. Архангельск, 2003. 354 с.

Ярмишко В.Т. Сосна обыкновенная и атмосферное загрязнение на Европейском Севере. СПб., 1997. – 210 с.

Hanisch B., Kilz E. Waldschaden erkennen. Fichte und Kiefer. Stuttgart, 1990. 344р.

**ИЗМЕНЕНИЕ НАПОЧВЕННОГО ПОКРОВА
ДРЕНИРОВАННЫХ СОСНОВЫХ ЛЕСОВ
КОЛЬСКОГО ПОЛУОСТРОВА
С РАЗНОЙ ДАВНОСТЬЮ ПОЖАРА В ПЕРИОД с 1991 по 2006 г.**

В.В. Горшков^{*}, И.Ю. Баккал^{}**

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург

^{*}vvgor@skylink.spb.ru, ^{**}Ira@IB6521.spb.edu

Развитый мохово-лишайниковый ярус – характерный компонент бореальных лесных сообществ, древесный ярус которых в климаксовом (ненарушенном, стационарном) состоянии сформирован различными видами хвойных. Мелкие (узкие и длинные) хвоинки даже при высокой сомкнутости древесного яруса (в отличие от листового опада мелколиственных и широколиственных видов деревьев и кустарников) не препятствуют росту основных климаксовых видов мхов *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens* и лишайников *C. Rangiferina*, *C. mitis* на промежуточных стадиях восстановления и *Cladina stellaris* на заключительной стадии сукцессии. Преобладание лишайников в мохово-лишайниковом ярусе характерно для большинства разреженных светлохвойных лесов из *Pinus sylvestris*, *P. banksiana*, *Larix sibirica* sl. на песчаных почвах. Это явление наблюдается также в очень разреженных сообществах (рединах с сомкнутостью древесного яруса 10–15%) с древесным ярусом из *Picea mariana*, *P. obovata*, *Pinus sibirica* на песчаных и супесчаных почвах (преимущественно на северном пределе распространения). В сообществах с сомкнутым древесным ярусом в темнохвойных лесах на сугляках и суглинках в мохово-лишайниковом ярусе преобладают мхи.

Особую группу сообществ составляют леса с содоминированием мхов и лишайников в мохово-лишайниковом ярусе, представленные на Европейском Севере преимущественно сосновыми лесами. Во многих случаях такие сообщества формируются при восстановлении лесов после пожаров (Ипатов и др., 1991, 1995–1997). В этих сообществах при увеличении давности нарушения (по мере восстановления древесного яруса и сообщества в целом) регистрируется постепенное вытеснение лишайников из мохово-лишайникового яруса. Насколько устойчиво соотношение мхов и лишайников в лишайниковых и зеленомошно-лишайниковых лесах до настоящего времени является дискуссионным вопросом.

Одним из основных свойств естественных (находящихся в ненарушенном – климаксовом – состоянии) сообществ является создание и поддержание собственной среды. Изучение процессов восстановительной динамики позволяет определить характер и скорость компенсации расти-

тельными сообществами изменений, вызванных действием нарушающего фактора. То есть дает возможность оценить основные фундаментальные параметры сообществ: время восстановления и значения различных характеристик на промежуточных стадиях и в стационарном состоянии.

Самым точным способом изучения динамических процессов являются прямые наблюдения за постоянными маркированными на местности объектами при строгой характеристике начальных условий и степени влияния человека на исследуемые объекты. Основным недостатком такого метода является ограниченная длительность прямых наблюдений, которая в большинстве случаев не превышает 20–50 лет и не позволяет судить о динамических процессах в целом. Процесс восстановления растительного покрова занимает продолжительное время, и весь он не может быть рассмотрен в течение человеческой жизни. Поэтому наряду с прямыми наблюдениями одним из методов исследования восстановительной динамики является построение пространственно-временных рядов (Варгас де Бедемар, 1846; Александрова, 1964), который заключается в подборе сходных по типу местообитания территорий с разной давностью нарушения. Однако данный метод также имеет ряд недостатков: 1) неопределенность понятия «сходный» может являться источником искажения при описании восстановительных процессов; 2) ошибки в датировании давности нарушения или отсутствие строгих датировок давности и степени последнего нарушения. Поэтому сочетание исследований, выполненных методом построения пространственно-временных рядов и методом прямых наблюдений, представленное в настоящем исследовании, позволяет взаимно компенсировать недостатки обоих методов.

Цель исследований – проанализировать 14-летнюю динамику напочвенного покрова сосновых лесов с разной интенсивностью и давностью последнего пожара.

Краткая физико-географическая характеристика района исследований

Исследования выполнены в центральной части Кольского полуострова в полосе северотаежных лесов.

В геоморфологическом отношении территория исследований, располагающаяся в центральной части полуострова, представляет собой чередование средневысотных и низких глыбовых гор и цокольных равнин древнего пенеппена с абсолютными высотами от 150 до 300 м.

Среднегодовая температура воздуха, по многолетним данным метеостанции г. Мончегорска, составляет -0.5°C (Научно-прикладной справочник..., 1988). Среднесуточная температура воздуха января – -13°C ; июля –

+14°C. Продолжительность безморозного периода составляет 104 дня. Заморозки возможны в течение практически всего вегетационного сезона. Продолжительность периода со среднесуточной температурой воздуха выше 5°C – 80–100 суток. Вегетационный период длится 90–110 суток. Годовое количество осадков составляет 465–500 мм. Основная их часть приходится на теплый период (с апреля по октябрь) и составляет 339–350 мм. Испаряемость не превышает 200–250 мм, что примерно в 2 раза ниже среднегодовой суммы осадков (Научно-прикладной справочник..., 1988).

Наиболее характерными для Кольского полуострова являются почвы А1-Fe-гумусовой группы, включающей А1-Fe-гумусовые подзолистые и скрытоподзолистые почвы (Никонов, 1987).

Объекты и методы

Объектами исследования были равнинные сосновые леса на четвертичных песчаных, хорошо дренированных отложениях с давностью последнего пожара (на момент начала исследований 1991–1994 гг.) 5, 60, 90, 140 и 160 лет, расположенные в малонаселенных и относительно малонарушенных районах Кольского полуострова. Повторные исследования выполнены в 2005–2006 гг.

Изученные сообщества относятся к трем типам леса: 1) лишайниково-моховому (доля лишайников в мохово-лишайниковом ярусе > 70%); 2) лишайниково-зеленомошному (доля лишайников 30–70%); 3) зеленомошному (доля лишайников < 30%).

Основные характеристики древесного, травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов изученных лесных сообществ приведены в табл. 1–3.

Материал собран на серии постоянных пробных площадей размером 0,1–0,5 га. Постоянные (маркированные при помощи колов) площадки 1 м² (20–100 площадок на каждой пробной площади) располагались по одной или блоками по 4 в регулярном порядке вдоль параллельных профилей. На каждой площадке оценивались следующие параметры: 1) площадь проекций крон деревьев, 2) проективное покрытие и высота особой подроста; 3) виды травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов. Относительная сумма площадей сечений и сквозистость древесного яруса, а также толщина лесной подстилки и верхних горизонтов почв измерялись для каждого блока из 4 площадок.

Определение давности пожара проводилось на основе анализа спилов, ядер или диагональных сечений стволов живых деревьев, расположенных в радиусе 50–100 м от территории пробной площади, имеющих пожарные повреждения.

Таблица 1. Основные характеристики древесного яруса изученных лесных сообществ Кольского полуострова в начале исследований (1991–1994 гг.)

№ ПП	Давность пожара, лет	Полнота, м ³ га ⁻¹		Степень поврежд. дендр., %	Сквозн-стость ^[3]	Индекс ^[4]	Состав ^[5]	Вид	Возраст, лет	Выс., м	Диам., см	Плотн., ед.га ⁻¹
		жив.	сух.									
56	65	9.6	0.3	25	64.0	I	100P	P	115-335	18.0	35.0	72
						II	100P	P	55-63	8.0	8.5	440
67	94	13.9	0.4	0	63.5	I	100P	P	190-225	12.3	25.0	283
80	66	13.5	1.4	15	64.5	I	100P	P	240-330	15.4	28.0	195
						II	100P	P	55-63	7.5	11.7	88
82	66	13.6	0.4	70	54.5	I	100P	P	335	18.1	48.0	38
						II	98P2B	P	45-63	9.3	7.5	1021
85	5	0.4	0.8	95 ^[2]	89.5	I	100P	P	40-120	9.5	11.5	39
86	161/~50 ^[1]	0.8	<0.1	н.д.	н.д.	I	90P10B	P	40-120	9.5	11.5	н.д.
								B	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.
87	163	10.0	0.4	0	н.д.	I	100P	P	250-290	13.2	23.0	240
63	94/~55 ^[1]	24.5	0.1	99	40.0	II	99P1S	P	51-83	8.4	6.9	6360
64	94	18.3	0.5	17	52.5	I	93P7S	P	200-224	16.9	28.0	229
								S	150-180	16.3	23.7	23
						II	23P7TS	P	45-60	6.0	5.3	324
								S	50-80	8.7	11.8	219
75	65	10.4	<0.1	95	57.5	II	77P23B	P	40-63	9.0	11.0	801
								B	45-64	7.1	7.6	501
76	140	16.1	1.5	98	55.0	II	100P	P	114-137	16.4	23.2	373

Примечания: ¹ – давность последнего пожара указана в числителе, в знаменателе приведена давность рубки; ² – оценка выполнена по соотношению суммы площадей сечений погибших деревьев и общей суммы площадей сечений; ³ – средняя сквозистость полога древесного яруса в области углов 37–143°; ⁴ – индекс компонента: I – деревья выросшие до последнего пожара; II – послепожарные особи, превышающие высоту 1,3 м; ⁵–P – сосна; S – ель; B – береза.

Таблица 2. Динамика напочвенного покрова (основные виды) в лишайниковых сосновых лесах Кольского полуострова с разной давностью пожара в период с 1991 по 2006 г.

	85			56			80			82			67			86		87	
	1992	2005	1991	2005	1991	2005	1992	2006	1992	2005	1992	2005	1991	2005	1994	2005	1994	2005	
Год наблюдений	5	18	65	79	66	80	15	70	36	36	32	32	32	32	32	32	32	32	
Давность пожара, лет	95		20	20	24	24													
Повреждение Дя пожаром, %			25																
Кол-во площадок Гм ²																			
Проектные покрытия, %																			
Травяно-кустарн. ярус	8.1	13.2*	6.3	6.2	15.6	17.9	13.0	5.2*	25.1	21.0	5.7	8.9*	5.7	8.9*	5.7	8.9*	5.9	5.4	
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	6.5	3.2*	2.6	2.9	2.9	3.4	5.5	2.5	12.3	7.9*	0.5	0.9	4.3	4.1					
<i>Vaccinium myrtillus</i>	0.2	0.2	0.0	0.0	1.6	3.7	0.1	0.3	3.7	4.7	0.0	0.1	0.0	0.1					
<i>Empetrum nigrum</i>	0.0	0.9	0.2	1.2	0.5	1.8	5.1	1.4	5.0	5.0	0.8	1.0	0.0	0.1					
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>	0.6	2.2	3.0	1.4	0.0	0.0	0.8	0.0	3.5	3.2	1.5	2.7	0.8	0.8					
<i>Calluna vulgaris</i>	0.8	6.8***	0.4	0.1	10.5	9.0	0.9	0.9	0.0	0.0	2.8	3.8	0.9	0.3					
Мохово-лишайн. ярус	20.5	70.6***	89.4	90.6	88.2	84.7	92.6	89.4	78.5	81.6	91.0	92.3	94.3	92.3					
Доля лишайников	46.3	82.9***	99.1	99.4	99.2	98.0	96.8	99.8*	91.9	89.9	97.4	98.2	99.8	100					
Лишайники, общее	8.2	57.8***	88.6	90.1	87.5	82.9	89.7	89.2	72.2	73.2	88.7	90.7	94.2	92.3					
<i>Cladonia mitis</i>	0.0	2.7***	47.7	39.4	52.9	16.7***	50.2	33.9*	16.5	8.2***	1.8	0.9	1.5	1.6					
<i>Cladonia rangiferina</i>	0.0	0.7*	20.7	33.4**	21.4	52.8***	14.0	32.9**	30.7	35.9	1.7	5.0	7.2	5.4					
<i>Cladonia stellaris</i>	0.0	0.3**	6.2	11.9**	3.5	7.4**	5.6	8.7	18.2	25.9	81.4	82.4	84.0	84.6					
<i>Cladonia uncialis</i>	0.0	1.0***	8.4	3.0***	7.7	4.4*	13.4	9.9	5.3	2.4***	0.3	0.1	0.8	0.6					
<i>Cladonia deformis</i>	0.0	16.6***	0.3	0.1*	0.1	0.0	0.2	0.1	0.0	0.0	1.2	0.6	0.1	0.0					
<i>Cladonia gracilis</i>	0.0	0.3**	0.9	0.4	0.2	0.2	0.7	0.4	0.2	0.1	0.3	0.1	0.1	0.0					
<i>Cladonia crispata</i>	0.0	11.5***	2.1	1.2	0.9	0.7	2.4	1.8	0.4	0.1	0.8	0.9	0.1	0.0					
<i>Cladonia cornuta</i>	0.0	4.4***	0.8	0.3**	0.1	0.4	1.2	0.4*	0.1	0.1	0.7	0.4*	0.2	0.0					
<i>Cladonia coccifera</i>	0.0	0.8***	0.2	0.0	0.1	0.0	0.8	0.1*	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0					
<i>Cladonia macrophylla</i>	0.0	4.5***	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0					
<i>Trapezopsis granulosa</i>	0.6	10.1***	0.0	0.0	0.0	0.0	0.4	0.0*	0.0	0.0	0.1	0.3	0.0	0.0					
<i>Stereocaulon paschale</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	0.9*	0.8	0.3	0.0	0.0	0.0	0.0					
Мохобразные, общее	12.3	12.8	0.8	0.5	0.7	1.8	2.9	0.1*	6.4	8.4	2.2	1.6	0.1	0.0					
<i>Pleurozium schreberi</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.4	1.4	0.0	0.1	5.4	7.2	0.4	0.3	0.0	0.0					
<i>Dicranum scoparium</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	0.1	0.0	0.0	0.3	0.5	0.1	0.0	0.1	0.0					
<i>Polytrichum juniperinum</i>	4.9	3.9	0.7	0.4	0.1	0.0	0.1	0.0	0.1	0.1	1.3	0.7	0.0	0.0					
<i>Polytrichum piliferum</i>	3.3	6.6*	0.1	0.0	0.0	0.0	1.6	0.0*	0.0	0.3	0.0	0.0	0.0	0.0					
<i>Pohlia nutans</i>	4.1	1.0***	0.0	0.1	0.1	0.1	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0					

Примечание: Здесь и в таблице 3 звездочками помечены случаи, когда сравниваемые значения выборок при разной давности пожара различаются на уровнях значимости * - $\alpha = 0.05$, ** - $\alpha = 0.01$, *** - $\alpha = 0.001$.

Таблица 3. Динамика напочвенного покрова (основные виды) в лишайниково-зеленомошных и зеленомошных сосновых лесах Кольского полуострова с разной давностью пожара в период с 1991 по 2006 г.

	75		64		63		76	
	1992	2005	1991	2005	1991	2005	1991	2005
Полевой номер пробной площади								
Год наблюдения	66	79	94	108	94	108	140	154
Давность пожара, лет	24	24	32	32	40	40	20	20
Кол-во площадок 1 м ²								
Повреждение ДЯ пожаром, %	95		17			99		98
Проект. покрытие, %								
Тр.-куст. ярус, общее	17.2	21.9	36.9	42.4	37.5	35.0	23.1	27.8
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	5.0	10.2**	6.0	6.5	6.2	4.6	3.5	5.7*
<i>Vaccinium myrtillus</i>	0.9	2.5	20.5	27.3	24.0	26.6	15.9	17.1
<i>Empetrum nigrum</i>	0.3	3.2**	7.0	6.6	6.0	3.0*	1.8	2.0
<i>Vaccinium uliginosum</i>	0.0	0.0	0.3	0.2	0.9	0.4	0.1	0.0
<i>Calluna vulgaris</i>	10.3	4.9*	0.0	0.0	0.0	0.0	2.0	1.8
<i>Avenella flexuosa</i>	0.3	0.3	0.8	0.2*	0.3	0.2	0.0	0.0
<i>Linaea borealis</i>	0.0	0.0	1.2	0.9	0.0	0.1	0.0	0.0
<i>Ledum palustre</i>	0.0	0.0	0.9	0.6	0.0	0.0	0.0	0.0
Мох-лиш. ярус, общее	70.9	74.6	81.6	84.3	78.5	81.6	84.2	87.8
Доля лишайников	84.3	53.3***	17.9	14.1	26.9	5.7***	31.6	37.2
Лишайники, общее	59.8	39.1**	14.7	12.0	20.4	4.6***	27.0	33.5
<i>Cladonia mitis</i>	34.4	6.5***	1.3	1.5	1.8	0.4**	1.7	1.2
<i>Cladonia rangiferina</i>	11.7	24.9***	8.1	5.3	10.7	2.1***	9.6	13.6
<i>Cladonia stellaris</i>	2.2	3.4	3.0	3.7	5.0	2.0*	12.1	16.4
<i>Cladonia uncialis</i>	7.1	1.7***	0.3	0.1	2.6	0.1***	2.0	0.2
<i>Cladonia gracilis</i>	0.9	0.2**	0.4	0.8	0.1	0.0**	0.5	0.6
<i>Cladonia crispata</i>	0.8	0.3*	0.2	0.1	0.0	0.1	0.4	0.3
<i>Peltigera aphthosa</i>	0.1	0.0	1.2	0.3	0.0	0.0	0.2	0.1
<i>Peltigera canina</i>	0.1	0.4	0.1	0.0	0.0	0.0	0.6	0.5
<i>Stereocaulon paschale</i>	1.3	1.2	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0
Мохобразные, общее	11.0	35.5***	66.9	72.2	58.1	77.0***	57.2	54.4
<i>Pleurozium schreberi</i>	6.9	32.8***	51.6	54.3	55.7	75.7***	39.1	43.0
<i>Dicranum scoparium</i>	0.6	1.0	4.0	5.1	1.7	1.0	14.6	6.6**
<i>Dicranum polysetum</i>	0.1	0.0	0.6	0.8	0.3	0.2	1.6	1.4
<i>Polypodium-juriperinum</i>	2.9	1.4	0.0	0.0	0.2	0.0**	0.0	0.0
<i>Barbilophozia sp.</i>	0.0	0.0	3.0	4.2	0.1	0.0	0.9	2.7**
<i>Hypocotium splendens</i>	0.0	0.0	5.7	7.6	0.0	0.1	0.0	0.0
<i>Sphagnum spp.</i>	0.0	0.0	1.8	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0

Степень повреждения древостоя пожаром определена по соотношению суммы площадей сечений деревьев, выросших после пожара, и общей суммы площадей сечений.

Обработка материала выполнена методом однофакторного дисперсионного анализа (ОДА) (Фишер, 1957).

Исследования, проведенные ранее, показали, что на территории Кольского полуострова периодичность лесных пожаров в среднем составляет ~100 лет; наиболее часты пожары средней и сильной интенсивности с высотой пламени 1,8 м (Горшков и др., 2004) (табл. 4). В результате таких пожаров полностью уничтожается подрост древесных растений, надземная часть кустарничков и трав и происходит почти полное выгорание подстилки.

На основе исследований, выполненных при помощи построения пространственно-временных рядов, были описаны процессы восстановления различных компонентов основных лесов Севера (Горшков, 1993; Gorshkov, Bakkal, 1996; Горшков, Ставрова, 2002; Ставрова, Горшков, 2004; Баккал и др., 2005; Горшков и др., 2005а,б). Сравнение полученных результатов с данными других исследователей позволило выявить основные этапы восстановительной динамики бореальных лесных сообществ (табл. 5):

~ 30 лет – восстановление видового состава сообществ в светлых хвойных лесах;

Таблица 4. Классификация интенсивности пожаров в бореальных лесах (по: Руан, 2002)

Тип пожара	Оценка интенсивности (по: Мелехов, 1947)	Общая характеристика	Скорость распространения, м мин ⁻¹	Высота пламени, м	Интенсивность (мощность) горения (кромки, кВт м ⁻²)
Поверхностный	Очень слабый	Тлеющий, медленно распространяющийся	$3.3 \cdot 10^{-4} - 1.6 \cdot 10^{-2}$	0.0	< 10
Низовой	Слабый	Медленно распространяющийся	$< 3.0 \cdot 10^{-1}$	0.1 – 0.5	$1.7 - 5.8 \cdot 10^1$
	Средний	Активно распространяющийся	$3.0 \cdot 10^{-1} - 8.3$	0.5 – 1.5	$5.8 \cdot 10^1 - 6.3 \cdot 10^2$
	Средний интенсивный	Очень быстро распространяющийся	$8.3 - 5.0 \cdot 10^1$	1.5 – 3.0	$6.3 \cdot 10^1 - 2.8 \cdot 10^2$
Переходный	Сильный	Потенциально-верховой (локально-верховой)	варьирует ^{а)}	3.0 – 10.0	варьирует ^{а)}
	Очень сильный	Интенсивно-верховой	$1.5 \cdot 10^1 - 1.0 \cdot 10^2$	5.0 – 15.0 ^{б)}	$1.0 \cdot 10^1 - 10^5$
Верховой	Катастрофический	Устойчиво-верховой	До $2.0 \cdot 10^2$	До 70 ^{б)}	До $1.3 \cdot 10^6$

Примечания: а) скорость распространения и интенсивность переходных пожаров существенно варьирует. При низком расположении крон деревьев и групп деревьев для переходных пожаров характерно локальное возникновение очагов верховых пожаров.

б) высота пламени существенно варьирует во время верховых пожаров преимущественно от половины высоты древесного яруса до двух высот

Таблица 5. Важнейшие этапы в процессе восстановления лесных сообществ после внешних возмущений

Давность нарушения, лет	Регистрируемое явление	Источник данных
30	Стабилизация числа видов в масштабе сообществ. Восстановление основного состава видов, принимающих участие в формировании сообществ. Максимальная хаотичность растительного покрова (максимальная энтропия распределений покрытый видов в масштабе $\sim 1 \text{ м}^2$).	Bazzaz, 1975; Southwood et al., 1979; Morneau, Payette, 1989; De Granopre et al., 1993; Gorshkov, Bakkal, 1996; Горшков, Ставрова, 2002; Ставрова, Горшков, 2004; Горшков и др., 2005а.
50-100	Стабилизация относительной суммы площадей сечений и площади листовой поверхности древесного яруса. Стабилизация проективного покрытия подчиненных ярусов сообществ. Стабилизация общей продуктивности сообществ. Максимальные концентрации биогенов в верхних горизонтах почвы. Восстановление (в основном) замкнутости круговорота биогенов	Whittaker, Woodwell, 1968; 1969; Whittaker, 1975; Молчанов, 1971; 1974; Казимиров и др., 1977; Зяченко, 1984; Borgmann, Likens, 1979; Borgmann, Sidle, 1990; Санников, 1992; Горшков, 1995; Helli, Niemi, 1996; Ставрова, Горшков, 2004; Баккал, Горшков, 2005; Горшков и др., 2005а.
100-200	Формирование стационарного возрастного распределения высот особой основных лесобразующих видов. Восстановление и стабилизация относительных проективных покрытий видов (распределение продуктивности по видам). Стабилизация биомассы сообществ. Стабилизация толщины и запаса лесной подстилки (полное восстановление замкнутости биологического круговорота веществ). Стабилизация распределения концентраций основных химических элементов в верхних горизонтах почв.	Crocker, Major, 1955; Siren, 1955; Whittaker, 1975; Covington, 1981; Auclair, 1985; Санников, Санникова, 1985; Morneau, Payette, 1989; Borgmann, Siedle, 1990; Kellman, Roulet, 1990; Leak, 1991; Горшков, 1993; Gorshkov, Bakkal, 1996; Gorshkov et al., 1996; Bergeron, Harvey, 1997; Ставрова, Горшков, 2004; Баккал, Горшков, 2005; Горшков и др., 2005а, б.
200-500	Восстановление разновозрастной структуры древесного яруса. Полное восстановление параметров сообществ.	Odum, 1971; Whittaker, 1975; Дыренко, 1984; Волков, 1998; Горшков, Ставрова, 2002.

~60 лет – восстановление и стабилизация продуктивности и сопряженных характеристик; относительное восстановление травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов в отдельных типах леса;

120–150 лет – восстановление и стабилизация большинства характеристик сообществ;

400–500 лет – переход сообществ в состояние оконной динамики (восстановление разновозрастной структуры древесного яруса).

Основные результаты

На данный момент повторно обследованы 11 из 60 пробных площадей с давностью пожара (на момент начала исследований) 5–160 лет (лишайниковая группа типов) и 66–140 лет (зеленомошная группа типов).

Лишайниковые сосновые леса

Травяно-кустарничковый ярус. За период с 1991(1994) по 2005 г. (2006) изменения в общем проективном покрытии травяно-кустарничкового яруса зарегистрированы на трех пробных площадях (табл. 2, ПП 85, 82 и 86). В двух случаях – это увеличение общего покрытия яруса от 6 и 8 до 9 и 13%, в одном случае – уменьшение с 13 до 5% (ОДА, $\alpha < 0,05$).

Изменение в покрытии отдельных видов зарегистрированы на двух ПП. Наибольшие – увеличение покрытия *Calluna vulgaris* от 1 до 7% (ОДА, $\alpha < 0,001$) и уменьшение покрытия *Vaccinium vitis-idaea* с 6,5 до 3% в сообществе с давностью пожара 5→18 лет (ПП 85); и незначительное уменьшение покрытия *Vaccinium vitis-idaea* с 12 до 8% при давности пожара 94→108 лет (ПП 67).

В целом зарегистрированные изменения травяно-кустарничкового яруса незначительны и приурочены к сообществам с существенным повреждением древесного яруса в результате пожара или рубки в последние 50–60 лет. В сообществах с давностью пожара более 60 лет с незначительным повреждением древесного яруса или при пожаре свыше 150 лет назад изменения в травяно-кустарничковом яруса не зарегистрированы.

Мохово-лишайниковый ярус. Изменение общего покрытия мохово-лишайникового яруса (20→70%, $\alpha < 0,001$) и покрытия лишайников (8→60%, $\alpha < 0,001$) в рассматриваемый период зарегистрированы только на начальных стадиях послепожарного восстановления при давности пожара 5→18 лет (табл. 2). Изменение доли лишайников в мохово-лишайниковом ярусе зарегистрировано в двух случаях – при давности пожара 5→18 лет (от 46 до 83%, $\alpha < 0,001$) и при давности пожара 66→80 лет (от 97 до 99,8%, $\alpha < 0,05$) в сообществе с существенным разрушением древесного яруса в результате последнего пожара.

Изменения в проективном покрытии отдельных видов мохово-лишайникового яруса зарегистрированы в сообществах с давностью пожара 5–100 лет. Наибольшие изменения, затрагивающие весь набор доминантных видов лишайников и ряд видов мхов, отмечены при давности пожара 5→18 лет, где на начальном этапе исследований лишайниковый покров был представлен неидентифицируемой до видов коркой первичных слоевищ видов рода кладония с участием накипного лишайника *Trapeliopsis granulosa*, покрытие которого не превышало 1%. Здесь зарегистрировано увеличение покрытия всех видов лишайников родов кладония и кладина, *Trapeliopsis granulosa*, мха *Polytrichum piliferum*, а также уменьшение покрытия мха *Pohlia nutans* (табл. 2, ПП 85).

При давности пожара 65→80 лет во всех трех исследованных сообществах (табл. 2, ПП 56, 80, 82) отмечено увеличение покрытия *Cladina rangiferina*, также, но не на всех ПП, достоверно наблюдается увеличение покрытия *Cladina stellaris* (ПП 56, 80) и уменьшение – *Cladina mitis* (ПП 80, 82) и *Cladonia uncialis* (ПП 56, 80). Аналогичные изменения отмечены при давности пожара 94→108 лет (ПП 67), но достоверные различия наблюдаются только в уменьшении покрытия *C. mitis* и *C. uncialis*.

В целом все изменения мохово-лишайникового яруса регистрируются в сообществах с давностью пожара 5–110 лет и совпадают с описанной ранее на основе анализа пространственно-временных рядов динамикой послепожарного восстановления мохово-лишайникового яруса (Ahti, Oksanen, 1990; Горшков, 1993). В сообществах с давностью пожара свыше 150 лет изменений мохово-лишайникового яруса не зарегистрировано.

Зеленомошные и зеленомошно-лишайниковые сосновые леса

Травяно-кустарничковый ярус. Изменений в общем покрытии травяно-кустарничкового яруса в пределах исследованной выборки зеленомошных и зеленомошно-лишайниковых сосновых лесов с давностью пожара 66–154 года не зарегистрировано. Существенное изменение покрытия отдельных видов отмечено при давности пожара 66→79 лет в сообществе с полным разрушением древесного яруса последним пожаром – увеличение покрытия *Vaccinium vitis-idaea* (5→10%, $\alpha < 0,001$) и *Empetrum hermaphroditum* (0.3→3%, $\alpha < 0,01$) и уменьшение – *Calluna vulgaris* (10→5%, $\alpha < 0,05$). Изменение покрытия отдельных видов зарегистрировано еще в двух случаях: при давности пожара 94→108 лет – уменьшение покрытия *Empetrum hermaphroditum* с 6 до 3% ($\alpha < 0,05$); и при давности пожара 140→154 года – увеличение покрытия *Vaccinium vitis-idaea* с 3.5 до 6% ($\alpha < 0,05$).

В целом, как и в лишайниковых сосняках, изменения травяно-кустарничкового яруса незначительны и приурочены к сообществам с существенным повреждением древесного яруса пожаром или рубкой в последние 50–60 лет. В сообществах с давностью пожара свыше 90 лет зарегистрированные за последние 14 лет изменения не превышают 8% от общего покрытия яруса, поэтому их следует рассматривать как флуктуации, обусловленные пространственной динамикой видов.

Мохово-лишайниковый ярус. Общее покрытие мохово-лишайникового яруса в исследованных сообществах с давностью пожара 66–154 года не изменяется.

Изменение доли лишайников в мохово-лишайниковом ярусе отмечено в двух из четырех исследованных сообществ (см. табл. 3, ПП 75, 63). При давности пожара 66→80 лет (пп 75) в сообществе с полным разрушением древесного яруса последним пожаром зарегистрировано уменьшение доли лишайников с 84 до 53% (ОДА, $\alpha < 0,001$), общего покрытия лишайников – с 60 до 40% ($\alpha < 0,001$), а также уменьшение покрытия *C. mitis* (34→7%, $\alpha < 0,001$) и *C. uncialis* (7→2%, $\alpha < 0,001$) и увеличение – *Cladina rangiferina* (12→25%, $\alpha < 0,001$) и *Pleurozium schreberi* (7→33%, $\alpha < 0,001$) и общего покрытия мхов (11→36%, $\alpha < 0,001$). При давности пожара 94→108 лет и давности рубки ~55→69 лет (ПП 63) отмечено уменьшение доли лишайников с 27 до 6% ($\alpha < 0,001$) и общего покрытия лишайников с 20 до 5% ($\alpha < 0,001$). При этом регистрируется уменьшение покрытия большинства видов лишайников и увеличение общего покрытия мхов (58→77%, $\alpha < 0,001$) и *Pleurozium schreberi* (56→76%, $\alpha < 0,001$).

В сообществах с давностью пожара 94→108 лет с незначительным повреждением древесного яруса последним пожаром и с давностью пожара 140→154 года с полным разрушением древесного яруса в результате пожара изменений доли лишайников в мохово-лишайниковом ярусе, покрытия мхов и лишайников не наблюдается (см. табл. 3, ПП 64, 76). При давности пожара 140→154 года (табл. 3, ПП 64) отмечено уменьшение покрытия *Dicranum scoparium* (15→7%, $\alpha < 0,01$) и увеличение покрытия *Barbilophozia sp.* (1→3%, $\alpha < 0,01$).

Основные выводы

1. В результате проведенных исследований методом прямых наблюдений было показано, что изменения в напочвенном покрове в лесных сообществах с давностью нарушения свыше 140 лет не регистрируются. Изменение покрытия отдельных видов не превышают 5–8% от общего покрытия яруса. Подтвержден вывод авторов, установленный на основе

анализа пространственно-временных рядов о стационарном состоянии напочвенного покрова сообществ с давностью пожара свыше 140 лет как в лишайниковых, так и в зеленомошных сосновых лесах (Горшков, 1993; Баккал и др. 2005).

2. Установлено, что в лишайниковых сосновых лесах при давности пожара 5→18 лет общее проективное покрытие мохово-лишайникового яруса составляет 70%, доминируют *Cladonia deformis*, *C. crispata* и *Trapeliopsis granulosa*. В сообществах с давностью пожара 65–160 лет общее покрытие мохово-лишайникового яруса составляет 85–90% и не изменяется в процессе многолетней динамики. При давности пожара ~60 лет в напочвенном покрове доминируют *Cladina mitis*, в 80–110 лет – *Cladina rangiferina*, свыше ~120 лет – *Cladina stellaris*. Таким образом, подтверждены выводы авторов о послепожарном восстановлении мохово-лишайникового яруса лишайниковых сосновых лесов (Горшков, 1993).

3. Значительные изменения общего проективного покрытия и покрытия конкретных видов травяно-кустарничкового яруса зарегистрированы при давности пожара до 60 лет в сообществах с незначительным повреждением древесного яруса и до 80 лет в сообществах с полным разрушением древесного яруса. Полученный результат подтверждает вывод авторов о стабилизации общего покрытия травяно-кустарничкового яруса и покрытия отдельных видов как в лишайниковых, так и зеленомошных сосновых лесах при давности пожара 60–90 лет (Баккал, Горшков, 2000; Баккал и др. 2005).

4. В результате проведенного исследования установлено, что при восстановлении зеленомошных и зеленомошно-лишайниковых лесов после различных нарушений вытеснение лишайников, преобладающих в покрове на начальных этапах восстановления, зелеными мхами прекращается через 90 лет после пожара в сообществах с незначительным повреждением древесного яруса. В сообществах с полным разрушением древесного яруса в результате рубки или пожара этот процесс полностью завершается через 120 лет.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 06-04-48902.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В.Д. Изучение смен растительного покрова. Полевая геоботаника. Т. 3, М.; Л., 1964. С. 300–447.

Баккал И.Ю., Горшков В.В. Состояние травяно-кустарничкового яруса сухих сосновых лесов Кольского полуострова в условиях атмосферного загрязнения // Проблемы экологии растительных сообществ Севера. СПб, 2005. С. 88–102.

Баккал И.Ю., Горшков В.В., Ставрова Н.И. Динамика восстановления основных компонентов бореальных сосновых лесов после пожаров // Проблемы экологии растительных сообществ Севера. СПб, 2005. С. 271–281.

Варгас де Бедмар А. Исследования о запасах и приросте лесов в Тульской губернии, произведенные при таксации оной в 1844 году, двух Щегловских форстов и Карницкой части леса // Лесной журнал. Петербург, 1846. Кн. 1 и 2.

Горшков В.В. Характеристики восстановления лесных экосистем после пожаров // ДАН России. 1993. Вып. 333. С. 111–114.

Горшков В.В., Ставрова Н.И. Возрастная структура популяций *Pinus sylvestris* L. в северотаежных сосновых лесах с различной давностью пожара // Растит. ресурсы. 2002. Т.38. Вып. 1. С. 3–24.

Горшков В.В., Ставрова Н.И., Тарасова В.Н. Повреждение деревьев сосны обыкновенной и древесного яруса сосновых лесов Европейского Севера в результате пожаров // Лесоведение. 2004. № 2. С. 1–11.

Горшков В.В., Катютин П.Н., Ставрова Н.И. Структура популяций *Betula pubescens* (*Betulaceae*) в северотаежных лесных сообществах с различной давностью нарушения // Растит. ресурсы. 2005 а. Т. 41. Вып. 2. С. 1–17.

Горшков В.В., Ставрова Н.И., Баккал И.Ю. Динамика восстановления лесной подстилки в бореальных сосновых лесах после пожаров // Лесоведение. 2005 б. № 3. С. 37–45.

Дыренков С. А. Структура и динамика таежных ельников. Л., 1984. 182 с.

Зябченко С. С. Сосновые леса Европейского Севера. Л., 1984. 247 с.

Ипатов В.С., Герасименко Г.Г., Кирикова Л.А. и др. Автогенные сукцессии в сосняке лишайниково-зеленомошном. I. Фитоценологический анализ видового состава // Ботан. журн. 1995. Т. 80, № 9. С. 61–75.

Ипатов В.С., Герасименко Г.Г., Кирикова Л.А. и др. Автогенные сукцессии в сосняке лишайниково-зеленомошном. II. Экологическая система ассоциаций // Ботан. журн. 1996. Т. 81, № 8. С. 23–35.

Ипатов В.С., Герасименко Г.Г., Трофимец В.И. Географическое варьирование типа леса сосняк лишайниково-зеленомошный // Ботан. журн. 1997. Т. 82. № 4. С. 19–29.

Ипатов В.С., Герасименко Г.Г., Трофимец В.И. Сухие сосновые леса на песках как один тип леса // Ботан. журн. 1991. Т. 76, № 6. С. 818–830.

Казимиров Н.И., Волков А.Д., Зябченко С.С. и др. Обмен веществ и энергии в сосновых лесах Европейского Севера. Л., 1977. 304 с.

Молчанов А.А. Продуктивность органической массы в лесах различных зон. М., 1971. 275 с.

Научно-прикладной справочник по климату СССР. Л. Сер. 3. Многолетние данные. Ч. 1–6. Вып. 2, 1988. Вып. 3, 1988.

Никонов В.В. Почвообразование на северном пределе сосновых биогеоценозов. Л., 1987. 142 с.

Санников С.Н., Санникова Н.С. Экология естественного возобновления сосны под пологом леса. М., 1985. 190 с.

Ставрова Н.И., Горшков В.В. Влияние параметров лесных сообществ на суммарную продуктивность и возобновление *Pinus sylvestris* L. на разных этапах послепожарных сукцессий на Европейском Севере // Растит. ресурсы. 2004. Т. 40. Вып. 3. С. 1–15.

Ahti T., Oksanen J. Epigeic lichen communities of taiga and tundra regions. *Vegetatio*, 1990. Vol. 86. P. 39–70.

Auclair A.N.D. Postfire regeneration of plant and soil organic pools in a *Picea mariana* – *cladonia stellaris* ecosystem. *Can. J. For. Res.* 1985. Vol. 15. P. 279–291.

Bazzaz F.A. Plant species diversity in old field successional ecosystem in Southern Illinois. *Ecology*. 1975. Vol. 56. P. 485–488.

Bormann B. T., Sidle R. C. Changes in productivity and distribution of nutrient in a chronosequence at Glacier Bay National Park, Alaska. *Journal of Ecology*. 1990. № 78, P. 561–578.

Bormann F. N., Likens G. E. Pattern and process in forested ecosystem. N. Y., 1979. 253 pp.

Covington W. W. Changes in forest floor organic matter and nutrient content following clear cutting in northern hardwoods. 1981. *Ecology*. Vol. 62. P. 41–48.

Crocker R. L., Major J. Soil development in relation to vegetation and surface age at Glacier Bay, Alaska. *J. of ecol.* 1955. Vol. 43. № 2. P. 427–448.

De Granoope L., Gagnon D., Bergeron Y. Changes in the understory of Canadian southern boreal forests after fire. *J. Veg. Sci.*, 1993. P. 803–810.

Gorshkov, V. V., Bakkal, I. J., Stavrova, N. I. Postfire Recovery of Forest Litter in Scots Pine Forests in Two Different Regions of Boreal Zone. *Silva fennica*. 1996. Vol. 30. № 2–3. P. 209–219.

Gorshkov, V. V., Bakkal, I. Yu. Species Richness and Structure variations of Scots Pine Forest Communities during the period from 5 to 210 Years after Fire. *Silva Fennica*. 1996. Vol. 30. № 2–3 P. 329–340.

Helli P., Niemi G. Bird community dynamic in boreal forest. // DeGraaf R.M., Miller R.I. (ed.). *Conservation of Faunal Diversity in Forested Landscapes*. Chapman & Hall, London etc., 1996, P. 209–234.

Kellman M., Ruolet N. Nutrient flux and retention in a tropical sand-dune succession // *J. Ecol.* 1990. Vol. 78. P. 664–676.

Leak W. B. Secondary forest succession in New Hampshire, USA // *Forest Ecol. and Manag.* 1991. Vol. 43. № 1–2, P. 69–86.

Morneau C. S., Payette. Postfire lichen-spruce woodland recovery at the limit of the boreal forest in northern Quebec // *Can. J. Bot.* 1989. Vol. 67. P. 2770–2782.

Odum E. P. *Fundamentals of ecology*. Third edition, W.B. Saunders, Philadelphia, 1971. 574 p.

Siren G. The development of spruce forest on raw humus sites in northern Finland and its ecology // *Acta Forest. Fennica*. 1955. Vol. 62. P. 1–363.

Southwood T.R.E., Brown W.K., Reader M.E. The relationships of plant and insect diversities in succession // *Biol. J. Linn. Soc.* 1979. Vol. 12. P. 327–348.

Whittaker R.H. *Communities and Ecosystems*. 2nd ed. New York, 1975.

Whittaker R.H., Woodwell G. M. Structure production and diversity of the oak-pine forest at Brookhaven, New York // *Journal. of Ecology*. 1968. Vol. 57. P. 157–176.

СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ НА РАЗНЫХ СТАДИЯХ ВОССТАНОВИТЕЛЬНЫХ СУКЦЕССИЙ В ЛЕСАХ ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРА РОССИИ

Н.И. Ставрова

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург
nata@AS7542.spb.edu

Исследованиями последних десятилетий убедительно доказана обособанность популяционного подхода при изучении структурной организации и динамики растительности. Разнообразие особей в ценотических популяциях по возрасту, размерным параметрам, стадиям онтогенеза, категориям жизненного состояния, а также неидентичность отдельных популяций одного вида в разных экологических условиях в сообществах разных типов и разной степени нарушенности являются базовыми формами биологического разнообразия.

Большой интерес представляет вопрос о закономерностях изменения структуры популяций в процессе восстановительных сукцессий после различных внешних воздействий. Эти исследования создают основу для выявления эколого-фитоценологических особенностей видов и их конкурентоспособности в разных по составу и структуре сообществах, позволяют установить динамику их включения в состав фитоценозов, механизмы самоподдержания, характер внутривидового взаимодействия особей на разных этапах сукцессии. Естественно, что для лесных сообществ особую актуальность имеет исследование структуры популяций древесных растений, являющихся основными ценозообразователями.

Несмотря на то что эта проблема затрагивается в целом ряде отечественных и зарубежных исследований, сведения о структуре популяций древесных растений пока еще очень неполны.

Исследование возрастной структуры по сравнению с размерной, онтогенетической и виталитетной отличается значительными методическими трудностями, в связи с чем этот аспект структурной организации популяций остается наименее изученным. Большую ценность представляют исследования, характеризующие возрастную структуру популяций основных ценозообразователей в субклимаксовых и климаксовых лесах (Корчагин, 1956; Карпов и др., 1983; Зябченко, 1984; Дыренков, 1984; Steijlen, Zackrisson, 1977; Morneau, Payette, 1989; Ågren, Zackrisson, 1990; Пугачевский, 1992; Trefer, 1992; Hönberg et al., 1995; Волков, 1999). В то же время существенным недостатком многих работ является то, что в них не учитываются или не включаются в общее возрастное распределение особи с малыми размерами – высотой менее 0,1–0,2 м или менее 1,3 м (Steijlen, Zackrisson, 1987; Kuuluvainen et al., 2002). Следует особо

подчеркнуть крайнюю ограниченность информации об изменении возрастной структуры популяций древесных растений в зависимости от давности нарушения лесных сообществ (Morneau, Payette, 1989; Пугачевский, 1992; Trefer, 1992).

В связи с этим предполагается рассмотреть следующие основные вопросы:

1. Некоторые методические принципы сбора данных для изучения возрастной структуры популяций древесных растений.

2. Основные типы возрастных распределений особей в популяциях древесных растений.

3. Особенности возрастной структуры популяций древесных растений на разных этапах восстановления после пожаров на примере *Picea obovata* Ledeb. и *Betula pubescens* Ehrh. в северотаежных лесах.

Принципы сбора данных для изучения структуры популяций древесных растений

1. Объем выборки, т.е. число особей популяции, у которых устанавливается возраст. Выборка должна включать не менее 100–200 особей в сообществах, находящихся на ранних стадиях сукцессий и до 400 особей – на поздних стадиях.

2. Размер пробной площади. Оптимальный размер определяется с целью обеспечения минимального необходимого объема выборки. Для северотаежных лесов в наших исследованиях площадь составляла в среднем от 0,1 до 0,2 га в зависимости от плотности особей в древесном ярусе и пологе подроста и возобновления, которая поддается примерной визуальной оценке. На начальных стадиях послепожарного восстановления плотность популяций очень высокая, диапазон возраста особей узкий, поэтому площадь, необходимая для выявления структуры, может быть меньше указанной.

3. Учет особей. В пределах пробной площади по квадратам, оптимальный размер которых составляет 5 x 5 м, проводится учет всех особей древесных растений, высота которых превышает высоту травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов. Учет особей меньшей высоты, которые могут быть пропущены при обычном визуальном осмотре, проводится на специально закладываемых площадках. Оптимальный размер площадок – 1 x 1 м. Количество площадок – не менее 60. В выборку включаются все особи от 1 года и старше. Это необходимое условие получения надежных данных о возрастной структуре и состоянии популяции.

4. Прямое определение возраста, в наибольшей степени соответствующего истинному биологическому возрасту. Предпочтительно на основе данных кернов, спилов или срезов, взятых на уровне корневой шейки или

близко от нее. В реальных условиях на пробных площадях для особей в составе древостоя и подроста – на уровне поверхности подстилки. Для особей небольшого размера и возраста возможным способом является подсчет числа следов почечных чешуй на поверхности ствола от корневой шейки, расположенной, как правило, в слое подстилки, до вершины.

5. Применение калибровочных кривых для оценки возраста при невозможности его прямого определения. Возможно использование кривых связи между возрастом, определенным на высоте 1,3 м и на уровне подстилки, а для подроста и возобновления между диаметром основания ствола и возрастом. В последнем случае осуществляется срезка модельных экземпляров за пределами постоянной пробной площади. Калибровочные кривые не могут быть универсальными для вида в данном районе и строятся для каждой исследуемой популяции отдельно.

Основные типы возрастных распределений особей в популяциях древесных растений

Изучение возрастных распределений особей в популяциях разных видов древесных растений в лесных сообществах, имеющих разную давность нарушения, показывает, что на основе ряда параметров распределений (диапазона возраста, степени дискретности, величин асимметрии и эксцесса) среди них могут быть выделены несколько главных типов.

В результате анализа возрастных распределений сосны обыкновенной, ели сибирской и березы пушистой в лесных сообществах на территории Кольского полуострова была разработана классификация типов возрастной структуры. Базовым признаком для типизации возрастных распределений был выбран диапазон возраста особей. На основе сопоставления диапазона возраста в конкретных популяциях (A) со средним максимальным возрастом ели и березы в условиях региона (соответственно 320 и 240 лет) были выделены 4 основных класса распределений: 1) узкого диапазона ($A < 0,15 A_{\max}$) – условно одновозрастные; 2) значительно суженного диапазона ($0,5 > A > 0,15 A_{\max}$) – слабо разновозрастные; 3) умеренно суженного диапазона ($0,85 > A > 0,5 A_{\max}$) – умеренно разновозрастные; 4) нормального диапазона ($A > 0,85 A_{\max}$) – абсолютно разновозрастные.

В пределах классов в соответствии со значениями коэффициента асимметрии и эксцесса распределений различались 4 основных типа:

- тип «А» – унимодальные положительно асимметричные с доминированием особей самых младших классов возраста;
- тип «В» – унимодальные отрицательно асимметричные с доминированием особей старших классов возраста;

- тип «С» – унимодальные симметричные с доминированием особей средних возрастных классов;
- тип «D» – бимодальные симметричные с доминированием особей крайних возрастных классов.

По степени дискретности распределений в пределах типов выделялись три подтипа:

- резко дискретные с разрывом непрерывного возрастного ряда, составляющим более 6–10-летних классов возраста;
- умеренно дискретные с разрывом, составляющим от 3- до 6–10-летних классов возраста;
- условно непрерывные с разрывами, составляющими менее 3–10-летних классов возраста.

Особенности возрастной структуры популяций древесных растений на разных этапах формирования после пожаров на примере ели сибирской и березы пушистой в северотаежных лесах

На территории Кольского полуострова в лесных сообществах, относящихся к типу ельников зеленомошных и имеющих давность пожара от 45 до > 400 лет, в популяциях основных ценозообразующих видов – ели сибирской и березы пушистой – было выявлено 6 типов и 9 подтипов возрастной структуры: 2А – непрерывные; 2D – непрерывные; 3А – резко дискретные; 3В – умеренно дискретные и непрерывные; 3D – умеренно дискретные и непрерывные; 4А – умеренно дискретные и непрерывные.

Типы возрастных распределений закономерно сменяются в процессе восстановительных послепожарных сукцессий. На основе анализа закономерностей этих смен можно выделить 3 главные стадии послепожарной динамики популяций.

I стадия. Отличительный структурный признак стадии: узкий или значительно суженный возрастной диапазон или резкая дискретность возрастного ряда и последовательное возрастание плотности особей от старших возрастных классов к младшим. Такие распределения, относящиеся к типам 1А и 2А (непрерывные) и 3А (резко дискретные), были зарегистрированы для березы в березовых лесах с давностью пожара 45 лет (рис. 1: 1) и ели – в лесах с давностью пожара 45 и 52 года (рис. 1: 4, 5).

Характер возрастной структуры свидетельствует о свободном развитии возобновительного процесса. Факторами, благоприятствующими появлению и выживанию новых поколений древесных растений семенного и вегетативного происхождения, являются: небольшая толщина лесной подстилки, низкое покрытие мохового яруса, высокая освещенность на гари, слабая внутри- и межпопуляционная корневая

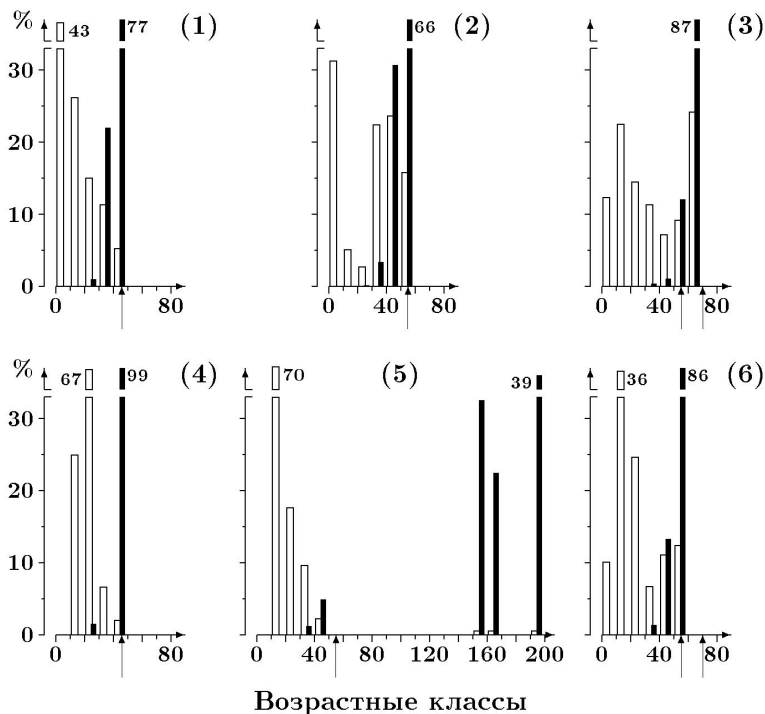


Рис. 1. Возрастная структура популяций березы пушистой (1–3) и ели сибирской (4–6) в лесных сообществах с давностью пожара 45–55 лет. Светлые столбики – плотность особей, черные столбики – запас древесины. Стрелками указана давность пожара

конкуренция древесных растений. Анализ возрастных распределений свидетельствует о том, что возобновление березы начинается сразу после пожара, возобновление ели – или одновременно с березой или на несколько лет позже. В некоторых случаях регистрируется существенное запаздывание начала семенного возобновления ели (до 5 десятилетий после пожара) в связи с отсутствием достаточно близко расположенных источников семян при обширных пожарах на территориях, удаленных от речных долин и влажных понижений. Необходимость близости таких местообитаний, обеспечивающих выживание деревьев ели, связана с высокой повреждаемостью и практически полной гибелью особей этого вида и других видов ели (Zackrisson, 1977) во время пожаров в северных лесах. В отличие от

ели часть особей березы сохраняет жизнеспособность после пожара, что гарантирует наличие источников семян.

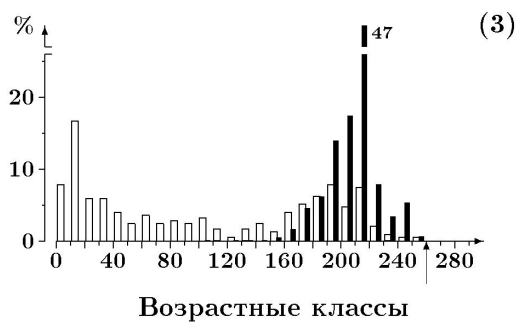
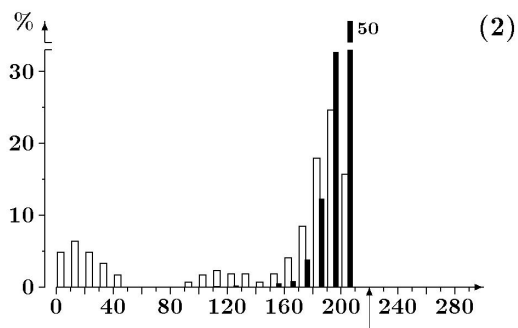
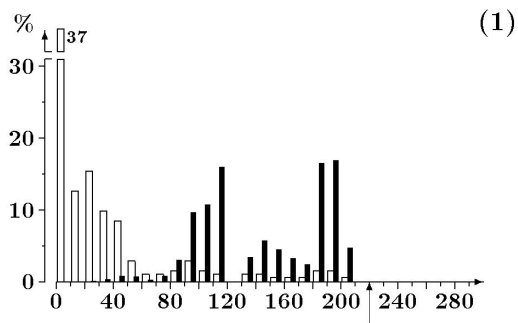
Как показывает анализ распределения запаса древесины, в популяциях березы только особи, появившиеся в первые два десятилетия после пожара в дальнейшем входят в состав древесного яруса березовых лесов. Основу первого послепожарного древостоя еловых лесов (более 80% запаса) также формируют особи очень узкого возрастного диапазона, составляющего 2–3 десятилетия.

II стадия. На этой стадии возрастные распределения отличаются значительно или умеренно суженным диапазоном. Характерной особенностью структуры является доминирование особей старших (типы 2В и 3В) или старших и самых младших возрастных классов (типы 2D и 3D).

В популяциях березы пушистой в условиях северной тайги бимодальные возрастные распределения формируются уже через 50–55 лет после пожара (рис. 1: 2, 3). Популяции этого вида продолжают пополняться молодыми особями вегетативного происхождения, имеющими высокую численность. Однако продолжительность жизни значительной их части составляет от 10 до 30 лет, что обусловлено высокой внутриклоновой конкуренцией за свет, влагу и элементы питания. Эти процессы приводят к преобладанию в составе популяции особей крайних возрастных групп, которое поддерживается до начала возрастного распада послепожарного березового древостоя (примерно до 100–150 лет после пожара).

В популяциях ели – вида, отличающегося преимущественно семенным возобновлением, после краткой переходной стадии с центрально-симметричными унимодальными распределениями типа 2С (рис. 1: 6), формируются отрицательно асимметричные распределения типа 3В (рис. 2: 2).

Механизм формирования таких распределений связан с резко выраженным спадом активности семенного возобновления и жестким подавлением роста и выживаемости немногочисленного подроста особями первых послепожарных поколений, формирующих древесный ярус. Семенное возобновление в сообществах с высокой плотностью популяций березы лимитируется уже на стадии прорастания семян и укоренения проростков из-за большого объема листового опада. При более низкой плотности березы семенное возобновление ограничивает высокое проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса, в составе которого велика доля участия травянистых растений и злаков. В дальнейшем после перехода к доминированию в древесном ярусе ели лимитирующую роль играют высокий и плотный моховый покров, покрытие которого в еловых лесах восстанавливается примерно через 150 лет после пожара (Баккал, Горшков, 2006), и увеличение толщины лесной подстилки.



Возрастные классы

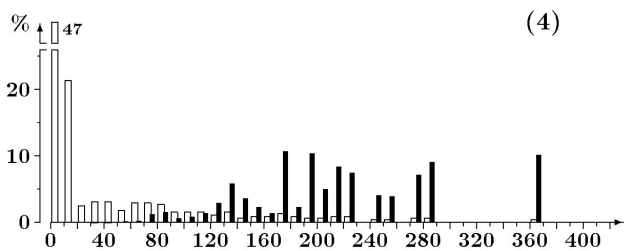
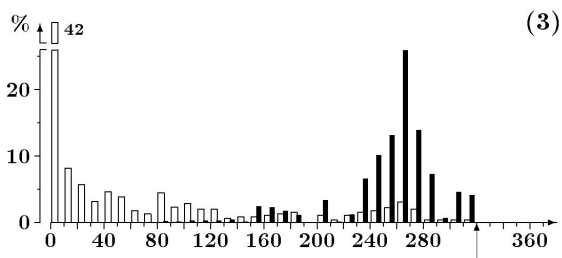
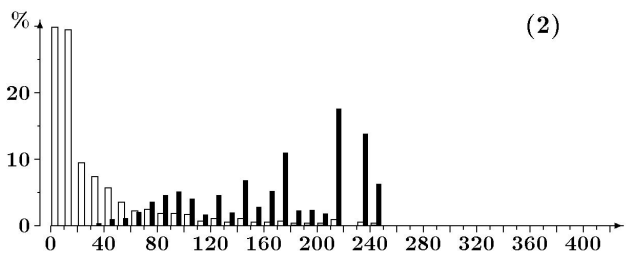
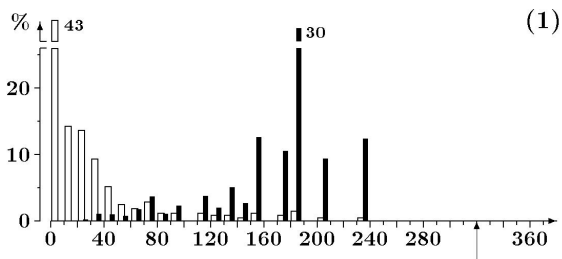
Рис. 2. Возрастная структура популяций березы пушистой (1) и ели сибирской (2, 3) в лесных сообществах с давностью пожара 220–260 лет. Обозначения те же, что на рис. 1.

Вместе с тем восстановление мохового покрова и лесной подстилки создает условия для вегетативного возобновления ели. Это явление хорошо известно для крайне северных популяций *Picea* (Mogneau, Payette, 1989; Kuuluvainen, 1994). Вегетативное возобновление осуществляется за счет укоренения низкоопущенных нижних ветвей при редком расположении деревьев. Этот процесс приводит к преобразованию отрицательно асимметричных возрастных распределений ели в полярно-бимодальные типа 3D (рис. 2: 3) в интервале от 200 до 250 лет после пожара. В условиях южной тайги при отсутствии сомкнутого мохового покрова формирование бимодальных возрастных распределений за счет семенного возобновления в популяциях *Picea abies* Karst. регистрируется через 90–100 лет после пожара (Рубцов и др., 2000).

III стадия. Для этой стадии характерен единый тип возрастной структуры популяций (4A). Возрастные распределения отличаются полным диапазоном, непрерывностью и резко выраженной положительной асимметрией с близким к экспоненциальному убыванию плотности особей по мере увеличения возраста. Механизм формирования этого типа структуры связан с постепенным распадом послепожарных условно одновозрастных древостоев.

В северных популяциях березы пушистой распад первых послепожарных генераций приводит к повышению доли молодых особей вегетативного происхождения в возрасте до 30 лет и формированию левосторонней асимметрии возрастных распределений примерно через 150–200 лет после пожара (рис. 2: 1; рис. 3: 1, 2).

Единичный и групповой вывал и слом наиболее старых и ослабленных деревьев ели из первых послепожарных поколений способствуют постепенному увеличению площади местообитаний, благоприятных для прорастания семян и выживания всходов и подростов древесных растений – ветровальных комплексов и разлагающихся стволов. В результате в составе популяций этого вида за счет семенного и вегетативного возобновления так же, как и в популяциях березы, возрастает численность и суммарная доля (до 60–75%) особей младших возрастных групп. Формирование окон в верхнем пологе древостоя и корнеобитаемом слое почвы создает условия для успешного роста и постепенного включения молодых особей в полог подростов и древостоев (Kuuluvainen, 1994). Результаты исследований, проведенных в северо-таежных лесных сообществах на территории Кольского полуострова, показывают, что формирование возрастной структуры типа 4A в популяциях ели (рис. 3: 3, 4) занимает гораздо больший промежуток времени, чем в популяциях березы, – примерно 300 лет.



Возрастные классы

Рис. 3. Возрастная структура популяций березы пушистой (1, 2) и ели сибирской (3, 4) в лесных сообществах с давностью пожара 320 и более 400 лет. Обозначения те же, что на рис. 1

Восстановление выровненного возрастного распределения запаса древесины, рассматриваемого в лесоведении как признак абсолютной разновозрастности древостоя, в популяциях ели занимает не менее 400 лет после пожара (рис. 3: 4). В популяциях березы относительная выровненность распределения запаса древесины достоверно регистрируется через 200 лет в сообществах со значительным (более 20%) участием особей этого вида в составе древесного яруса (см. рис. 2: 1). При меньшей доле березы и дискретности возрастного распределения особей (при учете на площади 0,1–0,2 га), распределение запаса древесины может отличаться неравномерностью даже при давности пожара более 250 лет (рис. 3: 1).

Рассматриваемый тип возрастной структуры отражает состояние, при котором восстанавливается и поддерживается стабильный баланс между появлением и отмиранием особей, что является необходимым условием устойчивости популяций во времени и пространстве (Корчагин, 1956; Дыренков, 1984; Hörnberg et al., 1995). Популяции, имеющие возрастную структуру такого типа, предлагается называть «стационарными» в отличие от популяций с иными типами возрастной структуры, не завершивших процесс восстановления и являющихся нестационарными, т.е. направленно изменяющимися во времени.

Предложенная схема последовательной смены типов возрастной структуры популяций подтверждается имеющимися в литературе данными для различных видов древесных растений в разных регионах бореальной зоны. Время наступления и продолжительность стадий послепожарного восстановления, некоторые индивидуальные особенности возрастных распределений могут варьировать в зависимости от биологических и экологических особенностей видов древесных растений (скорости роста, преобладающего типа возобновления, пожароустойчивости, требовательности к световым условиям), почвенно-климатических условий региона, флуктуаций климатических показателей. Однако общий принцип послепожарной динамики и тип возрастной структуры, формирующийся на заключительном этапе восстановления популяций, для разных видов древесных растений в пределах бореальной зоны остается единым. Это свидетельствует о фундаментальном характере выявленных закономерностей.

ЛИТЕРАТУРА

Баккал И.Ю., Горшков В.В. Послепожарное восстановление напочвенного покрова еловых лесов Кольского полуострова // Бюл. Бот. сада Сарат. гос. ун-та. Саратов, 2006. Вып 5. С. 74–77.

Волков А.Д. Сравнительная оценка экологической роли и биологической специфики коренных и производных лесов северо-запада таежной зоны Европы

// Коренные леса таежной зоны Европы: современное состояние и проблемы сохранения. Петрозаводск, 1999. С. 9–16.

Дыренков С.А. Структура и динамика таежных ельников. Л., 1984. 174 с.

Зябченко С.С. Сосновые леса Европейского Севера. Л., 1984. 247 с.

Карпов В.Г., А.В. Пугачевский, П.П. Трескин. Возрастная структура популяций и динамика численности ели // Факторы регуляции экосистем еловых лесов. Л., 1983. С.35–62.

Корчагин А.А. Еловые леса Западного Притиманья в бассейне р. Мезенской Пижмы (их строение и возобновление) // Учен. зап. ЛГУ. 1956. № 213. Сер. геогр. наук. Вып. 11. С. 111–239

Пугачевский А.В. Ценопопуляции ели: структура, динамика, факторы регуляции. Минск, 1992. 205 с.

Рубцов М.В., Дерюгин А.А., Никитин А.П. Возрастная структура популяций ели под пологом березняков южной тайги // Лесоведение. 2000. № 4.С. 28–34.

Ågren J., Zackrisson O. Age and size structure of *Pinus sylvestris* populations on mires in central and northern Sweden // J. Ecol. 1990. Vol.78. P. 1049–1062.

Hörnberg G., Ohlson M., Zackrisson O. Stand dynamics, regeneration patterns and long-term continuity in boreal old-growth *Picea abies* swamp-forests // J. Veg. Sci. 1995. Vol. 6. P. 291–298.

Morneau C.S., Payette S. Postfire lichen-spruce woodland recovery at the limit of the boreal forest in northern Quebec // Can. J. Bot. 1989. Vol. 67. P. 2770–2782.

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

Steijlen I., Zackrisson O. Long-term regeneration dynamics and successional trends in northern Swedish coniferous forest stand // Can. J. Bot. 1987. Vol. 65. P. 839–848.

Treter U. Entwicklung der Vegetation und Bestandsstruktur auf Waldbrandflächen des Flenchten-Fichten-Waldlandes in Zentral-Labrador. Kanada // Die Erde. 1992. Bd. 123. S. 235–250.

Zackrisson O. Influence of forest fires on the North Swedish boreal forests // Oikos. 1977. Vol. 29. P. 22–32.

ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ КАМЧАТКИ ПОД ВЛИЯНИЕМ СОВРЕМЕННОГО ВУЛКАНИЗМА (на примере Ключевской группы вулканов)

В.Ю. Нешатаева

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург

Введение. В настоящее время на Камчатке насчитывается 30 действующих вулканов. Небольшие по мощности извержения (с объемом от 1 до 10 млн. м³ изверженных пород) отмечаются почти ежегодно. Вулканические катастрофы (с объемом свыше 1 км³) – в среднем, каждые 400 лет. В голоцене на Камчатке отмечено 23 катастрофических извержения. В течение XX века крупнейшие извержения на Камчатке уничтожили растительный покров на площади около 0.2 млн. га и существенно нарушили его на значительно большей территории. Крупные вулканические извержения (с объемом около 1 км³) способны полностью уничтожить растительный покров на площади свыше 100 км² и вызвать повреждение растительности на территории до 1000 км². Крупные извержения являются локальными катастрофами. Гигантские извержения с объемом выбросов от 10 до 100 км³ – региональными катастрофами. Площадь поражения растительности может составлять от нескольких сотен км² до 10 000 км². Раскаленная ударная волна уничтожает древесную и кустарниковую растительность в зоне извержения. Лавовые потоки и мощные шлаково-пепловые отложения покрывают обширные площади, полностью уничтожая растительность.

В районах действующих вулканов широко распространены свежие и остывшие пирокластические и лавовые потоки, отложения лахаров и шлаковые поля. Действующие в вулканических районах “сухие речки” и лахары выносят к подножиям вулканов огромные массы рыхлого вулканического материала, которые откладываются в конусах выноса “сухих речек” и полностью погребают растительность (Нешатаева, 1987). В южных, восточных и центральных районах п-ова Камчатка часто встречаются термальные источники, также оказывающие существенное влияние на растительный покров (Нешатаева и др., 1997, 2005).

Первые сведения об особенностях восстановления растительного покрова южной Камчатки после извержения вулкана Ксудач в марте 1907 г. приведены в работах Эрика Хультена (Hultén, 1927, 1974). На пеплово-шлаковых отложениях в окрестностях вулкана в 1922 г. (через 15 лет после извержения) в горно-тундровом поясе господствовала вулканическая пустыня. В поясе стлаников были отмечены лишь единичные экземпляры и разреженные открытые группировки сосудистых растений, всего было

обнаружено 18 видов. Из них наиболее часто встречались *Chamerion angustifolium*, *Calamagrostis langsorffii*, *Sanquisorba tenuifolia*. Отмечено полное отсутствие мхов. В лесном поясе на высотах до 380 м над ур. моря преобладал сухостой или вывалы каменной березы (*Betula ermanii* Cham.), среди которых встречались группы с преобладанием иван-чая и единичным участием *Senecio cannabifolius*, *Sorbus sambucifolia*, *Artemisia opulenta* и многочисленного семенного возобновления березы 3-5-летнего возраста на вулканическом песке.

Последующими исследователями (Манько, 1974, 1980; Манько, Сидельников, 1989; Гришин, 1992, 2003; Растительность..., 1994; Гришин и др., 2000 и др.) установлено, что при мощности вулканических отложений 30 см и более усыхают лиственничные и каменно-березовые леса, гибнут кедровые и ольховые стланики. При мощности отложений свыше 100 см образуется вулканическая пустыня. Участки, перекрытые свежими отложениями пирокластических потоков, иногда на протяжении 30–40 лет не заселяются растениями, что связано с сохраняющейся в течение ряда лет высокой температурой отложений, а также с водной и ветровой эрозией рыхлого пирокластического чехла. Лишь через 40–50 лет после извержения поверхность пирокластических потоков обычно бывает заселена единичными травянистыми растениями и кустарничками рода *Salix*. Отмечены существенные различия в зарастании отложений вулканических построек и отложений пирокластических потоков. По данным С.Ю. Гришина (1992), продолжительность восстановительных сукцессий на шлаковых полях составляет не менее 150–200 лет, а на лавовых полях – свыше 1500 лет.

Характерны следующие динамические процессы, идущие в окрестностях действующих вулканов: формирование комплекса серийных сообществ и группировок вулканогенных сукцессий, идущих на обширных шлаковых полях склонов и вулканических плато; формирование специфических растительных сообществ и группировок гидротермальных местообитаний; восстановительные сукцессии зарастания лавовых полей, отложений пирокластических потоков и лахаров, отличающиеся крайне медленным протеканием. Так, на северо-восточном склоне влк. Камбальный (Южная Камчатка) углеродный возраст зарастания лахаров определяется в 5000 лет (Зарецкая, 2001). На вулканическом плато Толбачинский Дол скорость зарастания лавовых потоков оценивается от 1500 лет и более (Гришин, 1992).

Влияние вулканизма прослеживается на всей территории полуострова, даже в районах, удаленных от действующих вулканов, имеются пепловые прослойки в почвенном профиле. Характерной особенно-

стью строения торфяной залежи камчатских верховых и переходных осоково-сфагновых болот является наличие многочисленных пепловых и пемзовых прослоек в торфяной залежи. Установлено, что под воздействием вулканических пеплопадов происходит «омолаживание» растительного покрова болот по сравнению с подстилающей торфяной залежью (Зарецкая, 2001; Zaretskaia, Uspenskaia, 2001; Нешатаева, 2002, 2006).

Материалы и методы. В 2003–2006 г нами проведены геоботанические и флористические исследования растительных сообществ на вулканогенных субстратах в окрестностях действующих вулканов Ушковский, Ключевской, Плоский Толбачик (Ключевская группа вулканов). В ходе полевых исследований выполнено 285 геоботанических описаний. Пробные площади размерами 20 × 20 м в лесах и редколесьях и 10 × 10 м в других сообществах закладывали вдоль высотного градиента в горно-тундровом, стланиковом и лесном высотных поясах. При этом производили детальный учет флористического состава высших сосудистых растений, а также мхов, печеночников и лишайников. Для лесных и стланиковых сообществ проводили инструментальную таксацию древостоа и определение возрастной структуры древесного, стланикового и кустарникового ярусов. Возраст вулканогенных субстратов пробных площадей и ключевых участков устанавливали на основе изучения почвенно-пирокластического чехла путем выявления прослоев маркирующих пеплов, датированных с помощью тефрохронологических и радиоуглеродных методов (Брайцева и др., 1978, 1981).

На основе полученных данных изучены восстановительные смены растительности на лавовых потоках и шлаковых полях различного возраста в тундровом, стланиковом и лесном высотных поясах. Всего нами установлено 6 возрастных стадий восстановительных сукцессий - от 35 лет до 7500 лет. В результате были выявлены высотно-поясные закономерности растительного покрова модельной территории, описано фитоценоотическое разнообразие динамических стадий растительности, получена подробная характеристика серийных и длительнопроизводных растительных сообществ и группировок и степени их вулканогенной трансформации.

С использованием материалов наземных исследований растительного покрова плато Толбачинский Дол с точными привязками пробных площадей к географической координатной сетке (с помощью GPS-навигатора), проведено полуавтоматическое компьютерное дешифрирование аэрофотоснимков разных лет, выполненных до и после извержения 1975–1976 г. На основе анализа геоботанических описаний пробных площадей, привязанных к топографической основе, на-

часто составление крупномасштабных геоботанических карт актуальной и восстановленной растительности и разработана легенда к ним. Методами картографического анализа показана значительная вулканогенная трансформация растительного покрова на большей части модельной территории. Отмечены участки с полностью уничтоженной древесной и стланиковой растительностью, участки сильных вулканогенных нарушений и территории с перманентной пионерной растительностью, существование которых обусловлено ветровой и водной эрозией рыхлых пеплово-шлаковых отложений.

Результаты и обсуждение. Изучено зарастание разновозрастных лавовых потоков, датированных по данным вулканологических исследований (Брайцева и др., 1996): Южный прорыв (возраст 30 лет), у ручья Водопадный (возраст 65 лет) и Клешня (1000 лет) и шлаковых полей: поле у г. Высокая (возраст 30 лет), поле «Веснушки» (возраст 45–65 лет). Выявлен видовой состав сосудистых растений, мохообразных и лишайников и особенности формирования растительных сообществ и группировок. На лавовом потоке Южный прорыв, образовавшемся в 1976 г. (высота 400 м над ур. моря), отмечены единичные виды растений, приуроченные к трещинам и расселинам с мелкоземом: *Trisetum spicatum*, *Festuca altaica*, *Chamerion angustifolium*, *Dryopteris fragrans*, *Saxifraga sherlerioides*, *Poa malacantha*, *Calamagrostis purpurea*. Отмечены единичные всходы и молодой подрост древесных пород высотой 25–60 см: *Populus suaveolens*, *P. tremula*, *Salix bebbiana*, *S. udensis*, *Betula ermanii* и всходы кустарников *Spiraea media*, *Salix pulchra* subsp. *parallelinervis*. Все отмеченные виды встречаются крайне разреженно и проективного покрытия не образуют. Общее проективное покрытие мохообразных и лишайников в сумме не превышает 1–3%, преобладают *Ceratodon purpureus*, *Racomitrium lanuginosum*, *R. canescens*, *Pohlia nutans*, *Polytrichum piliferum*, *Leptobryum pyriforme*, *Bryum* sp. Из лишайников преобладают *Stereocaulon vesuvianum*, *Pseudophebe pubescens*. Таким образом, за 30 лет, прошедших после извержения, заселение лавового потока начинается с поселения тундровых и скальных видов сосудистых растений, пионерных видов мхов, эпилитных лишайников, всходов деревьев и кустарников.

На лавовом потоке у руч. Водопадный, образовавшемся в 1941 г. (высота 1170 м над ур. моря) общее покрытие эпилитных лишайников составляет около 70%, господствуют *Stereocaulon vesuvianum*, *Pseudophebe pubescens*, отмечены виды родов *Umbiliucaria*, *Rhizocarpon*, *Parmelia*. Покрытие мохообразных на лавовых глыбах составляет 5–10%, преобладают *Racomitrium lanuginosum*, *Pogonatum urnigerum*, *Andraea rupestris*, *Arctoa fulvella*, *Grimmia* sp. При этом мохообразные образуют пятна и си-

нузии, в расщелинах камней и у основания лавовых глыб встречаются *Ceratodon purpureus*, *Sanionia uncinata*, *Polytrichum piliferum*, *Pogonatum urnigerum* и др. Сосудистые растения встречаются рассеянно, общее проективное покрытие – менее 1%: *Poa malacantha* var. *vivipara*, *Leymus interior*, *Chamerion angustifolium*, *Campanula lasiocarpa*, *Saxifraga nelsonniana*, *Gymnocarpium dryopteris*. Пятна размерами до 50 × 50 см образует ива клинолистная (*Salix sphenophylla*). Отмечены единичные всходы ивы удской (*Salix udensis*).

На лавовом потоке Клешня (возраст 1000 лет, перекрыт тефрой последнего извержения 1975–1976 гг.) на высоте 1050 м над уровнем моря общее покрытие травяно-кустарничкового яруса составляет 10%. На лаве преобладает ива чукчей (*Salix tchuktchorum*), образующая латки размерами от 40 × 40 до 100 × 120 см, обильны *Saxifraga funstonii*, *S. cherlerioides*. На тефре между лавовыми глыбами встречаются *Leymus interior*, *Papaver microcarpum*, *Dianthus repens*, *Ermania parryoides*, *Minuartia mac-rocephala*, *Campanula lasiocarpa*, *Bromopsis pumpelliana* и др. Общее покрытие мхов на почве – 1%, на камнях 1%. Обычны *Racomitrium lanuginosum*, *R. canescens*, *Pogonatum urnigerum*, *Polytrichum juniperinum*, *Pohlia nutans*, *Ceratodon purpureus*, *Andraea rupestris*, *Arctoa fulvella*, *Grimmia* sp. Таким образом, на лавовых потоках восстановление сомкнутой горно-тундровой и стланиковой растительности происходит чрезвычайно медленно, возраст сингенетических сукцессий превышает 1000 лет, что объясняется, по-видимому, периодическим "омоложением" субстрата привнесением свежего пирокластического материала.

Изучен моховой покров растительных сообществ и группировок вулканогенных субстратов вулканического плато Толбачинский дол. Выявлены основные пионерные виды мохообразных: *Racomitrium lanuginosum*, *R. canescens*, *Ceratodon purpureus*, *Pogonatum urnigerum*. Установлено, что в зарастании рыхлых шлаковых полей и каменистых лавовых потоков принимают преимущественное участие разные виды мхов. На рыхлых шлаках преобладают выше перечисленные пионерные виды, на твердых каменистых субстратах – *Arctoa fulvella*, *Amphidium lapponicum*, *Distichium capillaceum* и др. Возраст зарастающего субстрата обуславливает степень проективного покрытия мохового покрова. На молодых субстратах (до 500–1000 лет) проективное покрытие мохообразных не превышает 3–5%. На субстратах 1000–5000 лет мхи образуют покрытие до 10–15%. На наиболее старых субстратах (свыше 5000 лет) формируются горно-тундровые сообщества с преобладанием тундровых видов мхов (*Racomitrium lanuginosum*, *Rhytidium rugosum*, *Aulacomnium turgidum*, *Abietinella abietina*) и проективных покрытием мохообразных до 50%.

Выявлен флористический состав мохового покрова зарастающих лавовых обнажений в окрестностях действующих вулканов. Выявлено 145 видов мохообразных. Среди эпилитных мхов наиболее распространены *Arctoa fulvella*, *Andreaea rupestris*, *Dicranoweisia crispula*, в расщелинах камней часто встречаются *Isopterygiopsis pulchella*, *Plagiothecium cavifolium*. Найден ряд редких видов мхов, например, *Pseudoleskeella papillosa*, *Pseudotaxiphyllum elegans* и др. При анализе бриофлоры отмечено, что доля бокоплодных видов составляет 21%, а во всей бриофлоре Камчатки – 35%. Низкая роль бокоплодных мхов на скальных вулканических субстратах объясняется, по-видимому, их высокой требовательностью к увлажнению, а также неблагоприятным влиянием современного вулканизма. В целом, флора мхов скальных вулканических субстратов достаточно богата по сравнению с ранее изученными бриофлорами скальных выходов других районов. Это объясняется сложностью и неоднородностью химического и гранулометрического состава скального вулканогенного субстрата, что позволяет поселиться на нем видам с различными экологическими требованиями (Чернядьева, 2006).

Нами впервые детально охарактеризованы такие специфические серийные вулканогенные сообщества как тополевые редколесья из тополя душистого (*Populus suaveolens* Fisch.), расположенные на верхней границе леса. До настоящего времени в геоботанической литературе имелись лишь отдельные упоминания о наличии единичных тополей на верхней границе леса на вулканических плато. Топольевые леса и редколесья широко распространены на Камчатке в поймах крупных рек. Тополь душистый встречается в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке от Прибайкалья до Анадыря. Эта холодостойкая быстрорастущая пионерная древесная порода обычно поселяется на молодых песчано-галечных аллювиях и образует кратковременные серийные сообщества формации *Populeta suaveolentis*, длительность существования которых, как правило, ограничена возрастом одного поколения лесообразующей породы. В пойменных лесах Камчатки максимальный возраст тополя обычно не превышает 120-140 лет (Нешаева и др., 2005).

В Ключевской группе вулканов топольевые редины и редколесья встречаются на молодых вулканогенных субстратах и на конусах выноса сухих речек. В районе Толбачинского дола в лесном поясе и на верхней границе леса тополь образует пионерные сообщества на месте уничтоженных вулканическими извержениями каменноберезняков, лиственничников и лиственничных редколесий с подлеском из кедрового и ольхового стланика. Изученные сообщества, учитывая особенности их структуры

(малая сомкнутость древесного яруса, разреженность и мозаичность напочвенного покрова), мы относим к редколесьям и рединам, которые мы выделяем в особую формацию *Subpopuleta suaveolentis* – тополевые редколесья и редины.

Максимальный возраст тополя на пробных площадях достигает 90 и более лет. Средний возраст на разных участках составляет от 25 до 40 лет. Кроме тополя в древесном ярусе встречаются ива Бебба (*Salix bebbiana*), береза каменная (*Betula ermanii*) – возраст 25–30 лет, осина (*Populus tremula*), рябина сибирская (*Sorbus sibirica*), лиственница (*Larix cajanderi*). Часто встречаются сухостой, пни и валеж лиственниц, погибших при извержении 1975–1976 г. В подлеске сомкнутостью до 0.1–0.2 обычно присутствует кедровый стланик (*Pinus pumila*), встречаются ольховник (*Alnus fruticosa*), спирея Бовера (*Spiraea beauverdiana*), жимолость сизая (*Lonicera caerulea*), шиповник тупоушковый (*Rosa amblyotis*), смородина печальная (*Ribes triste*).

Травяно-кустарниковый покров крайне разрежен, его общее покрытие обычно не превышает 1%. На пробной площади насчитывается в среднем 5–6 видов сосудистых растений. Из них наиболее часто встречаются *Chamerion angustifolium*, *Poa malacantha* var. *vivipara*, *Leymus interior*, *Calamagrostis langsdorffii*., на лавовых останцах характерны *Saxifraga scherlerioides*, *Dryopteris fragrans*. Всего на 17 пробных площадях отмечено 77 видов сосудистых растений.

Мохово-лишайниковый ярус также разрежен (покрытие до 5–10%). На почве обычно встречаются пионерные виды мхов: *Racomitrium lanuginosum*, *R. canescens*, *Ceratodon purpureus*, *Polytrichum piliferum*, *P. juniperinum*, *Pogonatum urnigerum*, *Pohlia nutans*, *Sanionia uncinata*, *Bryum* sp. и др. На выходах вулканических лав характерны мхи-эпилиты: *Arctoa fulvella*, *Andraea rupestris*, *Grimmia* sp. Видовое разнообразие мохообразных невелико: на 17 пробных площадях отмечено всего 29 видов листостебельных мхов. Лихенофлора тополевых редколесий и редины характеризуется значительным флористическим разнообразием. На пробных площадях отмечено около 130 видов лишайников, которые встречаются на коре деревьев и кустарников, валеже, почве, обнажениях лавы, а также на мхах и лишайниках. Наиболее разнообразна лихенобиота на тefре и формирующейся примитивной почве (60 видов), большинство из них – пионерные виды родов *Cladonia*, *Peltigera*, *Stereocaulon*. Эпифитов отмечено около 40 видов, из них 20 видов обитает на коре тополя душистого (*Lecanora symmicta*, виды родов *Melanelia*, *Parmelia* и др.), на коре ольхового стланика – около 30 видов. На коре других деревьев и кустарников разнообразие лишайников составляет 15 видов. На обнажениях лавы отмечено около 40 видов. Значительные отличия в распределении видового

разнообразия лишайников в тополевых редколесьях и редицах Толбачинского Дола определяются не только сложившимся набором субстратов, но и высотой над уровнем моря, подвижностью тефры и снеговым режимом. Бедность состава эпифитов на коре тополя определяется высокой освещенностью и низкой влажностью в разреженных тополевых сообществах. Эпифитные лишайники встречаются преимущественно на тополях возрастом более 30 лет.

Заключение. Современная вулканическая деятельность оказывает большое влияние на формирование и динамику растительного покрова Камчатки. Установлено, что вулканизм существенно нарушает естественные закономерности высотной поясности растительности, обуславливает формирование своеобразных растительных группировок в специфических условиях, влияет на возрастную и восстановительную динамику фитоценозов. Под влиянием вулканизма формируется комплекс восстановительных вулканогенных сукцессий, идущих с различной скоростью на разных субстратах и ведущих к формированию различных серийных, длительнопроизводных и условно-коренных сообществ, соответствующих их широтному и высотно-поясному положению, особенностям мезо- и микрорельефа, химического и гранулометрического состава субстрата и условий увлажнения.

В результате постоянной вулканической деятельности структура высотной поясности растительности горных вулканических массивов Камчатки нередко оказывается нарушенной. Так, на восточном склоне Ключевского вулкана горно-тундровая растительность полностью отсутствует, здесь преобладают вулканические пустыни. На месте горнотаежного пояса елово-лиственничных лесов на восточном склоне Ключевской группы вулканов в настоящее время выражен пояс длительнопроизводных белоберезняков из *Betula platyphylla*.

Дифференциация растительного покрова Камчатки в целом подчинена зональным и высотно-поясным закономерностям, на которые накладывается постоянное воздействие современного вулканизма, проявляющееся в периодическом локальном уничтожении растительности на обширных территориях. Это вызывает изменение структуры растительного покрова, нарушение закономерностей высотной поясности растительности (снижение границ высотных поясов, выпадение высотных поясов), поддержание существования длительнопроизводных субклимаксовых сообществ (белоберезняков из *Betula platyphylla*, лиственничников из *Larix cajanderi*), серийных сообществ и пионерных группировок на зарастающих лавовых и пирокластических потоках, шлаковых полях и отложениях «сухих речек», формирование специфичных группировок и фитоценозов в окрестностях гидротермальных проявлений. Необходимо отметить

существование здесь условно-коренных еловых (из *Picea ajanensis*) и каменноберезовых (из *Betula ermani*) лесов, периодически испытывающих прямые и косвенные влияния вулканизма, однако сохраняющих нормальный тип ценопопуляции основного лесообразователя и циклическую смену поколений в процессе возрастной динамики.

Таким образом, масштабы поражения растительного покрова при вулканических извержениях и темпы его последующего восстановления зависят не только от объема изверженных пород, мощности и типа извержения, химического и гранулометрического состава продуктов извержения, размещения отложенного и переотложенного вулканического материала, но также и от состава преобладающей растительности в зоне извержения, ее зонального и высотно-поясного положения. По нашим данным и по материалам предыдущих исследователей, восстановление естественной растительности горно-тундрового пояса в ходе первичных сукцессий на лавовых потоках занимает от 2 до 5 тыс. лет. Поэтому современная структура растительного покрова Камчатки несет следы не только извержений вулканов, произошедших в историческое время, но и голоценовых вулканических катастроф.

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (РФФИ), проекты № 05-04-48035 и № 07-04-10056-к.

ЛИТЕРАТУРА

Брайцева О.А., Мелекесцев И.В., Пономарева В.В. Возрастное расчленение голоценовых вулканических образований Толбачинского дола // Геологические и геофизические данные о Большом трещинном Толбачинском извержении. М., 1978. С. 64–72.

Брайцева О.А., Мелекесцев И.В., Пономарева В.В., Литасова С.Н., Сулержицкий С.Д. Тейфрохронологические и геохронологические исследования Толбачинской региональной зоны шлаковых конусов // Вулканология и сейсмология. 1981. № 3. С. 14–28.

Брайцева О.А., Мелекесцев И.В., Пономарева В.В., Сулержицкий Л.Д., Певзнер М.М. Геология и параметры крупнейших эксплозивных извержений на Камчатке за последние 10 тыс. лет // Российская наука: выстоять и возродиться. М., 1997. С. 237–244.

Гришин С.Ю. Сукцессии подгольцовой растительности на лавовых потоках Толбачинского дола // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 1. С. 92–100.

Гришин С.Ю. Крупнейшие вулканические извержения XX столетия на Камчатке и Курильских островах и их влияние на растительность // Изв. РГО. 2003. Т. 135. Вып. 3. С. 19–28.

Гришин С.Ю., Крестов П.В., Верхолат В.П., Якубов В.В. Восстановление растительности на вулкане Шивелуч после катастрофы 1964 г. // Комаровские чтения. Вып. 46. Владивосток, 2000. С. 73–104.

Зарецкая Н.Е. Радиоуглеродные исследования торфяников и хронология событий голоцена Южной Камчатки и Волго-Окского междуречья // Автореф. дис.... канд. геол.-минерал. наук. М., 2001. 24 с.

Манько Ю.И. Влияние современного вулканизма на растительность Камчатки и Курильских островов. // Комаровские чтения. Вып. 22. Владивосток, 1974. С. 5–31.

Манько Ю.И. Вулканизм и динамика растительности // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 4. С. 457–469.

Манько Ю.И., Сидельников А.Н. Влияние вулканизма на растительность. Владивосток, 1989. 161 с.

Нешатаева В.Ю. Сукцессии растительности на отложениях сухих речек в Центральной долине Камчатки // Вестник Ленингр. ун-та. Сер. Биология. 1987. Вып. 3. № 17. С. 45–52.

Нешатаева В.Ю. Растительность Южно-Камчатского заказника. // Флора и растительность Южной Камчатки. Тр. Камчатского фил. Тихоокеанского ин-та географии ДВО РАН. 2002. Вып. 3. С. 137–232.

Нешатаева В.Ю. Растительность полуострова Камчатка // Автореф. дис.... докт. биол. наук. СПб, 2006. 62 с.

Нешатаева В.Ю., Черныгина О.А., Чернядьева И.В. Редкие растительные сообщества термальных местообитаний района Мутновского вулкана (Южная Камчатка) // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 5. С. 731–748.

Нешатаева В.Ю., Чернядьева И.В., Нешатаев В.Ю. Растительный покров территории Нижне-Кошелевских термальных источников (Южная Камчатка). // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 11. С. 65–79.

Нешатаева В.Ю., Чернядьева И.В., Гимельбрант Д.Е., Кузнецова Е.С., Нешатаев В.Ю., Черныгина О.А., Дулин М.В. Пойменные леса юго-западной Камчатки (флористическая и фитоценотическая характеристика) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Докл. V научн. конф. Петропавловск-Камчатский, 2005. С. 70–102.

Растительность Кроноцкого государственного заповедника (Восточная Камчатка) / под ред. Ю.Н. Нешатаева, В.Ю. Нешатаевой, А.Т. Науменко // Тр. Ботанического ин-та РАН. 1994. Вып. 16. 230 с.

Чернядьева И.В. Бриофлора скальных выходов в Ключевской группе вулканов (Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Материалы VII междунар. Научн. конф. Петропавловск-Камчатский, 28-29 ноября 2006. Петропавловск-Камчатский, 2006.

Hultén E. Flora of Kamtschatka and the adjacent islands. Part 1 // Kungl. Sv. Vetensk. Akad. Handl. 1927. Ser. 3. Bd. 5. Stockholm. 346 pp.

Hultén E. The plant cover of Southern Kamchatka // Arkiv för Botanik. 1974. Hf. 2-3. P. 181–257.

Zaretskaia N.E., Uspenskaia O.N. Volcanic influence on the Holocene peat bog vegetation // *Plants and Volcanoes: Abstracts of the Kamchatka Field Symposium*. Petropavlovsk-Kamchatsky, 9-15 July 2001. Petropavlovsk-Kamchatsky, 2001. P. 25.

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
В.Ф. Юдина, В.К. Антипин, П.Н. Токарев ВАЛЕНТИН ДАНИЛОВИЧ ЛОПАТИН – ВЫДАЮЩИЙСЯ ГЕОБОТАНИК РОССИИ	4
Р. В. Камелин ГЕОБОТАНИКА И ФИТОГЕОГРАФИЯ: СФЕРА ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ И ПРОБЛЕМЫ РАЗВИТИЯ	8
А.М. Крышень, О.Л. Кузнецов, Е.Ф. Марковская. ИСТОРИЯ ГЕОБОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ В КАРЕЛИИ	22
Е.Л. Любарский. ЛУГОВОЕ НАПРАВЛЕНИЕ ИССЛЕДОВАНИЙ КАЗАНСКОЙ ГЕОБОТАНИЧЕСКОЙ ШКОЛЫ	34
Т.К. Юрковская. ГЕОБОТАНИЧЕСКОЕ КАРТОГРАФИРОВАНИЕ И СОСТАВЛЕНИЕ АНАЛИТИЧЕСКИХ КАРТ РАСТИТЕЛЬНОСТИ	43
Г.С. Розенберг. СТАТИСТИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ В ФИТОЦЕНОЛОГИИ НА РУБЕЖЕ ТЫСЯЧЕЛЕТИЙ: (К 50-летию выхода монографии П. Грейг-Смита)	72
Г.А. Елина, Л.В. Филимонова. ПАЛЕОРАСТИТЕЛЬНОСТЬ ПОЗДНЕЛЕДНИКОВЬЯ-ГОЛОЦЕНА ВОСТОЧНОЙ ФЕННОСКАНДИИ И ПРОБЛЕМЫ КАРТОГРАФИРОВАНИЯ	117
В. С. Ипатов. ВЗАИМООТНОШЕНИЯ РАСТЕНИЙ	145
А. М. Крышень. К ВОПРОСУ О МЕХАНИЗМАХ УСТОЙЧИВОСТИ И РАЗВИТИЯ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ	158
А. Ю. Королюк. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ШКАЛ В ГЕОБОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ	177
Н.Г. Уланова. МЕХАНИЗМЫ СУКЦЕССИЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ СПЛОШНЫХ ВЫРУБОК В ЕЛЬНИКАХ ЮЖНОЙ ТАЙГИ	199
Н. В. Матвеева. ГЕТЕРОГЕННОСТЬ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА В АРКТИКЕ И ПОДХОДЫ К ЕЕ ТИПИЗАЦИИ	212
В.И. Василевич. СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ КЛАССИФИКАЦИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ	226
О.Л. Кузнецов. ОСНОВНЫЕ МЕТОДЫ КЛАССИФИКАЦИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ БОЛОТ	241
В.Ю. Нешатаев. ДИНАМИЧЕСКИЙ ПОДХОД В КЛАССИФИКАЦИИ ЛЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ	270
А.Н. Громцев. ДИНАМИКА КОРЕННЫХ ТАЕЖНЫХ ЛЕСОВ В ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ ПРИ ЕСТЕСТВЕННЫХ НАРУШЕНИЯХ ...	283
О.В. Смирнова, Н.А. Торопова. ПОПУЛЯЦИОННАЯ КОНЦЕПЦИЯ В ФИТОЦЕНОЛОГИИ И ПРОБЛЕМА СУКЦЕССИЙ И КЛИМАКСА	302

В.Ф. Цветков. ФОРМИРОВАНИЕ ПРОИЗВОДНЫХ НАСАЖДЕНИЙ	320
Л.П. Рысин. СТАЦИОНАРНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ В ГЕОБОТАНИКЕ.....	340
А.А. Маслов. МЕХАНИЗМЫ ДИНАМИКИ ЛЕСНОГО СООБЩЕСТВА В ФАЗЕ КЛИМАКСА НА ПРИМЕРЕ ОЛИГОТРОФНОГО СОСНЯКА ПУШИЦЕВО-СФАГНОВОГО	349
Г.А. Полякова, А.Н. Швецов. МЕТОДИКА ОРГАНИЗАЦИИ МОНИТОРИНГА РАСТИТЕЛЬНОСТИ ОСОБО ЦЕННЫХ ПРИРОДНЫХ И КУЛЬТУРНО-ИСТОРИЧЕСКИХ ТЕРРИТОРИЙ.....	365
В.Т. Ярмишко. НЕКОТОРЫЕ ПОДХОДЫ К ОЦЕНКЕ СОСТОЯНИЯ ЛЕСНЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ, ПОДВЕРЖЕННЫХ ВОЗДЕЙСТВИЮ АЭРОТЕХНОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ	377
В.В. Горшков, И.Ю. Баккал. ИЗМЕНЕНИЕ НАПОЧВЕННОГО ПОКРОВА ДРЕНИРОВАННЫХ СОСНОВЫХ ЛЕСОВ КОЛЬСКОГО ПОЛУОСТРОВА С РАЗНОЙ ДАВНОСТЬЮ ПОЖАРА В ПЕРИОД с 1991 по 2006 г.	383
Н.И. Ставрова. СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ НА РАЗНЫХ СТАДИЯХ ВОССТАНОВИТЕЛЬНЫХ СУКЦЕССИЙ В ЛЕСАХ ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРА РОССИИ.....	397
В.Ю. Нешатаева. ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ КАМЧАТКИ ПОД ВЛИЯНИЕМ СОВРЕМЕННОГО ВУЛКАНИЗМА (на примере Ключевской группы вулканов).....	408

АКТУАЛЬНЫЕ ПРОБЛЕМЫ ГЕОБОТАНИКИ

III ВСЕРОССИЙСКАЯ ШКОЛА-КОНФЕРЕНЦИЯ

ЛЕКЦИИ

*Печатается по решению Ученых советов
Института леса и Института биологии
Карельского научного центра РАН*

Материалы изданы в авторской редакции

Изд. лиц. № 00041 от 30.08.99 г. Сдано в печать 12.09.07.

Формат 60×84^{1/8}. Гарнитура Times.

Печать офсетная. Уч.-изд. л. 22,6. Усл. печ. л. 23,9.

Тираж 500 экз. Изд. № 40. Заказ № 676.

Карельский научный центр РАН
Редакционно-издательский отдел
Петрозаводск, пр. А. Невского, 50