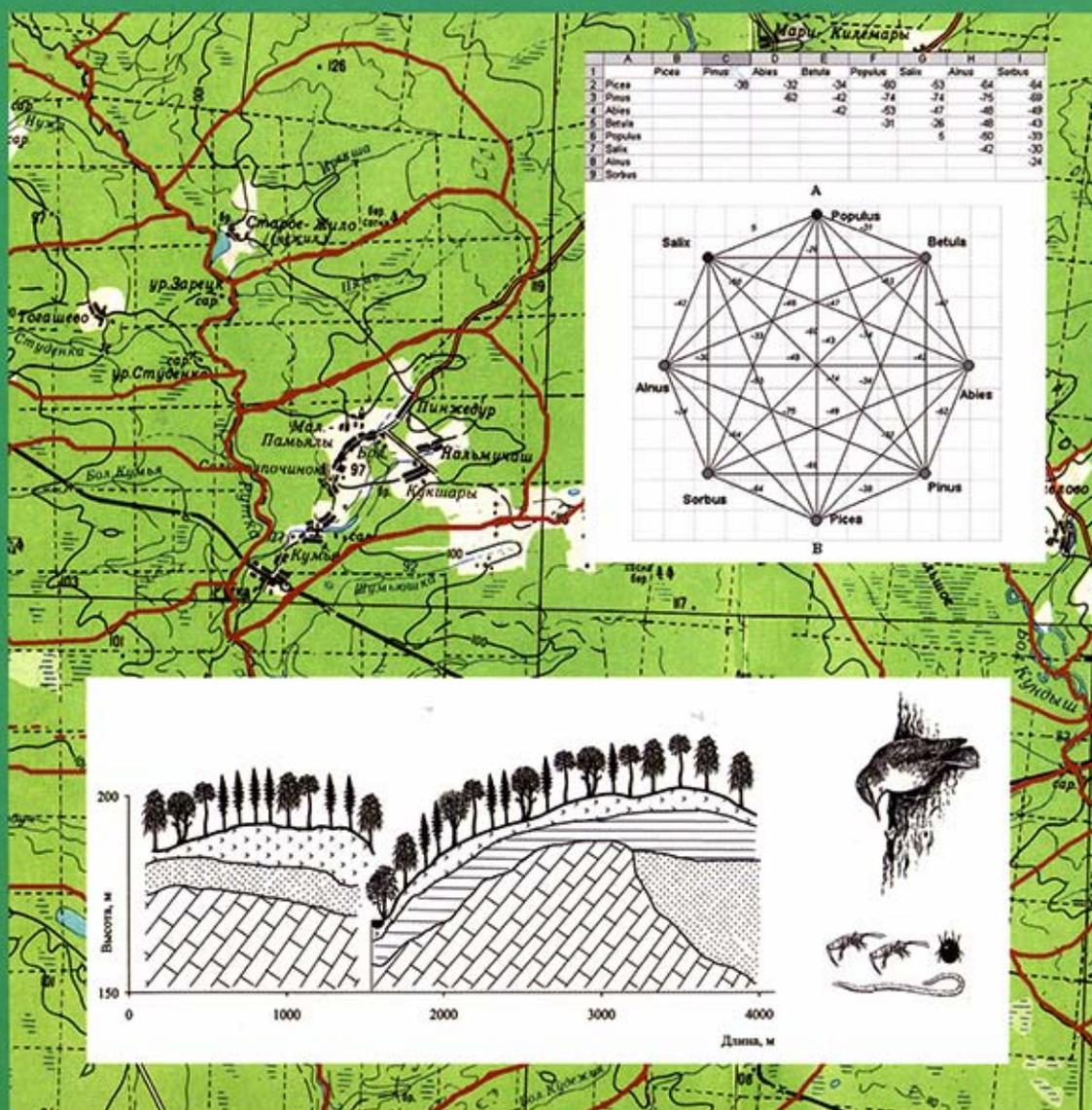


# МЕТОДИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ К ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ОЦЕНКЕ ЛЕСНОГО ПОКРОВА В БАССЕЙНЕ МАЛОЙ РЕКИ



УЧРЕЖДЕНИЕ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК  
ЦЕНТР ПО ПРОБЛЕМАМ ЭКОЛОГИИ  
И ПРОДУКТИВНОСТИ ЛЕСОВ РАН

**Методические подходы  
к экологической оценке  
лесного покрова  
в бассейне малой реки**

Товарищество научных изданий КМК  
Москва ❖ 2010

УДК 574.5  
ББК 28.082  
М 54

**Методические подходы к экологической оценке лесного покрова в бассейне малой реки. / Л.Б. Заугольнова, Т.Ю. Браславская (отв.ред.).**  
Москва: Товарищество научных изданий КМК 2010. 383 с., ил., 14 с. цв. вкл.

В книге рассматриваются основные природные процессы, в которых выражается функционирование биогеоценологического покрова малого речного бассейна как экосистемы. На основе совокупности знаний об этих процессах и их взаимодействии предлагаются методы их комплексного междисциплинарного исследования, включая натурные и дистанционные наблюдения, формирование компьютерных баз данных с первичной информацией и геоинформационных систем, количественный анализ собранной информации. Предложены параметры растительности, почв и почвенной мезофауны, информативные для оценки состояния лесных экосистем. Предложены рекомендации для разработки экологически обоснованных мероприятий лесного природопользования.

Методическое руководство предназначено для коллективов исследователей, которые разрабатывают научную основу для планирования экологически устойчивого лесопользования, а также могут служить научной поддержкой при проведении лесной сертификации на экологической основе. Это руководство будет полезно преподавателям, аспирантам и студентам биологических вузов при организации научных исследований.

*Авторы:*

А.А. Алейников, О.Н. Бахмет, М.В. Бобровский, Т.Ю. Браславская, О.И. Евстигнеев, В.М. Жирин, Л.Б. Заугольнова, И.О. Камаев, С.В. Князева, Т.В. Кравченко, Д.Л. Луговая, Н.В. Лукина, Н.И. Лямцев, А.Б. Новаковский, М.А. Орлова, Л.Б. Рыбалов, О.В. Смирнова, Е.В. Тихонова, Н.А. Торопова, С.П. Эйдлина

*Ответственные редакторы:*

Доктор биологических наук Л.Б. Заугольнова  
Кандидат биологических наук Т.Ю. Браславская

*Рецензенты:*

Доктор биологических наук, профессор Л.О. Карпачевский  
Доктор биологических наук, профессор Е.И. Голубева

ISBN 978-5-87317-718-9

© Коллектив авторов, текст, иллюстрации, 2010  
© Учреждение Российской академии наук Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, 2010  
© Товарищество научных изданий КМК, издание, 2010

## Оглавление

Введение.....	6
<b>Раздел 1. Основные природные механизмы организации биогеоценотического лесного покрова малого речного бассейна .....</b>	<b>8</b>
<b>Глава 1.1. Общие представления об организации биогеоценотического покрова. О.В. Смирнова .....</b>	<b>8</b>
<b>Глава 1.2. Пространственная структура биогеоценотического лесного покрова. Л.Б. Заугольнова, Н.В. Лукина, Е.В. Тихонова .....</b>	<b>10</b>
<b>Глава 1.3. Структурно-функциональная организация биогеоценотического лесного покрова .....</b>	<b>20</b>
1.3.1. Методология исследования популяционной организации и сукцессионной динамики лесных экосистем (биогеоценозов). О.В. Смирнова, Н.А. Торопова, Д.Л. Луговая, А.А. Алейников .....	20
1.3.2. Роль средообразующей деятельности ключевых видов почвенной фауны в формировании структуры почв. М.В. Бобровский ..	40
1.3.3. Закономерности биогенной миграции элементов в ходе развития экосистем. Н.В. Лукина .....	49
1.3.4. Классификация и типология лесной растительности как инструмент исследования лесного покрова. Т.Ю. Браславская, Л.Б. Заугольнова .....	56
<b>Раздел 2. Натурные обследования биоты и почв малого речного бассейна .....</b>	<b>72</b>
<b>Глава 2.1. Методы сбора информации о лесном покрове .....</b>	<b>72</b>
2.1.1. Геоботанические методы изучения лесного покрова. Л.Б. Заугольнова, Т.Ю. Браславская, Е.В. Тихонова .....	72
2.1.2. Изучение динамики лесных сообществ на постоянных площадках. Т.Ю. Браславская .....	82
2.1.3. Оценка онтогенетического, возрастного и виталитетного состава популяций древесных видов. О.В. Смирнова .....	87
2.1.4. Методы сбора данных о мозаично-ярусной структуре лесных сообществ. О.В. Смирнова .....	94
2.1.5. Методы оценки дальности разноса семян животными в лесном покрове. О.И. Евстигнеев .....	97
2.1.6. Оценка санитарного состояния древостоев. Н.И. Лямцев .....	99
<b>Глава 2.2. Методы сбора информации о почвах. М.А. Орлова, О.Н. Бахмет, Н.В. Лукина .....</b>	<b>113</b>
<b>Глава 2.3. Почвенная мезофауна и методы ее изучения .....</b>	<b>121</b>
2.3.1. Методы сбора информации о ключевых видах почвенной мезофауны. Л.Б. Рыбалов .....	121
2.3.2. Зоодиагностика состояния лесных биогеоценозов. И.О. Камаев, Л.Б. Рыбалов .....	131

<b>Раздел 3. Характеристика территориальных единиц растительного и почвенного покрова в малом речном бассейне.....</b>	<b>140</b>
<b>Глава 3.1 Методы выделения и характеристики элементарных геохор (геотопов). Л.Б. Заугольнова .....</b>	<b>140</b>
<b>Глава 3.2. Методы выделения и характеристики территориальных единиц растительного покрова (фитохор). Л.Б. Заугольнова, Е.В. Тихонова.....</b>	<b>145</b>
3.2.1. Определение типологической принадлежности фитохор .....	145
3.2.2. Геоботанические профили как способ отражения структуры фитокалены.....	146
3.2.3. Способы формирования геоботанической карты малого бассейна.....	148
3.2.4. Фитохорологический анализ территории бассейна.....	151
3.2.5. Оценка видового разнообразия фитохор.....	153
3.2.6. Фитоиндикация экологических режимов в малом бассейне.....	156
<b>Глава 3.3. Современные программные средства для классификации и анализа геоботанических данных. А.Б. Новаковский ...</b>	<b>158</b>
3.3.1. Основные принципы обработки данных .....	159
3.3.2. Обзор программного обеспечения.....	162
3.3.3. Обработка данных с помощью разных программных средств ...	169
<b>Глава 3.4. Характеристика лесного почвенного покрова. Н.В. Лукина, М.А. Орлова, Т.В. Кравченко.....</b>	<b>173</b>
3.4.1. Элементарная единица лесного почвенного покрова.....	173
3.4.2. Выбор информативных параметров для оценки взаимодействия растительности и почвы .....	177
3.4.3. Картографирование почвенного покрова.....	184
<b>Раздел 4. Оценка сукцессионного состояния лесного покрова .....</b>	<b>189</b>
<b>Глава 4.1. Оценка сукцессионного статуса лесных экосистем. О.В. Смирнова .....</b>	<b>189</b>
<b>Глава 4.2. Оценка сукцессионного состояния фитохор на основе лесоустроительных и геоботанических данных. Л.Б. Заугольнова, Е.В. Тихонова.....</b>	<b>194</b>
<b>Глава 4.3. Система подходов и методов исследования сукцессионной динамики лесных экосистем с позиций популяционной биологии и концепции ключевых видов. О.В. Смирнова, Н.А. Торопова, Д.Л. Луговая, А.А. Алейников .....</b>	<b>202</b>
<b>Раздел 5. Геоинформационные системы и базы данных при исследовании малого речного бассейна.....</b>	<b>208</b>
<b>Глава 5.1. Формирование ГИС лесного биогеоценотического покрова речного бассейна. С.В. Князева .....</b>	<b>208</b>
5.1.1. Принципы формирования ГИС лесного покрова.....	208
5.1.2. Подготовка и ввод данных в ГИС.....	209
5.1.3. Формирование картографических слоев ГИС.....	215
5.1.4. Геоинформационная обработка и анализ пространственных данных .....	218

5.1.5. Создание электронной карты .....	223
<b>Глава 5.2 Формирование реляционных баз атрибутивных данных. Т.Ю. Браславская.....</b>	<b>226</b>
5.2.1. Общие подходы к разработке реляционных БД .....	226
5.2.2. Структура тематических блоков БД малого речного бассейна .....	229
5.2.3. Связывание данных из разных тематических блоков БД .....	246
5.2.4. Справочный и оценочно-типологический блоки БД .....	251
5.2.5. Особенности ввода и хранения недостаточно формализованной информации.....	253
<b>Раздел 6. Дистанционные методы оценки состояния лесного покрова на региональном уровне. В.М. Жури́н, С.П. Эйдлина .....</b>	<b>256</b>
<b>Глава 6.1. Особенности дистанционного обследования лесов .....</b>	<b>256</b>
<b>Глава 6.2. Показатели состояния лесного покрова и их определение.....</b>	<b>261</b>
<b>Глава 6.3. Тематическое дешифрирование материалов дистанционных съемок.....</b>	<b>263</b>
6.3.1. Особенности дешифрирования лесных объектов .....	264
6.3.2. Особенности дешифрирования лесов, подвергнутых пожарам и другим нарушениям .....	267
6.3.3. Оценка по космическим снимкам зарастания гарей в резервных лесах .....	271
6.3.4. Приближенная оценка продуктивности резервных лесов .....	274
<b>Глава 6.4. Оценка и анализ динамики показателей состояния лесного покрова.....</b>	<b>277</b>
<b>Раздел 7. Подходы к планированию экологически обоснованного лесного природопользования. Л.Б. Заугольнова, Н.В. Лукина .....</b>	<b>286</b>
<b>Глава 7.1. Современные тенденции в планировании устойчивого лесопользования .....</b>	<b>286</b>
<b>Глава 7.2. Оценка экосистемных функций и услуг как основа принятия решений для устойчивого лесопользования .....</b>	<b>288</b>
<b>Глава 7.3. Экспертная диагностика состояния лесного покрова речного бассейна .....</b>	<b>292</b>
<b>Глава 7.4. Экологически обоснованное зонирование лесного покрова.....</b>	<b>296</b>
<b>Заключение. Предложения по организации работ на территории речных бассейнов для оценки состояния лесного покрова. В.М. Жури́н.....</b>	<b>302</b>
<b>Список литературы .....</b>	<b>305</b>
<b>Указатель терминов и понятий.....</b>	<b>330</b>
<b>Приложение .....</b>	<b>340</b>
<b>Сведения об авторах.....</b>	<b>383</b>

## Введение

Бассейны рек являются теми естественными пространственно-функциональными структурами, которые членят биогеоценотический покров суши на подсистемы разного иерархического уровня, такие как бассейны малых, средних и крупных рек. Относительная автономность биогеоценотического (БГЦ) покрова бассейнов разного иерархического уровня делает их удобными объектами как для оценки осуществления экосистемных функций, так и для принятия решений по управлению природными ресурсами.

Бассейны малых рек (3–4-го порядка) общей площадью около 100 км<sup>2</sup> целесообразно рассматривать как элементарные пространственно-функциональные комплексы биогеоценозов, ответственные за выполнение экосистемных функций на локальном уровне. В связи с этим выявление основных закономерностей устойчивого функционирования биогеоценотического покрова бассейнов малых рек представляет собой необходимую основу для установления природных закономерностей организации биогеоценотического покрова на региональном и более высоких уровнях. Одновременно знание этих закономерностей следует рассматривать как необходимую основу для решения проблем природопользования.

В настоящее время при сертификации лесов особое значение приобретает оценка возможностей осуществления экосистемных функций леса таких, как формирование и защита почв, поддержание водного баланса и циклов элементов питания, поддержание биоразнообразия. При разработке проектов лесопользования на конкретных территориях необходимо учитывать эту оценку и особенности лесорастительных условий.

Научная база для таких разработок должна включать обоснование выбора модельной территории, исследование основных структурно-функциональных элементов и процессов БГЦ лесного покрова на типологической основе, формирование баз данных (БД) и слоев геоинформационной системы (ГИС), сопряженный анализ параметров структурно-функциональных элементов, определяющих состояние и тренды развития лесного покрова.

Среди всего разнообразия подходов к выбору модельных территорий акцент на бассейнах малых рек целесообразен по той причине, что подобный бассейн является минимальным пространством, в границах которого могут реализоваться потоки (и, частично, круговорот) вещества, энергии, информации, необходимые и достаточные для осуществления основных экосистемных функций биоты на локальном уровне. Поэтому исследование именно бассейнов малых рек позволяет понять основные природные механизмы устойчивого существования БГЦ покрова при относительно однотипных макроклиматических параметрах территории.

В данной книге авторы не ставят своей задачей рассмотреть функционирование речных бассейнов на всех уровнях их иерархии. Надо отметить, что на более высоких уровнях (бассейны средних и крупных рек) в структуре БГЦ покрова появляются элементы с таким гидрологическим режимом, которые не выражены в бассейнах малых рек, однако методы изучения лесного покрова этих пойм выходят за рамки данной работы.

В лесной области основные экосистемные функции выполняет лесной БГЦ покров. По этой причине цель данной публикации состоит в обосновании методологических подходов к его характеристике и оценке в рамках малого речного бассейна и в рекомендации соответствующих методов исследования — сбора и хранения информации, оценки состояния лесного покрова на ее основе. Такая оценка является базой для разработки экологически обоснованного лесопользования.

Авторы отдают себе отчет, что в настоящее время нет возможности охватить исследованием все составляющие структурные элементы лесного БГЦ покрова, от которых зависит его существование и развитие. Поэтому в качестве основного принципа выбора объектов для оценки его состояния используется понятие ключевых видов (в потоке биоинформации) и ключевых слоев (в потоке вещества). В качестве таких ключевых видов в лесной области рассматриваются: популяции деревьев, группы видов почвенной мезофауны, насекомые-вредители деревьев. Ключевыми слоями являются лесной покров как создатель биомассы и почвенный покров как важный преобразователь вещества.

Структура лесного покрова малого речного бассейна определяется как условиями внешней среды, которые вместе с ним формируют систему экологических режимов, так и динамическими трендами, связанными с экзогенными воздействиями и эндогенными процессами. Лесной покров может быть описан как система некоторых типологических единиц, характеризующих его специфику и разнообразие, что в свою очередь может служить оценкой его состояния.

Все выше сказанное определяет содержание разделов этой книги: изложение теоретических концепций, на которых основан выбор оценочных параметров (раздел 1); методы сбора информации о ключевых видах и других компонентах лесного БГЦ покрова (раздел 2); методы характеристики и оценки состояния лесного и почвенного покрова (раздел 3); оценка сукцессионного состояния лесного покрова (раздел 4), системная организация собранной информации (раздел 5); роль дистанционных методов в оценке состояния лесного покрова (раздел 6); использование оценочных характеристик при планировании лесопользования (раздел 7).

В результате предложена система методов сбора, анализа и хранения информации о состоянии биоты, почвенного покрова и абиотических компонентов малого речного бассейна на основе интеграции современных представлений о структурно-функциональной организации природного биогеоценотического покрова.

Работы выполнены при поддержке Программы Президиума РАН «Биологическое разнообразие» (подпрограмма «Разнообразие и мониторинг лесных экосистем») и РФФИ: №№ 09-04-10057, 07-04-01189, 10-04-00355, 10-04-00213.

# Раздел 1. Основные природные механизмы организации биогеоценотического лесного покрова малого речного бассейна

## Глава 1.1. Общие представления об организации биогеоценотического покрова

*Биогеоценотический (БГЦ) покров* можно рассматривать как множество биотических, биокосных и абиотических систем, связанных потоками вещества и энергии (Одум, 1975; Миркин, Наумова, 1998). Каждая из этих систем — популяции видов разных трофических уровней, почва, рельеф, подстилающие породы, гидрологическая сеть и другие — представлена множеством элементов, объединенных в иерархические ряды. На заре развития биогеоценологии предполагалось, что для элементов БГЦ покрова — *биогеоценозов* — характерно четкое соответствие (совпадение границ) между их абиотическим, биокосным и биотическим компонентами (Сукачев, 1949), а границы биогеоценозов следует проводить по границам растительных сообществ, выделенных на основе доминантного подхода (п. 1.3.4). Впоследствии было выявлено, что у перечисленных компонентов БГЦ покрова границы размерно-сопоставимых территориальных элементов, выделенных по разным признакам биоты и среды, не совпадают настолько абсолютно. Так, исследования в геоботанике (Ниценко, 1971; Миркин, Наумова, 1998), почвоведении (Карпачевский, 1977; Дмитриев и др., 1978; Макаров и др., 1999) и геоэкологии (Ласточкин, 1995) показали, что *фитоценозы* (растительные сообщества) одного и того же типа могут занимать разное положение в рельефе, располагаться на разных почвообразующих и подстилающих породах и на разных почвах. Полное совпадение границ элементов биотических, биокосных и абиотических систем в биогеоценозах, которое декларировалось, а в некоторых случаях было показано на ранних этапах развития биогеоценологии и ландшафтоведения (Сукачев, 1928; Польшов, 1934; Перельман, 1961), представляет собой только один из возможных вариантов организации биогеоценотического покрова (Ласточкин, 1995). В связи с этим, одна из насущных современных задач — выявление основных типов сочетаний элементов биотических, биокосных и абиотических систем в природных биогеоценозах и в их антропогенных производных на разных этапах сукцессий.

В соответствии с обозначенными во введении целью и задачами необходимо выбрать такой элемент БГЦ покрова, в котором была бы достаточно полно представлена структура всех составляющих его систем и размеры которого позволяли бы оценить выполнение БГЦ покровом его экологических функций. Среди них наиболее существенны такие, как климато- и водорегулирующая, почвозащитная и продукционная функции, а также функция сохранения максимально возможного биоразнообразия.

Кроме того, выделение элементов биогеоценотического покрова в полной степени должно удовлетворять принципу *системной парадигмы*: членение системы на элементы целесообразно, когда она делится на них без остатка. Такому принципу в наибольшей степени соответствует членение биогеоценотического покрова суши на речные бассейны, границы между которыми однозначно проводятся по водоразделам. При этом соблюдается и иерархический принцип системного анализа, поскольку иерархия бассейнов четко выстраивается по соподчинению водотоков.

Для выполнения поставленной цели среди всего размерного разнообразия речных бассейнов целесообразно выбрать бассейн такого иерархического уровня, у которого биота, почва и абиотические компоненты достаточно полно отражали бы локальные особенности территории. В таком случае исследование БГЦ покрова локальных бассейнов региона и их типизация позволят составить представление о биогеоценотическом покрове того или иного регионального бассейна в целом. На основе предшествующего опыта мы предполагаем, что организация БГЦ покрова на локальном уровне может быть выяснена при исследовании бассейнов малых водотоков с протяженностью русла 10–20 км, которые мы рассматриваем как *элементарные речные бассейны*.

В настоящее время функциональное единство элементарных речных бассейнов наиболее четко прослежено **с вещественно-энергетических позиций**. В пределах элементарных речных бассейнов предложено выделять *автоморфные, транзитные и аккумулятивные элементарные ландшафты* (Полынов, 1934; Перельман, 1961). Каждый из выделенных элементарных ландшафтов специфичен по особенностям потоков вещества и энергии, и выполняет лишь часть функций по реализации этих потоков. Так, гидрологический режим *автоморфных ландшафтов* определяется только атмосферными осадками, *транзитных* — атмосферными осадками и стоковыми водами, *аккумулятивных* — атмосферными, стоковыми и грунтовыми водами. Химический состав атмосферных осадков на разных позициях элементарных ландшафтов преобразуется разной растительностью по-разному (ель, сосна, лиственные породы и др.), химический состав стоковых вод и особенности их аккумуляции зависят от особенностей биоты, почв, почвообразующих (подстилающих) пород и рельефа склоновых и аккумулятивных позиций.

Автоморфные, транзитные и аккумулятивные элементарные ландшафты объединяются потоками вещества и энергии в единый *геохимический ландшафт* (Глазовская, 1964). С вещественно-энергетических позиций именно такое образование целесообразно рассматривать как *элементарную экосистему*, т.е. такую систему, которая обладает относительно замкнутым биогеохимическим циклом.

Несмотря на очевидность того положения, что **значительная часть и вещества, и энергии реализуются в виде потоков поколений в популяциях всех видов, образующих биоту**, представления о возможности членения биогеоценотического покрова на элементы, исходя из особенностей популяционной биологии видов-эдификаторов, или ключевых видов (п. 1.3.1, I) растений и животных, еще только формируются. Это связано, с одной стороны, с недостаточным развитием популяционной биологии в целом, а с другой — с давними традициями, согласно которым при изучении биотической компоненты биогеоценотического покрова исследователи основное внимание уделяли растительному покрову, рассматривая его как основную часть биоты, определяющую ее структуру и динамику. Однако накопившиеся к настоящему времени факты

демонстрируют необходимость исследования или реконструкции основных популяционных параметров видов-эдификаторов не только у растений, но и у представителей других царств. Без этих данных выяснение природных механизмов устойчивого функционирования биогеоценотического покрова практически невозможно. Более детально подход к членению биогеоценотического покрова с популяционных с позиций изложен в пункте 1.3.1.

## Глава 1.2. Пространственная структура биогеоценотического лесного покрова

Биогеоценотический (БГЦ) покров в пространственном отношении представляет собой весьма сложное образование. Пространственная структура как проявление неоднородности биогеоценотического покрова в природе реализована в двух направлениях: горизонтальном и вертикальном.

**Вертикальная дифференциация БГЦ покрова** связана с тем, что он включает несколько компонентов, каждый из которых обладает собственными специфическими свойствами, в том числе структурными, вследствие чего может рассматриваться в составе покрова как самостоятельный «слои». Основываясь на специфике свойств, можно выделить (рис. 1.1) следующие слои: *геологический (геоморфологический)*, *почвенный и биотический*. Взаимодействие этих слоев в конечном итоге определяет возможность преобразования вещества и вещественно-энергетических потоков и особенности функционирования экосистем как территориальных образований.

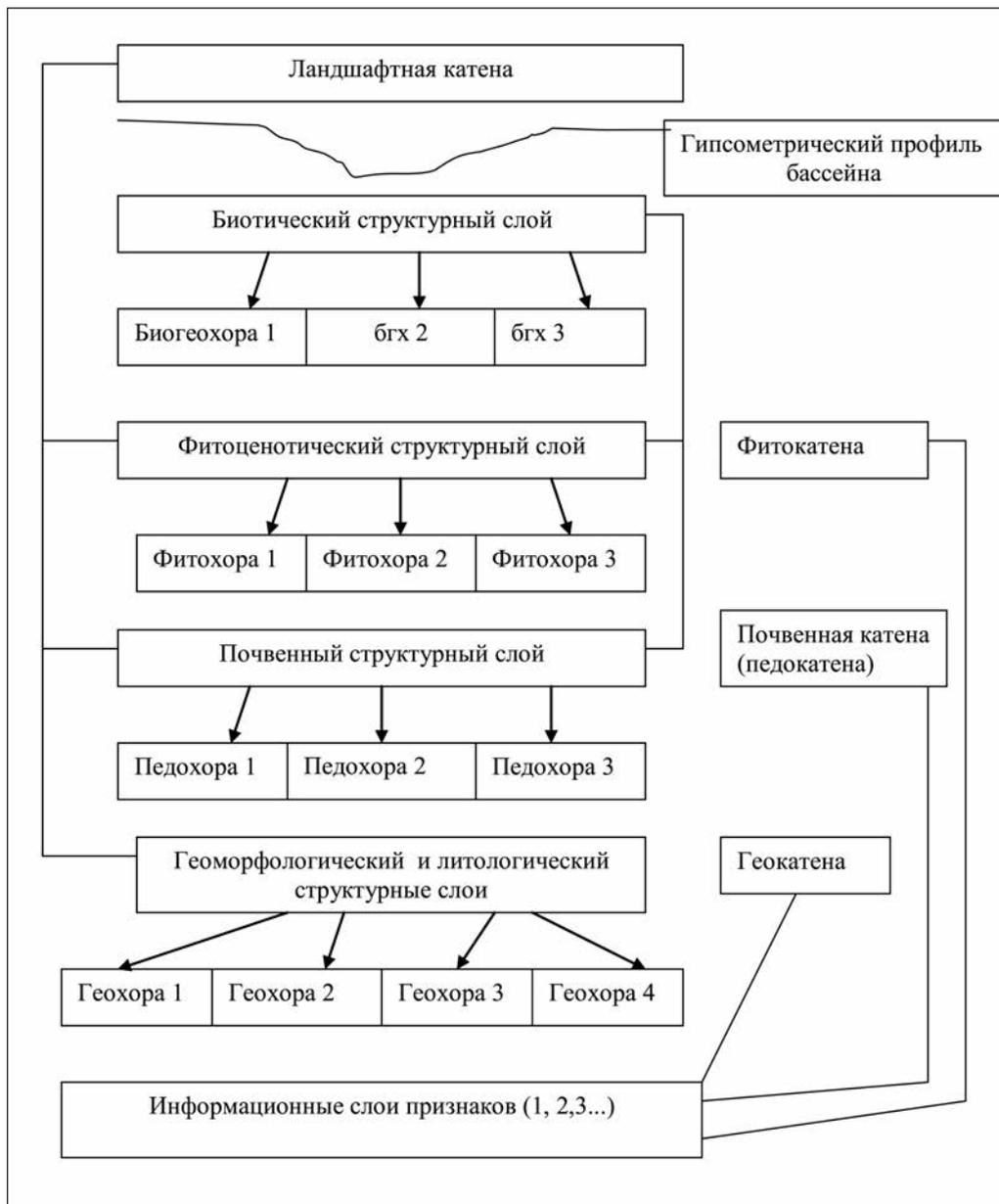
Наиболее существенные свойства этих слоев сводятся к следующему:

*Геологический слой* имеет абиотическую природу, так как живые организмы, как правило, не играют существенной роли в его функционировании; он характеризуется макро- и мезорельефом поверхности, литологической структурой и мощностью составляющих его горизонтов; для лесного покрова наибольшее значение имеют его поверхностные горизонты глубиной до 10 м.

*Почвенный слой* имеет биокосную природу; абиотический компонент характеризуется формой поверхности (микрорельефом), минералогическим и гранулометрическим составом и собственной слоистой структурой; биотический компонент включает набор функциональных групп живых организмов разных трофических типов (растения, беспозвоночные и мелкие позвоночные животные, насекомые, грибы, водоросли, бактерии); каждая группа характеризуется видовым составом и количественным соотношением видов в пространстве и во времени.

*Биотический слой* включает в качестве относительно самостоятельных, но и взаимосвязанных компонентов (фитоценотический, грибной, микробный и зоологический); этот сложно организованный слой характеризуется слоистостью в вертикальном направлении и неоднородностью по горизонтали, набором функциональных групп видов с разными эколого-биологическими свойствами и видовым составом.

Послойное рассмотрение БГЦ покрова малого речного бассейна имеет принципиальное значение при анализе взаимосвязей его компонентов, поскольку значительно облегчает выявление характера взаимозависимостей между свойствами перечислен-



**Рис. 1.1.** Общая схема ландшафтной catena: бгх — биогеохора.

ных слоев и демонстрирует степень их интеграции друг с другом. Кроме того, такое «слоистое» представление БГЦ покрова соответствует методам геоинформационных технологий и позволяет представить взаимодействие компонентов БГЦ покрова в картографическом отображении — в виде совпадения/несовпадения контуров, выделяемых в горизонтальной структуре разных слоев (см. ниже).

Каждый из названных слоев в свою очередь имеет слоистую структуру; так, геологический слой может быть представлен: четвертичными супесчано-суглинистыми отложениями мощностью до 5 м, а под ними — карбонатными известняками разной мощности. При этом четвертичные отложения, как правило, являются почвообразующей породой, т.е. их верхний (1–2 м) горизонт входит в состав почвенного слоя.

Приходится признать, что слово «слой» часто используется в этой книге в разном понимании: с одной стороны, как структурная оболочка в составе БГЦ покрова со своими специфическими свойствами (далее — *структурный слой* или *покров*, или *оболочка*), а с другой — как геоинформационный слой (п. 5.1.3), т.е. электронное графическое отображение территориального распределения некоторого свойства БГЦ покрова (например, характера четвертичных отложений или мощности песчаных отложений и т.д.). Таким образом, каждый структурный слой (оболочка, покров) может быть представлен в виде совокупности геоинформационных слоев.

**Горизонтальная дифференциация БГЦ покрова** выражается в том, что каждый из перечисленных структурных слоев проявляет ту или иную степень неоднородности состава или структуры; при этом разные свойства одного структурного слоя, как правило, не полностью совпадают друг с другом, еще более усиливая его горизонтальную неоднородность; иными словами, геоинформационные слои, на которые можно «расслоить» каждую структурную оболочку, не абсолютно скоординированы друг с другом по своей горизонтальной дифференциации. Таким образом, контуры геологических единиц, выделенных в одном структурном слое по разным признакам, могут совпадать в разной степени. Эти обстоятельства определяют необходимость выделять относительно однородные участки в горизонтальном простирании каждого структурного слоя **раздельно по его наиболее существенным признакам**.

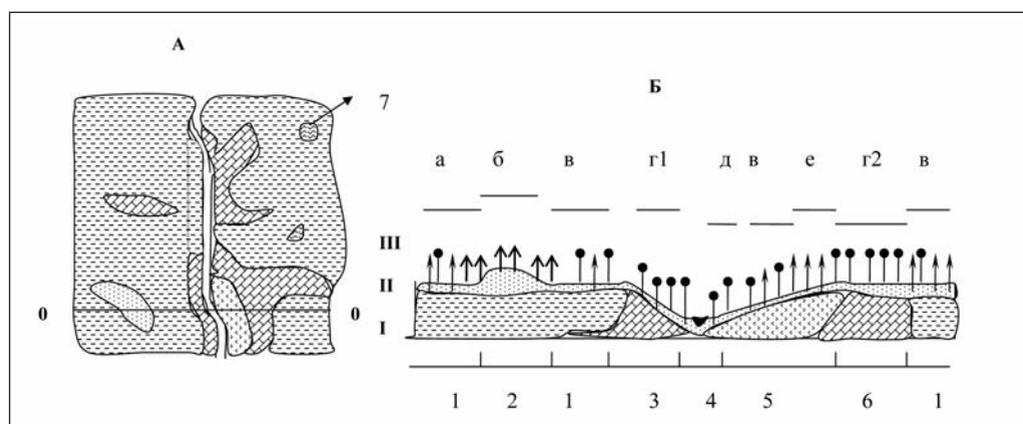
**Горизонтальная структура геологического (геоморфологического) покрова** организована иерархически; представление о наиболее крупных единицах этого слоя дает таблица П.1.1 Приложения, отражающая свойства территорий макро- и мезоуровня. В геологическом слое для существования растительного покрова определяющими свойствами оказываются, прежде всего, неоднородность макро- и мезорельефа; заметим, что неоднородность макрорельефа в границах малого речного бассейна выражена наиболее четко в горных областях. На равнине, как правило, мы имеем дело с неоднородностью мезорельефа, которая проявляется как последовательность смены участков от наиболее высоких гипсометрических отметок к низким (плоские выровненные участки и склоны разной крутизны на водоразделах, речные террасы, речная пойма или тальвег ручья, русло водотока). Такие участки выделяются по критериям относительной высоты над урезом водотока, формирующего бассейн, и удаленности от него. Картографической основой для таких операций является топографическая карта исследуемого бассейна. По-видимому, наиболее подходящий параметр рельефа, позволяющий выделять сходно организованные участки, — это угол наклона поверхности, поскольку именно он определяет величину и скорость гидрохимического стока. Наиболее удобна для выявления неоднородности рельефа цифровая модель рельефа бассейна (см. раздел 6), представляющая его в виде трехмерного изображения.

В последнее время операции членения рельефа на элементарные поверхности усовершенствованы в результате развития морфодинамического анализа, предложенного А.Н. Ласточкиным (1987). Этот автор предложил выделять относительно однородные

участки рельефа — *геотопы* — по линиям и точкам перегиба; в этом случае геотопы выступают как *элементарные геоморфологические поверхности*. Более детальное и популярное изложение принципов морфодинамического анализа можно найти в книге «Ландшафтоведение» (Колбовский, 2006); трактовка понятия «геотоп» подробнее об- суждается далее в этой главе.

В качестве характеристик геотопа выступают позиции в рельефе, состав и мощность поверхностных геологических горизонтов (характер и мощность четвертичных отло- жений и свойства более глубоко залегающих подстилающих пород). Картографиче- ской основой для разделения БГЦ покрова по литологическим признакам обычно является геологическая карта исследуемой территории.

В результате последовательного членения геологического (геоморфологического) слоя получаются выделы (участки) с определенной структурой рельефа и литологи- ческим составом. Наиболее общее название таких единиц — *геохоры*; размер их может варьировать в широких пределах, однако в качестве *элементарных* имеет смысл расс- матривать такие *геохоры*, которые выделены в пределах элементарных поверхностей мезорельефа. Именно такие участки геологического слоя соответствуют геотопам (Ла- сточкин, 1987; Коломыц, 2005; Колбовский, 2006); аналогичный смысл имеет понятие *энтотопий*, ранее предложенное Л.Г. Раменским (Раменский, 1971; Миркин и др., 1989б), однако оно редко использовалось в анализе геологического слоя и сейчас рассматри- вается как синоним. Выделенные по этому критерию элементарные геохоры (рис. 1.1, 1.2) по пространственному протяжению наиболее близки к *простым урочищам* в по- нимании ландшафтоведов (Анненская и др., 1963) и могут совпадать своими грани- цами с фитоценозами определенного состава (одним или несколькими, в зависимости от используемой классификации растительности, учитываемого градиента экологиче-



**Рис. 1.2.** Основные структурные элементы гипотетической катены. А — схема малого реч- ного бассейна, демонстрирующая горизонтальную неоднородность геокатены; Б — схема вер- тикальной слоистости катены: I — геокатена; II — педокатена (показана в виде линии); III — фитокатена (растительный покров катены). 1÷7 — элементарные геохоры; а÷е — варианты фи- тохор по доминантам древесного полога. Узкая стрелка — ель; широкая стрелка — сосна; кружок — широколиственные и мелколиственные деревья. Линия профиля обозначена как 0–0.

ских факторов или сукцессионного состояния сообществ). С другой стороны, подобные элементарные геохоры по протяженности наиболее близки к *эктопу*, или *местообитанию* (Раменский, 1971; Миркин и др., 1989б).

Относительно понятия «эктоп» надо заметить, что оно употребляется очень широко, причем его объем не совпадает у разных авторов. В одних случаях это понятие трактуется как совокупность абиотических факторов (Ипатов, 1990) и тогда оно по содержанию аналогично понятиям «энтопий», по Л.Г. Раменскому, и «геотоп», по А.Н. Ласточкину. Но в другой трактовке (Миркин и др., 1989б) предлагается включать в него еще и совокупность биотических факторов; кроме того, предложено дифференцировать разные экотопы, или местообитания, по специфике режимов таких *прямодействующих экологических факторов* (т.е. непосредственных свойств абиотической среды) как увлажнение, содержание элементов минерального питания, теплообеспеченность. При этом в фитоценологии, лесоведении и ландшафтоведении эти режимы обычно определяют на основе видов-детерминантов растительности (Воробьев, 1953; Погребняк, 1955; подробнее см. в п. 1.3.4) или с помощью экологических шкал (например, Раменский, 1971; п. 3.2.6). Таким образом, то, что понимается под термином «эктоп» в этой трактовке, фактически является результатом преобразования абиотических условий под воздействием биоты. «Эктоп» в этом смысле следует рассматривать как пространственно-функциональную единицу единого БГЦ покрова, а не только геологического слоя. Аналогичная трактовка термина «эктоп» принята в зарубежной литературе: «*ecotope classification should stratify landscapes based on a combination of both biotic and abiotic factors, including vegetation, soils, hydrology, and other factors*» (Ellis, Dragan, 2008). Внутренняя структура экотопа здесь предполагается гомогенной; такая территориальная единица служит основным объектом картирования и хозяйственного менеджмента. Экотопы в предлагаемой системе классифицируются как по режиму абиотических факторов, так и по составу растительного покрова и способам хозяйственного использования территории.

**Горизонтальная структура почвенного покрова.** В представлениях об иерархических уровнях организации почв и почвенного покрова до сих пор остается много спорных вопросов. Наиболее сложным из них является момент перехода от изучения почвы к изучению структуры почвенного покрова, поскольку именно здесь проходит грань между термином «почва» и термином «почвенный покров». В почвоведении рассматриваются две самостоятельные организационные иерархии: для почв и почвенного покрова (Дмитриев, 1993). Иерархический структурный почвенный ряд «морфема–полиморфема–морфон(пед)–гетерополиморфон–горизонт», предложенный Э.А. Корнблюмом (1972), соответствует ряду «элементарная почвенная частица–агрегат–горизонт» А.Д. Воронина (1979) и Б.Г. Розанова (1977).

Наиболее глубокая разработка представлений об уровнях организации почвенного покрова проведена В.М. Фридландом (1986). Он выделил 6 уровней в системе структуры почвенного покрова: «элементарный почвенный ареал–элементарная почвенная структура – мезоструктура – почвенный район – округ – страна» и 5 уровней в системе зонально-провинциального строения почвенного покрова: «провинция – фация – подзона – зона – область». Элементарные почвенные ареалы (ЭПА) рассматриваются как предельно малые территориальные единицы (подробнее см. в п.3.4.1) и выделяются на уровне разрядов почв, самом низком в классификации. Разряды выделяются внутри

видов и разновидностей по характеру почвообразующих и подстилающих пород, а также по мощности мелкоземистого почвенного профиля (Шишов и др., 1997). В качестве примера двух разрядов можно привести среднеподзолистые суглинистые почвы на покровном суглинке и среднеподзолистые суглинистые почвы на морене (Фридланд, 1986).

Е.А. Дмитриев (1993) предложил общий для почв и почвенного покрова иерархический ряд: молекулярно-ионный, уровень элементарных почвенных частиц, микроагрегатный, полиморфемно-морфонный, горизонтный, уровень элементарного почвенно-покровного тела (предельных структурных элементов и элементарных почвенных ареалов — подробнее см. в п. 3.4.1), уровень элементарной почвенной структуры, мезоструктуры, почвенных районов, округов, стран, провинциальный, фациальный, уровень подзон, зон, областей. На формирование неоднородности структуры почвенного покрова влияют геоморфологические условия (положение в рельефе), живые организмы (в первую очередь, растительность) и почвообразующие породы. Климат определяет зонально-провинциальное строение территории (от провинции до области) и, наряду с другими факторами, набор возможных на данной территории составляющих структур почвенного покрова.

В общей системе иерархических уровней организации наиболее сложны соотношения в интервале от морфонов (педов) до элементарного почвенного ареала, именно здесь находится критерий перехода от рассмотрения единичной элементарной почвы к почвенному покрову. Элементарное почвенное тело в составе почвенного покрова должно охватывать всю толщу почвы, особенно если выделение этих элементов строить на почвенно-классификационной основе. При этом элементарную почву с естественными границами выделить сложно; педон (элементарная единица почвы, принятая в США) также не имеет естественных границ. Элементарный почвенный ареал не может быть принят в качестве элементарного почвенно-покровного тела: существуют тела с естественными границами, не получившие почвенно-географического статуса (предельные структурные элементы — п. 3.4.1). С учетом этих сложных соотношений, предложен подход, при котором элементарное почвенное тело выбирается искусственно. Для целей диагностики почв и изучения организации почвенного покрова, в том числе его структуры, можно использовать физический профиль в виде вертикальной колонки с горизонтальным сечением квадратной формы площадью 1 дм<sup>2</sup> (Роде, 1937; Дмитриев, 1983). Такой профиль Е.А. Дмитриев предлагал назвать *стандартным*, а единичную почву им представляемую, *элементарной почвой*. Если под элементарной почвой понимать трехмерное тело в искусственно заданных границах, то *почвенным покровом* можно считать почвенное пространство, горизонтальные размеры которого превышают площадь латерального сечения элементарной почвы. Рассматривая почву как компонент биогеоценозов, Л.О. Карпачевский предлагает в качестве почвенного индивидуума рассматривать тессеру: в случае анализа парцелл (как подсистем биогеоценоза) за объемом почвы целесообразно закрепить термин «тессера» (1977, с. 14). Этот термин был предложен Хансом Йенни (Jenny, 1958), который рассматривал тессеру (греч. «мозаика») как сочетание почвенных свойств, связанное с определенным фитоэлементом (п. 3.4.1).

Наряду с выделением ЭПА, в качестве наименьших элементов организации почвенного покрова предлагают выделять *микрокатену*, которую Я.М. Годельман (1991) определяет как «пространственную единицу почвы, состоящую из почвенных инди-

видуумов, сформированных одним комплексом элементарных почвенных процессов». Согласно В.М. Фридланду, этот термин соответствует скорее «сочетанию», а не элементарной почвенной структуре. В отличие от элементарных почвенных ареалов, границы которых определяются таксономической принадлежностью почв и относятся к типу классификационных, границы микрокатен не всегда четко обнаруживаются, поскольку они определяются не по особенностям организации почвенной массы, а по набору происходящих в почве процессов. Я.М. Годельман предложил проведение границ структур почвенного покрова по тальвегам, причем «верхняя» граница может быть проведена по линии водораздела. Такая граница определяется рельефом и относится, согласно Е.А. Дмитриеву, к *экстремальному типу*.

**Горизонтальная структура фитоценотического (растительного) покрова** выступает как маркер биотического покрова, и изучена значительно лучше, чем у других биокомпонентов БГЦ покрова. Этот покров обладает своими специфическими признаками, определяющими его неоднородность (степень сомкнутости крон, соотношение древесных видов верхнего яруса, состав и качество возобновления древесных видов, видовой состав наземных ярусов и его варьирование и т.д.). Сопоставление признаков неоднородности лесного покрова с горизонтальной неоднородностью других структурных слоев позволяет выявить их взаимосвязи. На основе изменения выбранных свойств фитоценотического слоя можно выделять пространственные элементы горизонтальной структуры растительного покрова — *фитохоры*. Хотя в литературе предложен другой термин для обозначения территориальной единицы растительного покрова (*фитоценохора* — Миркин и др., 1989б), но термин «фитохора» выглядит как предпочтительный за счет его краткости. Надо обратить внимание, что пространственная протяженность фитохор в самом понятии не закреплена: фитохора может иметь очень разный размер в зависимости от того, по каким признакам она выделена. Признаки для выделения фитохор могут быть весьма разнообразными; в качестве таковых выступают: доминанты древесного полога, доминанты нижних ярусов, соотношение эколого-ценотических групп видов травяного яруса (Заугольнова, Есипова, 2000; Тихонова, 2006), состав возобновления древесных пород (Смирнова, 2000). Членение по каждому из таких признаков дает основания для заключения о причинах изменения состава лесного покрова как в пространстве, так и во времени.

**Интеграция хорологических единиц разных слоев** позволяет выделить для речного бассейна комплексные (биогеоценотические) территориальные единицы, в конечном итоге слагающие весь БГЦ покров. Для них ниже предложен термин «биогеохора», примером которой в частности является *парцелла* в понимании Н.В. Дылиса (1960). Таким образом, складывается следующая система аналогичных территориальных единиц в разных структурных слоях БГЦ покрова: «геохора – педохора – фитохора», тогда как *биогеохора*<sup>1</sup> — результат наложения всех перечисленных структур покрова друг на друга.

Членение структурных слоев и всего БГЦ покрова на хорологические единицы учитывает размерную иерархию этих объектов, т.е. вложенность территорий малого размера в большие территории. Номенклатура хорологических БГЦ единиц разных размерных уровней разрабатывалась ранее (Восточноевропейские..., 1994, с.51;

<sup>1</sup> Как было показано выше, территориальную единицу БГЦ покрова обычно называют *эктопом*; т.е. термины «эктоп» и «биогеохора» — это синонимы (см. также п. 1.3.1, I).

Оценка и сохранение..., 2000, с.19, 29); ее модификация для исследований речных бассейнов предложена в пункте 3.4.1. Анализ особенностей взаимного наложения хронологических единиц разных структурных слоев помогает выявить их свойства и взаимосвязи между слоями, а также установить степень вероятности этих связей, типичность или оригинальность сочетаний (см. рис. 1.1, 1.2). Сопоставление разных структурных слоев позволяет также понять специфику потоков вещества и энергии для комплекса биогеохор, объединенных границами малого речного бассейна, что в конечном итоге даст возможность определять типы лесных экосистем не только по структурным, но и по функциональным признакам.

**Катенарный подход к изучению БГЦ покрова.** В границах бассейна последовательность хронологических единиц от вершины водораздела до водотока образует сопряженный комплекс, соответствующий *катене* (Milne, 1935). Рассмотрим специфику этих комплексов в каждом из БГЦ слоев.

*Для геологического слоя* в литературе не удается обнаружить соответствующего понятия и термина. Для упорядочивания понятийного аппарата было бы полезно ввести понятие *геокатены* как последовательности геоморфологических и литологических структур в границах речного бассейна. В рамках ландшафтно-геохимического подхода предлагается различать *монокатенные* и *гетеролитные катены* (Геннадиев, Касимов, 2004), выделяемые по степени однородности литологической структуры, т.е. по одному из основных признаков геологического слоя. Интересно заметить, что одно из первых упоминаний гетеролитных катен можно обнаружить в работе известного геоботаника Д.Н. Сабурова (1972). Как показывают исследования малых речных бассейнов (Восточноевропейские леса, 2004; Экосистемы широколиственно-хвойных лесов..., 2006) гетеролитные катены встречаются гораздо чаще, чем гомолитные, что определяет актуальность членения территории бассейна по этому признаку.

*Для почвенного слоя* термин «катена» как раз и был предложен изначально (Milne, 1935), и именно в этом узком объеме традиционно использовался до настоящего времени (Bird, 1957; Урусевская, 1990). Мы считаем, что для четкого обозначения этого понятия в узком объеме, применительно к почвенному покрову, лучше использовать пояснительное слово — «*почвенная катена*», или «*педокатена*». И.С. Урусевская (1990) провела классификацию педокатен (у автора использован термин «катена») для Нечерноземной зоны европейской части России. Подчеркивая, что разработка единого подхода к номенклатуре катен серьезно затруднена из-за многофакторности условий их дифференциации, автор связывает разнообразие педокатен с двумя группами факторов — гидротермическими и литолого-геоморфологическими. Систематизацию разнообразия педокатен И.С. Урусевская проводит внутри почвенных зон по типам почвенных округов, где особенности структуры почвенного покрова определяются, прежде всего, спецификой рельефа и почвообразующих пород.

Еще один подход к типологии педокатен реализован в работе (Clarke, 1954, цит. по: Bird, 1957), где выделено 3 типа почвенных катен: (1) простая, или дренажная («*simple, or drainage catena*»), формирующаяся в районах с однородной материнской породой почвы, когда вариации типов почв связаны с топографией поверхности и условиями дренажа; (2) геологическая катена (*geological catena*), формирующаяся в районах с гетерогенной материнской породой, где типы почв связаны с обнажениями разных геологических пород; (3) смешанная катена (*mixed catena*), в которой почвы

частично связаны с топографическими и частично с геологическими факторами. Этот способ деления педокатен аналогичен подразделению на монолитные и гетеролитные катены (см. выше).

**В растительном покрове** соответствующие хорологические единицы принято называть *фитокатенами* (Катенин, 1988; Холод, 1991; Заугольнова, 2001; Тихонова, 2006). В российской фитоценологии одним из первых, кто использовал содержание понятия «фитокатена», но без употребления самого термина, несомненно, был Д.Н. Сабуров (1972). В лесоведении аналогичный подход сейчас представлен рассмотрением «экологических рядов» лесных сообществ на разных типах почв (Романовский, 2002).

Однако объем этого понятия трактуется далеко не однозначно. Так, А.Е. Катенин (1988) допускал использование понятия катены (и соответственно, фитокатены) только по отношению к однородным литологическим структурам. Это затрудняет рассмотрение территории речного бассейна в целом. Введение представлений о монолитных и гетеролитных геокатенах (Геннадиев, Касимов, 2004) решает этот вопрос в сторону расширения объема понятия «катена» и использования его по отношению к территориям как относительно гомогенным, так и гетерогенным. В зависимости от этого выявленные фитокатены тоже будут более простыми по структуре или более сложными. Усложнение структуры фитокатены также можно наблюдать по мере рассмотрения все более и более крупных водотоков — в результате увеличения территории водосбора. Детальное исследование структуры лесного покрова позволило выделять в границах речных или озерных бассейнов соподчиненные фитокатены разных порядков (Платонова, 2004; Султанова, 2004) в соответствии с порядком соподчинения водотоков. Опыт исследования растительного покрова бассейнов малых рек показывает, что даже небольшие (от 6 км<sup>2</sup>) территории могут отразить основные черты катенарной структуры лесного покрова для определенного вида ландшафта (см.: Экосистемы широколиственно-хвойных лесов..., 2006).

Типология фитокатен может быть реализована, по крайней мере, двумя способами. Первый основан на том, что структуру фитокатены возможно описать как набор предварительно выделенных синтаксонов — типов сообществ (см. например, для луговой растительности — Булохов, 2001; для лесной — Заугольнова, 2001, 2004). Такой подход реализуется в рамках одного из разделов фитоценологии — симфитосоциологии (Наумова и др., 1987), когда последовательно сменяющие друг друга по гидрохимическому стоку типы сообществ объединяют в комплексы, названия которым дают как комбинации из названий синтаксонов нижнего уровня, например, ассоциаций эколого-флористической классификации (п. 1.3.4). В ряде работ (Корчагин, 1940; Сабуров, 1972; Ильинская, 1980) можно также обнаружить описание таких хорологических комплексов сообществ для конкретных типов ландшафтов, проведенное на основе доминантной классификации. Основным препятствием для развития этого направления в типологии фитокатен является сложная номенклатура названий выделенных комплексов и отсутствие разработанного алгоритма для перехода от типологии сообществ к типологии комплекса фитоценоза (Наумова и др., 1987).

Сходный подход к типологии фитокатен основан на формировании представлений об экологически детерминированных *ценокомплексах* — комбинациях эколого-ценотических групп видов (п. 1.3.4) в составе растительности. Один и тот же ценокомплекс

может соответствовать ассоциации или субассоциации эколого-флористической классификации, а на разных территориях может быть представлен экологически эквивалентными ассоциациями. По терминологии, принятой в доминантной системе, ценокомплекс может включать одну или несколько ассоциаций (подробнее о классификациях растительности см. там же).

Такие ценокомплексы, например, были выделены при анализе растительного покрова Приокско-Террасного заповедника (Оценка и сохранение..., 2000; Заугольнова, 2001, 2004). Оказалось возможным использовать их в анализе фитокатен зоны хвойно-широколиственных лесов. В составе лесной растительности этой зоны наиболее широко распространены следующие ценокомплексы: неморальный, бореально-неморальный, неморально-бореальный, нитрофильный, бореальный и бореально-боровый (подробнее — п. 3.2.3 и 3.2.4). В дальнейшем этот подход был положен в основу эколого-ценологической классификации лесов Европейской России (Ценофонд лесов..., 2009; п. 1.3.4). Использование единиц этой типологии позволяет представить все разнообразие фитокатен в достаточно компактной форме для каждой ботанико-географической зоны с учетом особенностей структуры той или иной территории.

В настоящее время первоначальный объем понятия «катена» значительно расширился; оно стало использоваться не только в отношении почв, как предлагал Милн (Milne, 1935) и другие почвоведы, но и в отношении ландшафтного покрова в целом.

**В рамках ландшафтного подхода** аналогичную систему предложено называть термином «*ландшафтная геохимическая (почвенно-геохимическая) катена*» (Глазовская, 1964), которая характеризуется как *каскадная ландшафтно-геохимическая система (КЛГС)*. КЛГС разнообразны по сложности структуры, протяженности, типам функционирования, начиная от элементарных водосборных бассейнов и кончая бассейнами высоких порядков. *Локальная КЛГС* совпадает с водосборным бассейном высокого порядка, площадью до 100 км<sup>2</sup> (Глазовская, 1964, 1989), и в этом случае по размеру соответствует малому речному бассейну. Ниже для краткости она названа ландшафтной катеной.

*Ландшафтная катена* определяется как последовательность элементарных ландшафтов: *элювиального* (автоморфного), *транселювиального* (транзитного), аккумулятивного, *супераквального* и *субаквального* (Приложение, табл. П.1.2), расположенных по градиенту гидрохимического стока (Полынов, 1956; Перельман, 1961; Глазовская, 1964, 1989).

**Подходы к типологии ландшафтных катен.** Переход от ландшафтных катен к рассмотрению более крупных территорий, в том числе сравнительный анализ специфики различных катен в рамках одной ботанико-географической зоны, невозможны без типологии ландшафтных катен.

К сожалению, до сих пор не разработана логически последовательная типология ландшафтных катен, которую можно было бы использовать для анализа распределения лесного покрова на региональном уровне. В принципе может быть несколько подходов к такой типологии.

Практически первой попыткой типологии надо признать работы М.А. Глазовской и ее последователей, которые, правда, сосредоточили свое внимание на более крупных территориях — геохимических аренах; основными признаками для такой типологии служила специфика геохимических процессов, определяемая, прежде всего, составом

и структурой геологической оболочки. К сожалению, эта классификация не была разработана для территорий локального уровня. В последнее время (Геннадиев, Касимов, 2004) предложена классификация ландшафтных геохимических катен, где в основу положены структурно-генетические и геохимические параметры. В этой классификации для анализа речных бассейнов высокого порядка привлекательны два подразделения: тип катен выделяется по гетеролитности или монолитности, а подтип катен — по сочетанию слагающих геологических пород, что в целом хорошо согласуется с теми подходами, которых мы придерживаемся в данной работе.

Типология ландшафтных катен может базироваться на совокупности структурно-морфологических признаков геологического слоя, что соответствует разнообразию *видов ландшафта* (см. например, Анненская, Жучкова и др., 1997; Колбовский, 2006). Так, для Московской области при всем разнообразии сочетаний в границах ландшафтного района и даже провинции насчитывается небольшое число видов ландшафтов (моренный, моренно-водноледниковый, водноледниковый, озерно-водноледниковый, эрозионный). Анализ нескольких катен в пределах зоны хвойно-широколиственных лесов (Заугольнова, 2004) обнаруживает их связь с типологическим разнообразием ландшафтов, выделенных по признакам геологической оболочки. В таблице (Приложение, таб. П.1.2) приведены такие типологические единицы ландшафтов, которые в целом определяют специфику катенарной структуры лесного биогеоценотического покрова на равнинных территориях.

Поскольку растительный покров и, особенно, его нижние ярусы являются хорошими индикаторами условий местообитания, основой для типологии ландшафтных катен также может служить оценка экологических режимов, т.е. прямодействующих факторов среды, с помощью экологических шкал (Заугольнова, 2001, 2004). Подобная типология обеспечивает переход от чисто структурной к геохимической трактовке разнообразия ландшафтных катен.

Таким образом, представления о горизонтальной и вертикальной неоднородности лесного БГЦ покрова являются той принципиальной основой, которая позволяет вскрыть специфику структуры и взаимосвязей разных БГЦ компонентов в пределах водосборного бассейна.

## **Глава 1.3. Структурно-функциональная организация биогеоценотического лесного покрова**

### **1.3.1. Методология исследований популяционной организации и сукцессионной динамики лесных экосистем (биогеоценозов)**

Актуальные задачи современного природопользования связаны с его переориентацией на сохранение и восстановление экологических функций экосистем. Решение этих задач должно основываться на познании закономерностей организации и функционирования эталонных объектов — природных экосистем и их комплексов. Теоретические основы познания этих закономерностей сформулированы в результате пересмотра классических концепций синэкологии с позиций популяционной парадигмы.

**I. Интегральные представления популяционной биологии, используемые в экологии экосистем.** *Живой (биотический) покров* представляет собой множество взаи-

модействующих популяций разных видов (Работнов, 1950; The population..., 1985; Смирнова, 1998), относящихся к различным трофическим группам.

С экологических позиций наименьшую популяционную единицу или *элементарную популяцию (ЭП)* можно определить как множество особей одного вида, необходимое и достаточное для устойчивого потока поколений в минимально возможном пространстве (Smirnova et al., 2000; Смирнова, Торопова, 2008). ЭП можно охарактеризовать: 1) временем жизни одного поколения; 2) минимальным пространством, необходимым для осуществления устойчивого потока поколений; 3) экологической плотностью (Одум, 1986), т.е. числом или массой особей в чистой заросли, приходящихся на единицу площади; 4) специфическим размещением особей в пространстве (Смирнова и др., 1993).

В соответствии с количественными значениями перечисленных признаков ЭП разных видов и разных трофических групп можно расположить в континуальные ряды. В этих рядах виды, образующие наиболее крупные и длительно существующие популяционные мозаики и включающие в циклы оборота поколений наибольшую порцию энергии и вещества, оценивают как мощных *средопреобразователей*. Их называют «*keystone species*» (*ключевые виды*), «*ecosystem engineers*» (*экосистемные инженеры*), «*édificateur*» (*эдификаторы*), (Braun-Blanquet, Pavillard, 1925; Сукачев, 1928; Jones et al., 1994, 1997; Crain, Bertness, 2006; Gutiérrez, Jones, 2006; Hastings et al., 2008).

Ключевые виды в процессе смены поколений преобразуют как местообитания ЭП в целом, так и местообитания всех структурных элементов ЭП. Изменяются гидрологические, температурные, световой режимы; микро-, мезорельеф; строение почвенного покрова внутри территории обитания ЭП. Внутренняя гетерогенность ЭП ключевого вида определяет возможность совместного существования в ее пределах экологически и биологически различных *подчиненных видов* разных трофических групп и в итоге — высокий уровень биоразнообразия.

В мировой литературе нет единства в вопросе использования понятий «ключевые виды» и «экосистемные инженеры», ибо они находятся в процессе активной разработки. Однако по мере сопоставления их характеристик, полученных в различных экосистемах, становится очевидным, что эти понятия целесообразно использовать как синонимы (Смирнова, Торопова, 2008). Мы используем термин «ключевой вид», поскольку в мировой литературе он встречается при описании средообразующих воздействий как растений, так и животных, в то время как термин «экосистемные инженеры» — только при описании животных, а термин «эдификатор» — только растений.

Популяционная парадигма открывает возможности членения природного биогеоценозического (экосистемного) покрова на элементы — биогеоценозы, или экосистемы (или биогеохоры, см. главу 1.2) — на основе выявления специфических для разных территорий ключевых видов и определения границ их ЭП. Следует особо подчеркнуть, что с позиций популяционной биологии **термины «экосистема» и «биогеоценоз» представляют собой синонимы** (Смирнова, Торопова, 2008).

**II. Разграничение представлений о потенциях и позициях системы.** *Потенции системы* — это ее свойства, полностью проявляющиеся при спонтанном развитии в оптимальных условиях. Если оно нарушается внешними воздействиями, и/или осуществляется в неоптимальных условиях, то система проявляет лишь часть свойств, и

это характеризует *позиции системы* в конкретных условиях. Использование представлений о потенциах системы и определение параметров, их характеризующих, позволяет сформировать логически непротиворечивую концепцию развития системы, не нарушаемого внешними возмущениями. Такое развитие — удобная модель, «эталонный вариант», необходимый для оценки степени отклонения от него реальных экосистем и выяснения причин этого. Четкое разграничение потенциалов и позиций экосистем позволяет объяснить такие сложные процессы как неординарное развитие, несогласованные изменения подсистем и неопределенность конечной стадии. Эти процессы неверно оценивают как имманентные природным экосистемам (Berghman, Millstein, 1989; Anand, Orloci, 1997); по сути, они представляют результат нарушения спонтанного развития.

Представления о потенциах и позициях в равной степени относятся к отдельной экосистеме, к локальному или региональному комплексу экосистем, к биогеоценологическому покрову суши в целом. Среди всего разнообразия экосистем суши наиболее полно исследованы природные закономерности лесных экосистем. На этой основе созданы *«gap-mosaic concept»* и *«mosaic-cycle concept of ecosystem»*, получившие мировое признание (Коротков, 1991; The mosaic-cycle..., 1991; Kuuluvainen, 1994; McCarthy, 2001) (подробнее см. в п. 1.3.1, V). Мы рассматриваем их как основу для разработки методологии и согласованной системы методов анализа лесных экосистем с популяционных позиций.

### **III. Определение основных понятий синэкологии с популяционных позиций.**

*Экосистема* — совокупность ЭП видов разных трофических групп (составляющих биоту экосистемы) взаимодействующих между собой и активно преобразующих геотоп (см. главу 1.2)<sup>2</sup>.

Это определение принципиально отличается от большинства предшествующих по следующим позициям: 1) в качестве элемента биоты экосистемы рассматривается не особь, а ЭП, что восстанавливает естественную иерархию биосистем; 2) во всех известных нам определениях экосистем живое и неживое воспринимаются как равноправные компоненты, мы же считаем целесообразным сделать акцент на биоту как определяющее начало в экосистеме; 3) средообразование геотопа посредством ЭП всех видов биоты определяет возможность формирования в разных геотопах таких экосистем, биоты которых сходны по составу и структуре.

В связи с тем, что в научной литературе одновременно существует множество трактовок понятия «экосистема», мы вынуждены изложить свой подход.

Во-первых, понятие экосистема (как синоним понятия биогеоценоз) в нашей трактовке относится только к элементам биогеоценологического покрова суши, поскольку здесь размещение элементов экосистемы (ЭП) в пространстве в значительной степени определяет особенности ее функционирования.

Во-вторых, в качестве механизма, обуславливающего формирование и развитие экосистем (биогеоценозов) как элементов природного биогеоценологического покрова, выступает популяционная жизнь ключевых видов. В связи с этим отнесение к рангу

<sup>2</sup> В приведенном здесь определении экосистемы, в отличие от предшествующей публикации (Смирнова, Торопова, 2008), мы использовали термин «геотоп» (Ласточкин, 1995), чтобы подчеркнуть абиотический характер этого компонента экосистемы (биогеоценоза).