



УДК: 574.4: 581.524

МЕТОДОЛОГИЯ ИССЛЕДОВАНИЯ ЭКОСИСТЕМ С ПОПУЛЯЦИОННЫХ ПОЗИЦИЙ

© О. В. СМЕРНОВА

Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН,
лаборатория структурно-функциональной организации и устойчивости лесных экосистем
e-mail: ovsinfo@gmail.com

Смирнова О. В. – Методология исследования экосистем с популяционных позиций // Известия ПГПУ им. В.Г. Белинского. 2011. № 25. С. 15–21. – Актуальная задача современного природопользования – его переориентация на сохранение и восстановление экологических функций экосистем, в том числе функции поддержания биологического разнообразия. Современный экосистемный покров представлен множеством экосистем, которые отличаются сукцессионным статусом. Отсутствие единого методологического подхода к исследованию сукцессий тормозит развитие этого направления в экологии. В статье предложен новый подход к познанию сукцессий на основе синтеза основных концепций популяционной биологии и синэкологии. Он включает ряд последовательных этапов. На первом этапе необходимо определить основные параметры элементарных популяций ключевых видов; на следующем выделить индикаторные виды среди подчиненных видов разных трофических групп. Далее надо определить размеры минимальной площади выявления климаксовых и квазиклимаксовых экосистем. Эти данные позволят реконструировать популяционную организацию климаксовых и квазиклимаксовых экосистем как пространственную иерархию популяционных мозаик ключевых и подчиненных видов. Далее необходимо определить степень сформированности популяционных мозаик ключевых видов и полноту наборов подчиненных видов в каждой экосистеме и на этой основе оценить их сукцессионный статус. В статье предложена последовательность действий и набор методов для определения сукцессионного статуса экосистем.

Ключевые слова: популяция, экосистема, сукцессия, климакс, вербальные модели сукцессий.

Smirnova O. V. – Ecosystem research methodology from a population perspective // Izv. Penz. gos. pedagog. univ. im. V.G. Belinskogo. 2011. № 25. P. 15–21. – Pending problem of contemporary nature management is its reorientation on conservation and restoration of ecosystems ecological functions. Maintenance of ecosystems biodiversity is within this task. The current ecosystem cover is a set of ecosystems with different succession status. Absence of a consistent methodological approach to successions research is braking the development of this concept in ecology. The new approach to successions cognition based on synthesis of the main concepts of population biology and synecology is suggested in the paper. It includes a number of consecutive stages. At the first stage it is necessary to define main parameters of elementary populations of key plant and animal species. At the following stages it is necessary to define indicator species among the subordinate species of different trophic groups. Further it is necessary to define the minimum size of the identification area of climax and quasi-climax ecosystems. This data will allow reconstructing the population organization of climax and quasi-climax ecosystems as spatial hierarchy of population mosaics of the key and subordinate species. To estimate the succession status of each ecosystem it is necessary to define a degree of key species population mosaics fullness and the representation of subordinate species. It is proved that the ecosystems succession status can be estimated based on this data. The sequence of activities and methods for defining ecosystems succession status are offered in the paper.

Keywords: paradigm, population, ecosystem, succession, climax, verbal models of successions.

Актуальная задача современного природопользования – переориентация на сохранение и восстановление экологических функций экосистем, в том числе функции поддержания биологического разнообразия. Решение этой задачи должно основываться на знании закономерностей организации и функционирования природных экосистем и их ландшафтных комплексов как эталонных объектов. Теоретические основы этих закономерностей сфор-

мулированы в результате переосмысления классических концепций синэкологии с позиций популяционной парадигмы.

Интегральные представления популяционной биологии

Оформление популяционной парадигмы в синэкологии позволило сформулировать несколько принципиальных положений.

1. Живой (биотический) покров представляет собой множество взаимодействующих популяций разных видов [6, 29], относящихся к различным трофическим группам.

2. С экологических позиций наименьшую популяционную единицу любого вида – элементарную популяцию – можно определить как множество особей одного вида, необходимое и достаточное для устойчивого потока поколений в минимально возможном пространстве [26, 10]. Элементарные популяции можно охарактеризовать: временем жизни одного поколения; минимальным пространством, необходимым для осуществления устойчивого потока поколений; экологической [5] плотностью, т.е. числом или массой особей, приходящихся на единицу площади; специфическим размещением особей в пространстве, занимаемом элементарной популяцией [9].

3. Элементарные популяции разных видов и разных трофических групп по мере однонаправленного изменения значений каждого из перечисленных признаков можно расположить в континуальные ряды. В них виды с наиболее крупными и длительно существующими популяционными мозаиками и включающими в циклы оборота поколений наибольшую (по сравнению с другими видами того же трофического уровня) порцию энергии и вещества мы считаем наиболее мощными средопреобразователями или организаторами (строителями) экосистем. Наиболее широко распространены такие наименования средообразователей как «*keystone species*» (ключевые виды) и «*ecosystem engineers*» (экосистемные инженеры) [21, 22, 19, 16, 17, 20]. Исходным можно считать понятие «эдификатор» (*aedificator* – Braun-Blanquet, Pavillard, 1925) использованное В. Н. Сукачевым [11]. По его представлениям, эдификатор – это вид, чье присутствие в биогеоценозе меняет экологические режимы: освещенность, влажность, температуру, химический состав почвы, воды и воздуха.

В мировой литературе нет согласия по поводу использования понятий «*ecosystem engineers*» и «*keystone species*», ибо они находятся в процессе активной разработки. Однако по мере сопоставления характеристик эдификаторов, ключевых видов, экосистемных инженеров становится очевидным, что их можно использовать как синонимы [7]. В статье термин «ключевые виды» использован как синоним терминов «эдификаторы» и «экосистемные инженеры».

4. Ключевые виды в процессе спонтанного развития поколений наиболее значимо (по сравнению с другими видами) преобразуют как местообитания элементарных популяций в целом, так и местообитания элементов внутривидовых мозаик. Это ведет к изменению гидрологического, температурного, светового режимов; микро-, мезорельефа; строения почвенного покрова и пр. Внутренняя гетерогенность местообитания элементарной популяции ключевого вида определяет возможность совместного существования в нем экологически и биологически различных подчиненных видов разных трофических групп и в итоге – высокий уровень биоразнообразия.

5. Популяционная парадигма открывает возможность членения природного биогеоценоза (экосистемного) покрова на элементы – биогеоценозы (экосистемы) – по наборам ключевых видов, специфических для разных территорий, и по границам их элементарных популяций.

Представления 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, система реализует часть свойств, и это характеризует *позиции системы* в конкретных условиях. Использование представлений о потенциях системы и определение ее параметров позволяет сформировать логически непротиворечивую концепцию развития системы, не нарушаемого внешними возмущениями. Описание такого развития экосистемы – удобная модель, «эталонный вариант», необходимый для оценки степени отклонения от него реальных экосистем и выяснения причин этого явления. Четкое разграничение потенций и позиций экосистем позволяет объяснить такие сложные процессы, как неоднаправленное развитие, несогласованные изменения подсистем и неопределенность конечной стадии. Эти процессы неверно оценивали как имманентные природным экосистемам [13], по сути, они представляют результат нарушения спонтанного развития, часто необратимые.

Представления о потенциях и позициях в равной степени относятся как к отдельной экосистеме, так к ландшафтному комплексу локального и регионально уровня и к биогеоценозному покрову в целом. Выявление потенций природных систем разного уровня организации на основе натурных исследований и/или моделирования есть необходимая основа для совершенствования существующих экологических теорий.

Среди всего разнообразия экосистем суши к настоящему времени наиболее полно исследованы лесные экосистемы. На этой основе созданы такие концепции, как «*gap mosaic concept*» и «*mosaic-cycle concept of ecosystems*», получившие мировое признание [30, 27, 25, 28, 23, 24, 18]. Они составляют основу разработки методологии и системы подходов и методов исследования лесных экосистем с популяционных позиций.

Определение основных понятий синэкологии с популяционных позиций

Экосистема – совокупность элементарных популяций видов разных трофических групп (составляющих биоту экосистемы), взаимодействующих между собой и активно преобразующих местообитание.

Это определение принципиально отличается по следующим позициям:

1) элемент биоты экосистемы это не особь, а популяция, т.е. множество особей одного вида; такой подход восстанавливает естественный порядок иерархических единиц;

2) во всех предложенных ранее определениях экосистем живое и неживое воспринимаются как равноправные компоненты, однако целесообразно сделать акцент на биоту как на определяющее начало в экосистеме;

3) активное преобразование местообитаний совокупностью популяций всех видов биоты определяет возможность формирования в разных местообитаниях экосистем, биоты которых сходны по составу и структуре.

Сукцессия – процесс спонтанного формирования (первичная сукцессия) или восстановления (вторичная сукцессия) потоков поколений в популяциях всех потенциальных членов экосистемы. Можно предположить, что восстановление в экосистеме всех ее потенциальных членов приводит к полной реализации ее потенциалов.

Значительные расхождения в трактовках понятия «сукцессия» связаны с тем, что его используют для объяснения принципиально различных процессов: эндогенного развития, экзогенно-эндогенного развития, экзогенного развития.

1. Эндогенное развитие начинается после полного однократного или частичного уничтожения предыдущей экосистемы. Оно обусловлено формированием устойчивых потоков поколений в популяциях всех членов биоты. Этот путь развития соответствует *аутогенной первичной или вторичной сукцессии* [5].

2. Экзогенно-эндогенное развитие обусловлено периодическим прерыванием потоков поколений (всех или части членов биоты) внешними воздействиями. Если внешние воздействия прекращаются, развитие экосистемы становится эндогенным. Процесс назван *аллогенная сукцессия или аллогенное развитие* [3].

3. Экзогенное развитие обусловлено постоянным внешним воздействием на потоки поколений всех членов биоты. Наиболее широко распространенный тип экзогенного воздействия – *дигрессия* [3]. Он характерен для экосистем, у которых четко различаются потенции и позиции; при этом условия среды не препятствуют реализации потенций экосистем после прекращения внешних воздействий.

В современном покрове наибольшие площади занимают экосистемы в состоянии аллогенного развития или дигрессии. Однако для познания природных закономерностей и составления прогнозов развития экосистем целесообразно рассматривать в природе в качестве эталонных (или моделировать) аутогенные сукцессии и сравнивать с ними разные варианты аллогенного развития и дигрессий.

Основной механизм аутогенной сукцессии – средообразующая деятельность ключевых видов. Именно в ходе ее и в результате формируется биотически обусловленная гетерогенная среда экосистемы. Экологическая емкость экосистемы постоянно увеличивается и, как следствие, возрастает экологическое и таксономическое разнообразие.

В экологии экосистем при описании средообразующей деятельности ключевых видов широко используют термин «нарушение» – «*disturbance*» [27];

предложено различать эндогенные и экзогенные по отношению к экосистеме «нарушения» [10]. Эндогенные «нарушения» согласно этим представлениям есть результат жизни и смерти особей или групп особей ключевых видов: видов деревьев, крупных стадных копытных, бобров, листогрызущих насекомых и древоразрушающих грибов. Эти «нарушения» локальны и формируют местообитания относительно небольших (по сравнению с площадью экосистемы в целом) размеров, где есть условия для устойчивого существования природных видов и, следовательно, они необходимы для поддержания высокого уровня биоразнообразия (структурного и таксономического) экосистем в целом. С этимологических и системных позиций применение термина «нарушение» к естественным процессам функционирования экосистем некорректно. Следствия жизни и смерти особей и их совокупностей в потоках поколений популяций обидены и необходимы как для существования элементарных популяций вида, производящего «нарушение», так и для остальных видов экосистемы. В связи с этим термин «эндогенное нарушение» целесообразно заменить термином «средообразование». В то же время события, названные экзогенными нарушениями, такие как природные катастрофы (пожары, шторма и наводнения, извержения вулканов и пр.) и антропогенные воздействия (пожары, рубки, распахивание, выпас скота, строительство крупных сооружений и пр.) и есть нарушения в подлинном смысле слова.

Собственное (биологическое) время сукцессии – время от начала формирования экосистемы до перехода ее в климаксовое состояние. Его можно измерить в календарном времени, как всеобщем эквиваленте, характеризующем длительность процессов. Это время можно также измерить числом поколений ключевых видов, необходимых для достижения климакса. Одновременное определение обоих показателей позволяет более глубоко понять суть динамических процессов и различать этапы спонтанного развития и экзогенных воздействий. Собственное время сукцессии можно определить только при спонтанном развитии экосистемы в ходе аутогенной сукцессии. В случае если аллогенное развитие сменяет аутогенную сукцессию, его длительность можно рассчитать, имея сведения о времени внешних (часто антропогенных) воздействий на экосистему, об их периодичности.

Климакс – процесс поддержания устойчивых потоков поколений в популяциях всех потенциальных членов биоты, организуемых средообразующей деятельностью ключевых видов. Понятие «климаксовые экосистемы» может быть отнесено только к тем экосистемам, в которых устойчиво существуют все потенциальные обитатели рассматриваемой территории и в первую очередь – ключевые виды. В том случае, если часть ключевых видов и связанных с ними подчиненных видов отсутствует, экосистемы правильнее называть квазиклимаксовыми [8].

Поскольку в результате длительного пользования природы человек уничтожил часть ключевых видов и полностью или частично заменил их домаш-

ними животными и культурными растениями, многие подчиненные виды стали зависеть от систем природопользования. Традиционные системы природопользования (выпас домашних животных в лесах, подсечно-огневое земледелие) позволяли сохраняться большому числу подчиненных видов разных трофических групп, чем индустриальные системы с плантационным хозяйством.

В результате сложившейся ситуации для реконструкции природных закономерностей структуры и функционирования биогеоценотического покрова и организации экологически ориентированного природопользования целесообразно различать:

- *потенциальный покров*, который существовал до начала активных антропогенных преобразований и был сложен климаксовыми лесными экосистемами с полными наборами ключевых и подчиненных видов;
- *восстановленный покров* – представлен в настоящее время небольшими фрагментами на заповедных территориях и может восстановиться после прекращения антропогенных воздействий; он будет представлен квазиклимаксовыми экосистемами;
- *современный покров* – все разнообразие сукцессивных и квазиклимаксовых экосистем, отражающих предшествующие и текущие особенности природопользования;
- *покров, оптимальный для выполнения основных экологических функций* может быть создан в ходе природопользования, имитирующего природные закономерности организации потенциального покрова, и должен включать как квазиклимаксовые, так и сукцессивные экосистемы в соотношении, достаточном для реализации их основных экологических функций [4].

Собственное пространство климаксовой и квазиклимаксовой экосистем представляет собой совокупность пространств элементарных популяций ключевых и подчиненных видов. Оно формируется по достижению экосистемой климаксового состояния. В случае, если часть ключевых видов уничтожена, формируется собственное пространство квазиклимаксовой экосистемы.

Представление о собственном пространстве климаксовых и квазиклимаксовых экосистем и о минимальном пространстве, необходимом для выявления их размеров, может быть сформировано на основе определения основных параметров, характеризующих элементарные популяции ключевых видов. Конкретные расчеты размеров элементарных популяций некоторых ключевых видов деревьев опубликованы [2, 26].

Таким образом, с позиций популяционной биологии

1) основные параметры климаксовых и квазиклимаксовых экосистем – размеры (линейные, площадь и объем), состав и структуру – можно измерить на основе изучения в природе и/или реконструкции элементарных популяций наиболее мощных ключевых видов и их взаимосвязей с подчиненными видами;

2) на начальных этапах аутогенных сукцессий границы экосистем можно определить по смене типов

предшествующих антропогенных воздействий (следы рубок, пожаров, выпаса скота, мелиорации и пр.); на завершающих этапах – по смене наиболее мощных ключевых видов;

3) основные параметры сукцессивных экосистем на каждом этапе развития есть результат взаимодействия экзогенных (в основном – антропогенных) и эндогенных факторов. На начальных этапах развитие экосистем определяют предшествующие нарушения, на завершающих этапах – популяционные механизмы.

Анализ вербальных моделей сукцессий с популяционных позиций

Во второй половине XX в. в синэкологии широко распространились описательные модели аутогенных сукцессий. Они были предложены применительно к растительным сообществам, но их часто использовали и для объяснения процессов, происходящих в экосистемах. Это модели стимуляции или благоприятствования, ингибирования, толерантности [15].

Модель стимуляции, или благоприятствования (facilitation model) основана на представлении о том, что в ходе сукцессии каждая приходящая в сообщество группа видов создает благоприятные условия для внедрения и успешного существования последующей группы, виды которой вытесняет виды предшествующей группы в результате конкуренции за ресурсы. Процесс длится до тех пор, пока сообщество не достигнет климаксового состояния. Отсюда следует, что в климаксовом состоянии в сообществе могут успешно сосуществовать лишь позднесукцессионные виды. Эту ситуацию В. Уиттекер [12] назвал «парадоксом надежды видовой разнообразия в климаксе», поскольку она противоречит представлениям синэкологии [5] об увеличении биоразнообразия в климаксе.

Модель ингибирования (inhibition model) описывает ситуацию, когда на начальном или среднем этапе сукцессии процесс смены одной группы видов другой прекращается на неопределенный срок. Это происходит потому, что уже живущие в сообществе виды (популяции) создали неблагоприятные условия для внедрения видов следующей группы (*процесс торможения сукцессии*).

Модель толерантности (tolerance model) описывает ситуацию, когда по мере смены одной группы видов другой группой в сообществе приживаются только виды, все более толерантные по отношению к одному или нескольким экологическим факторам. Эта модель подобна мягкому варианту модели ингибирования.

Анализ примеров, которые приводят авторы моделей и их последователи, показывает, что все они отражают динамику только растительного сообщества или его частей, причем только на отдельных (обычно начальных) этапах развития.

Однако уже с середины XX в. стало совершенно ясно, что с *вещественно-энергетических позиций* применение понятия «сукцессия» к отдельному компоненту экосистемы не только нецелесообразно, но и бессмысленно. Преобразование энергии протекает в

пищевых цепях (сетях), которые составляют популяции видов, относящихся к разным трофическим уровням и разным систематическим группам (царствам). Именно *вещественно-энергетические потоки* пронизывают, «прошивают» все слои, все компоненты сообщества и среды, определяя целостность экосистемы. Параллельное развитие представлений популяционной биологии привело к тому же заключению.

Пересмотр моделей аутогенных сукцессий с популяционных позиций позволил предложить новую модель аутогенной сукцессии – модель насыщения (*saturation model*) [10], основной механизм которой – средопреобразующая деятельность ключевых видов разных трофических групп.

Модель насыщения есть результат обобщения натурных данных, полученных мировым сообществом в процессе формирования «*gap mosaic concept*» и «*mosaic-cycle concept of ecosystems*» [28, 23, 24], а также развития представлений о роли популяций ключевых видов в организации экосистем [7, 1, 4]. Суть модели насыщения: от начальных этапов сукцессий к климаксу каждый ключевой вид (или группа видов) преобразует среду по мере восстановления устойчивого потока поколений, формируя при этом системы местообитаний разных размеров и разной длительности существования. В местообитаниях, создаваемых ключевыми видами в процессе аутогенной сукцессии, возникают необходимые условия для жизни сопряженных с ними подчиненных видов разных трофических групп. Экологическая гетерогенность экосистемы возрастает до тех пор, пока экосистема не достигнет климаксового состояния. В результате в максимально гетерогенной климаксовой экосистеме биологическое разнообразие достигает максимально возможного для данной территории уровня; это свидетельствует о полной реализации потенций экосистемы. В процессе развития экосистемы по типу модели насыщения средопреобразующие функции биоты усиливаются, увеличивается продукция, и возрастает экологическая емкость местообитания. Эти процессы определяют возрастание структурного и таксономического разнообразия экосистем [4]. Развитие экосистем по типу модели насыщения осуществляется только тогда, когда нет препятствий для поступления зачатков и приживания всех потенциальных обитателей экосистемы.

Сравнение характеристик предшествующих моделей и модели насыщения, разработанной с позиций популяционной парадигмы, позволяет понять возможности применения этих моделей для познания и прогнозирования экосистемных процессов.

Модель насыщения результативна в том случае, если ее используют для объяснения процессов преобразований экосистем в целом в ходе аутогенных сукцессий. Такая модель аутогенной сукцессии представляет собой чрезвычайно удобный инструмент исследования (даже если экосистемы, развивающиеся согласно этой модели, очень сложно найти в природе и приходится делать теоретические реконструкции). Она позволяет выявить *потенции экосистемы* в данных климатических условиях, и ее можно рассматри-

вать как эталон для оценки степени отклонения конкретных экосистем от оптимального пути развития.

Модель благоприятствования можно считать упрощенным вариантом модели насыщения. Сравнительная простота состоит в том, что в ней не учтено возрастание гетерогенности среды, определяемой средопреобразующей деятельностью ключевых видов. В результате основным типом взаимоотношений считается конкуренция за ресурс, приводящая к резкому снижению видового разнообразия в климаксовом сообществе. Использование этой модели демонстрирует тот факт, что познание сукцессионных процессов невозможно без учета средопреобразующей деятельности ключевых видов.

Модели толерантности и ингибирования объясняют лишь отдельные этапы развития растительного сообщества, анализируемые в отрыве от экосистемных процессов в целом. Эти представления нецелесообразны для объяснения хода аутогенных сукцессий в экосистемах, поскольку при этом неправомерно переносят системы понятий, разработанных для одного класса объектов (фитоценозов), на другой класс (экосистем).

Подводя итог краткому анализу вербальных моделей сукцессий, особо подчеркнем большое значение сформировавшихся в экологии представлений о ключевых видах для решения экосистемных задач:

1) выявление определяющей роли ключевых видов в ходе аутогенных сукцессий помогает упорядочить представление о климаксе; это понятие следует относить к экосистеме, в которой биота полностью реализовала свои потенции, и устойчивые потоки поколений всех потенциальных членов экосистемы поддерживаются в результате средопреобразующей деятельности ключевых видов;

2) в связи с практически полным отсутствием в современном биогеоценотическом покрове истинно климаксовых экосистем необходимо проводить модельные реконструкции их состава, структуры и размеров минимальной площади выявления, а также определять набор тех видов, устойчивые потоки поколений которых поддерживала в прошлом средопреобразующая деятельность ключевых видов, истребленных человеком;

3) реконструкция собственного пространства климаксовых экосистем должна быть основана на модельном восстановлении ареалов ключевых видов до исторических экосистем, а также на определении пределов средопреобразующей функции биоты в целом по отношению к абиотической компоненте ландшафта и к климату;

4) представление о собственном пространстве экосистем, определяемом размерами элементарных популяций ключевых видов, составляет необходимую основу модельной реконструкции природных ландшафтов после снятия антропогенного пресса;

5) при организации природопользования, ориентированного на сохранение биологического разнообразия, необходимо разрабатывать методы, имитирующие средопреобразующую деятельность ключевых видов, уничтоженных человеком.

**Перспективы использования
популяционной парадигмы
для исследования экосистемных процессов**

Необходимость объединения вещественно-энергетического и структурно-динамического подходов на основе популяционной парадигмы осознается научным сообществом. Однако от осознания необходимости синтеза двух названных подходов до его реализации – огромная дистанция. Казалось бы, вполне очевидное представление о том, что потоки вещества и энергии реализуются в виде потоков поколений популяций, формирующих живой покров биосферы и биоту каждой экосистемы, требует для практической реализации очень больших усилий.

Во-первых, надо определить основные параметры элементарных популяций ключевых видов разных функциональных групп и разного иерархического уровня путем получения натурных данных или моделирования, а также выявить полноценные комплексы ключевых видов, определяющие возможность устойчивых потоков поколений всех потенциальных обитателей исследуемой территории. Для этого необходимо создать типологию популяционных мозаик ключевых видов и сопряженных компаний подчиненных видов в экосистемах разного типа и осмыслить аутогенные сукцессии как процессы формирования этих мозаик в ходе восстановления потоков поколений в популяциях ключевых видов. Все это осуществимо только при использовании согласованных методов сбора данных и их анализе исследователями разных направлений на основе популяционного видения экосистемных процессов.

Во-вторых, необходимо разработать модельные реконструкции основных типов автогенных сукцессий со структурно-динамических и вещественно-энергетических позиций одновременно коллективом разных специалистов на основе общей методологии и согласованных методов сбора и анализа данных.

В-третьих, надо оценить роль исторического и современного природопользования в деградации потенциального покрова в ходе и в результате уничтожения природных ключевых видов и частичной замены их средообразующей деятельностью человека. Для этого необходимо создать модели потенциальной биоты на разных уровнях организации биогеоценотического покрова; реконструировать климатическую зональность, а также определить условия, время и экономические возможности организации экологически ориентированных систем природопользования.

Работа выполнена при поддержке фонда РФФИ, проект №10-04-00355а, и программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Научные основы сохранения биоразнообразия России».

Благодарность: я благодарю друга и коллегу, Наталью Александровну Торопову, за постоянную поддержку в поиске решений актуальных проблем и помощь в их адекватном отражении в публикациях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / Под ред. О.В. Смирновой. М., 2004. Кн. 1. 479 с.; Кн. 2. 575 с.
2. Восточноевропейские широколиственные леса / Под ред. О.В. Смирновой. М., 1994. 364 с.
3. Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М., 1989. 223 с.
4. Мониторинг биологического разнообразия лесов России / Под ред. А.С. Исаева. М., 2008. 453 с.
5. Одум Ю. Экология. М., 1986. Т. 1. 326 с.; Т. 2. 376 с.
6. Работнов Т.А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. 1950. Вып. 1. С. 465–483.
7. Смирнова О.В. Популяционная организация биоценологического покрова лесных ландшафтов // Успехи совр. биол. 1998. № 2. С. 25–39.
8. Смирнова О.В. Методологические подходы и методы оценки климаксового и сукцессионного состояния лесных экосистем (на примере восточноевропейских лесов) // Лесоведение. 2004. № 3. С. 15–26.
9. Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Попадюк Р.В. Популяционная концепция в биоценологии // Журн. общ. биол. 1993. Т. 54, № 4. С. 438–448.
10. Смирнова О.В., Торопова Н.А. Сукцессия и климакс как экосистемный процесс // Успехи соврем. биол. 2008. Т. 128. № 2. С. 129–144.
11. Сукачев В.Н. Растительные сообщества: Введение в фитоценологию. 4-ое изд. М.-Л., 1928. 232 с.
12. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М., 1980. 196 с.
13. Anand M., Orloci L. Chaotic dynamic in a multispecies community // Environmental and Ecological Statistics. 1997. V. 4, P. 337–344.
14. Braun-Blanquet J., Pavillard J. Vocabulaire de sociologie vegetale. 2 ed. Montpellier, 1925. 22 p.
15. Connell J.H., Slatyer R.O. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization // The American Naturalist. 1977. V. 111. № 982, P. 1119–1144.
16. Crain C.M., Bertness M.D. Ecosystem engineering across environmental gradients: implications for conservation and management // Bioscience. 2006. V. 56. P. 211–218.
17. Gutiérrez J.L., Jones C.G. Physical ecosystem engineers as agents of biogeochemical heterogeneity // BioScience. 2006. V. 56, P. 227–236.
18. Disturbance Dynamics in Boreal Forest: Defining the Ecological Basis of Restoration and Management of Biodiversity. 2002. V. 36. № 1, 447 p.
19. Gurney W.S.C. & Lawton J.H. The population dynamics of ecosystem engineers // Oikos. 1996. V. 76. P. 273–283.
20. Hastings A., Byers J.E., Crooks J.A., Cuddington K., Jones C.G., Lambrinos J.G., Talley T.S., Wilson W.G. Ecosystem engineering in space and time. Review and synthesis // Ecology letters. 2008 V. 10. P. 153–164.
21. Jones C.G., Lawton J.H. and Shachak M. Organisms as ecosystem engineers // Oikos. 1994. V. 69. P. 373–386.
22. Jones C.G., Lawton J.H. and Shachak M. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers // Ecology. 1997. V. 78. P. 1946–1957.

23. Kuuluvainen T. Gap disturbance, ground microtopography, and the regeneration dynamics of boreal coniferous forests in Finland: a review // *Ann. Zool. Fennici*. 1994. V. 31. P. 35–51.
24. McCarthy J. Gap dynamics of forest trees: A review with particular attention to boreal forest // *Environ. Rev.* 2001. V. 9. P. 1–59.
25. Oldemann R.A.A. *Forests: Elements of Silvology*. Berlin, Heidelberg, 1990. 624 pp.
26. Smirnova, O.V., Zaugolnova, L.B., Istomina, I.I., Khani-na, L.G. Population mosaic cycles in forest ecosystems. In: *Proceedings IAVS Symposium*. IAVS, Uppsala: Opulus Press, 2000. P. 108–112.
27. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Orlando, 1985. 472 pp.
28. *The mosaic-cycle concept of ecosystem* / Ed. Remmert H. Berlin, Heidelberg, 1991. 168 pp.
29. *The population structure of vegetation* // *Handbook of vegetation science*. Dordrecht, Boston, Lancaster. 1985. 362 pp.
30. Yamamoto S. Gap-phase dynamics in climax forests. A review // *Biol. Sci.* 1981. V. 33. P. 8–16.