

УДК [630*182+630*15]:574

ДИНАМИКА РАЗНООБРАЗИЯ ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ, ФЛОРЫ И ФАУНЫ ЕВРОПЕЙСКОЙ ТАЙГИ В ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ И ПОСЛЕ АНТРОПОГЕННЫХ ВОЗДЕЙСТВИЙ: ОПЫТ ИССЛЕДОВАНИЙ И ОБОБЩЕНИЯ

А. Н. Громцев, А. В. Кравченко, Ю. П. Курхинен, С. В. Сазонов

Институт леса Карельского научного центра РАН

В статье сделана попытка дать обобщенную интерпретацию материалов более чем 25-летнего периода комплексных исследований биоты таежных ландшафтов европейской части России в отношении их разнообразия на уровне видов и сообществ. Акцент делается на методическую часть работы. Приводится лишь часть материалов, демонстрирующих обоснованность ландшафтного подхода при исследованиях биоразнообразия. В кратком виде обобщены и прокомментированы, а также сделаны ссылки на те основные публикации авторов, в которых детально анализируется структура, спонтанная и антропогенная динамика таежных экосистем, флоры и фауны. Исследования опирались на обширный фонд литературных данных. Ввиду недостаточной разработанности этого направления НИР в отдельных авторских суждениях присутствуют гипотетические элементы.

Ключевые слова: разнообразие видов и сообществ, флора, фауна, ландшафт, антропогенные сукцессии.

A. N. Gromtsev, A. V. Kravchenko, Ju. P. Kurhinen, S. V. Sazonov.
DYNAMICS OF THE DIVERSITY OF FOREST COMMUNITIES, FLORA AND FAUNA IN EUROPEAN TAIGA UNDER PRISTINE CONDITIONS AND UPON HUMAN IMPACT: RESEARCH EXPERIENCE AND FIRST CONCLUSION

The paper attempts at a generalized interpretation of materials from over 25 years of integrated research into the biota of taiga landscapes of European Russia in what concerns their diversity at the species and community levels. The focus is on the methodology of the task. Only part of the materials, which prove the landscape approach to be suitable for biodiversity studies, are reported. We briefly summarise, comment on, and provide references to those major papers by the authors that thoroughly analyse the structure, as well as spontaneous and anthropogenic dynamics of taiga ecosystems, flora and fauna. The studies relied on an extensive background of published sources. Since this area of research is not so advanced at the moment, some of the authors' judgments may be somewhat hypothetical.

Key words: diversity of species and communities, flora, fauna, landscape, anthropogenic successions.

В последнее десятилетие количество публикаций, в которых излагаются результаты исследований разнообразия биоты в таежной зоне

европейской части России, последовательно нарастает. Эта тематика является особенно актуальной в связи с тем, что в ближайшие

десятилетия на данной территории в результате хозяйственного освоения практически исчезнут сколько-нибудь значительные по площади фрагменты первобытной тайги (вне действующих ООПТ). В этой связи ключевой задачей современных исследований представляется выявление закономерностей динамики биоразнообразия с тем, чтобы в будущем минимизировать возможные негативные последствия его антропогенной трансформации.

Методические основы исследований

Исследования базировались на оригинальной ландшафтной классификации и карте, разработанной на примере Карелии и сопредельных территорий. В качестве модельной она наиболее репрезентативна в европейской части таежной зоны России с точки зрения разнообразия географических ландшафтов. Здесь стыкуются две крупнейшие и контрастные по природным условиям физико-географические страны Европы – Русская равнина и Балтийский кристаллический щит (Фенноскандия). В Карелии и на прилегающих к ее административной границе обширных территориях встречается большинство типов ландшафта северо- и среднетаежной подзон европейской части России [Исаченко, 1985].

Ландшафты выделялись по: 1) генетическим формам рельефа и четвертичным отложениям, 2) степени заболоченности территории (включая открытые болота и заболоченные леса), 3) преобладающим лесным местообитаниям (по доминирующим коренным лесам). Ландшафтные контуры, территориально разобщенные, но сходные по структуре слагающих их компонентов объединялись в «тип ландшафта». При этом средняя площадь ландшафтного контура оказалась порядка 100–150 тыс. га. По зональному признаку типы ландшафта дифференцировались на северо- и среднетаежные. Далее в работе используются сокращенные названия типов ландшафта.

Подробно методика и результаты исследования структуры и динамики ландшафтов, в том числе видового и ценотического разнообразия биоты, изложены в большой серии наших публикаций [Волков и др., 1990, 1993, 2002; Громцев, 2000, 2002, 2003, 2007, 2008; Инвентаризация и изучение..., 1998, 1999, 2000, 2001; Разнообразие биоты..., 2003 и др.]. Структура, спонтанная и антропогенная динамика лесов исследовались с использованием большого комплекса методов: 1) ландшафтное профилирование, 2) описание лесных сообществ на различных стадиях сукцессий по стандартным схе-

мам, 3) стратиграфический анализ торфяных залежей, 4) анализ архивных и лесоустроительных материалов, 5) классификация сканерных космических снимков различного разрешения и многие другие [Громцев, 2000; Литинский, 2007 и др.].

Исследования динамики флоры сосудистых растений основывались на методологии конкретных флор (КФ) [Толмачев, 1974]. При этом КФ выступают как полные совокупности видов территориального выдела, для которых характерно постоянство набора видов в однотипных экотопах. В настоящее время под КФ принято понимать флору ландшафта [Юрцев, 1975]. Были реализованы два подхода: 1) сопоставление флористических данных с одних и тех же территорий, полученных до и через 50–60 лет после сплошных рубок, и на которых в настоящее время преобладают лиственные и хвойно-лиственные леса; 2) сопоставление данных на территориях, где рубки продолжаются в настоящее время, т. е. представлены массивы как первобытной тайги, так и обширные площади вырубок и молодняков в возрасте до 10 лет. Это дает возможность сравнить флору подвергнутых рубке и нетронутых участков в составе одной и той же КФ. По отношению к воздействию рубок все виды были отнесены к одной из трех групп: гемерофобам, гемерофилам и индифферентных видов, или гемерадиофоров. В составе гемерофилов выделены подгруппы апофитов и адвентиков [Linkola, 1916].

При изучении закономерностей зонально-ландшафтного распределения фауны и населения птиц использован обширный арсенал методов зоогеографии и геоэкологии: 1) точечное картирование ареалов, метод синперат, установление генерализованных границ ареалов и оптимумов ареалов [Городков, 1986; Зимин, 1986; Сазонов, 2004а]; 2) метод локальных фаун (впервые в зоогеографии) [Сазонов, 2000, 2004а]; 3) обновленная классификация фаунистических групп птиц тайги [Брунов, 1980; Сазонов, 1997, 2004а; Белик, 2006]; 4) внедрение принципов островной биогеографии [Риклефс, 1979; Пианка, 1981]; 5) новая ценотическая классификация птиц по характеру реагирования на сплошные рубки лесов [Сазонов, 1999] и другие. При исследованиях динамики разнообразия млекопитающих и тетеревиных птиц использованы данные массовых учетов: 1) авиаучет охотничьих животных и авиатаксация местообитаний [Кузьмин и др., 1984, Новиков и др., 1986 и др.], адаптированный к целям наших исследований [Курхинен, Шелехов, 1989; Курхинен и др., 1989]; 2) зимний маршрутный учет охотничьих животных [Приклонский, 1973

и др.]; 3) учет мелких млекопитающих ловилками на стандартных линиях [Кучерук и др., 1963] и с помощью ловчих конусов [Pankakoski, 1979 и др.]. В качестве картографической основы для сбора и экстраполяции данных применялся объединенный вариант ландшафтной карты и квадратной сетки 50 x 50 км в системе прямоугольных координат.

Попытаемся проанализировать и обобщить собранные материалы, в том числе полученные в последние годы, акцентируя внимание на закономерностях и последствиях антропогенной трансформации разнообразия биоты.

Факторы, влияющие на естественное биоразнообразие

В условиях европейской части таежной зоны России ландшафты подвергаются воздействию различных по видам и масштабам антропогенных факторов. По значимости воздействия в порядке убывания приблизительно их можно расположить следующим образом: 1) сплошные концентрированные рубки (широко практиковавшихся с 30-х по 60-е гг. XX века); 2) сплошные широко- и узколесосечные рубки (современный способ лесозаготовок); 3) несплошные, главным образом, выборочные рубки самой различной интенсивности (ведутся на протяжении 3–4 последних столетий); 4) подсечно-огневая обработка лесных земель (широко применялась на протяжении нескольких столетий вплоть до конца XIX века) и пожары антропогенного происхождения; 5) «отчуждение» лесных земель под постоянно действующие аграрные угодья; 6) гидролесомелиорация (широкомасштабные работы были произведены в 60–80-е гг. и полностью прекращены к середине 90-х гг. XX века); 7) другие (подсочка леса, промышленное загрязнение, рекреационные нагрузки). Применительно к фауне следует упомянуть и такие влияния, как пресс охоты и фактор беспокойства, особенно в период размножения животных.

Однако на подавляющей части таежных территорий трансформация разнообразия лесов с начала антропогенного воздействия определяется рубками леса. В целом комплексный анализ литературных, архивных, лесоустроительных данных и материалов натурных исследований показал следующее.

Хозяйственная освоенность лесов европейской части таежной зоны России до второй четверти XX века была крайне неравномерной. Наряду с обширными девственными массивами значительные площади были пройдены сплошными рубками (в том числе при подсеч-

ном хозяйстве и углежжении), неоднократно выборочными рубками различной интенсивности. Рубки до начала XX века в основном были направлены на выборку лучших сосновых стволов. Еловые леса вовлекались в эксплуатацию лишь после исчерпания доступных запасов первоклассной сосновой древесины. Интенсивное освоение промышленных запасов древесины происходило вокруг металлургических заводов, в районах интенсивного аграрного освоения, дорог и вдоль гидрографической сети как средства транспорта древесины (вне зависимости от близости к потребителям).

С 30-х гг. XX века в течение всего лишь нескольких десятилетий лесной покров подвергся тотальному антропогенному преобразованию с применением сплошных, преимущественно концентрированных рубок. Так, за последние 50 лет только в наиболее крупных многолесных таежных регионах европейской части России (Республика Карелия, Архангельская область и Республика Коми) сплошные рубки леса были произведены на площади порядка 15 млн га (для сравнения – лесная площадь Карелии около 9,5 млн га). К началу XXI века самые крупные массивы коренных лесов сохранились лишь в наименее доступных в транспортном отношении районах (Предуралье и предлесотундровая часть Архангельской области и Республики Коми).

Разнообразие лесных сообществ

Под разнообразием нами понимается типологический спектр, количественное соотношение и территориальная компоновка лесных фитоценозов, диапазон вариаций их строения (возрастной структуры, горизонтальной и вертикальной расчлененности, в том числе на синузальном и парцеллярном уровнях), продуктивности, напочвенного покрова и другое. Очевидно, что значения всех этих параметров не являются статичными и находятся в процессе постоянных или периодических изменений.

Спонтанная динамика разнообразия коренных лесов. В ландшафтах, незатронутых хозяйственной деятельностью, лесные сообщества изменяются при периодических естественных нарушениях – после пожаров и ветровалов. Особенности динамики массивов коренных лесов в различных ландшафтных вариантах пожарных и ветровальных режимов подробно показаны нами в серии публикаций [Громцев, 1993, 2000, 2002, 2003, 2008; Gromtsev, 1996 и многие другие]. Дан также общий обзор современного фонда литературных данных по европейской части таежной зоны России [Gromtsev,

2002; Громцев, 2007]. В целом установлено, что пожары являлись самым мощным естественным фактором, определяющим спонтанное развитие тайги и, соответственно, разнообразие лесных сообществ. В голоцене в различных типах ландшафта складывается определенный вариант пожарного режима. При этом частота пожаров варьировала от 1–2 в столетие до 1–2 в тысячелетие. Структура коренных лесов была адекватна тому или иному варианту пожарного режима. Она отражалась в ландшафтном комплексе пирогенных сукцессионных рядов.

Спонтанное развитие коренных лесов также происходило в режиме периодического образования ветровальных прогалин или «окон», самых различных по размерам (от нескольких квадратных метров до нескольких тысяч га). Этот процесс является типичным в ландшафтах с еловыми массивами. Вне зависимости от характера рельефа, почвенного покрова и других условий происходит вывал отдельных елей, их групп или целых участков еловых древостоев. Причины такой закономерности вполне очевидны и просты. Ель с плотной, низкоопущенной кроной и поверхностной корневой системой весьма неустойчива к ветровому воздействию. Можно утверждать, что темнохвойная тайга – это ветровал на разной стадии восстановления.

В ландшафтах с сосновыми массивами таких явлений обычно не происходит. Сосна со «сквозистой», высокоподнятой кроной и мощной стержневой корневой системой способна вполне успешно переживать даже шквальный воздушный поток. О ее устойчивости свидетельствуют нередко наблюдаемые «ветроломные» сосны или даже их группы. Другими словами, ветер может сломать ствол сосны, но он не в состоянии вывалить дерево. Таким образом, леса в различных типах ландшафта обладают разной степенью ветроустойчивости и, соответственно, здесь формируются разные «ветровальные» комплексы сукцессионных рядов.

Отсутствуют какие-либо сведения о повреждениях грибными, бактериальными или вирусными инфекциями, также насекомыми массивов коренных европейских таежных лесов России, которые вызывают значительные отклонения в их спонтанной динамике. Впрочем, по данным Д. А. Кузьминой (2006), в Мурманской области (Лапландский заповедник) в 1963–1964 гг. зарегистрирована вспышка осенней пяденицы на площади 10 000 га. Они также были отмечены в 1992–1995 гг. уже на площади 100 000 га (повреждено 20 % деревьев). Однако и в этих и других случаях не отмечено какого-то катастрофического распада древостоев.

Имеются отдельные сведения о разрушающем влиянии аномальных отклонений в погодных условиях на лесные сообщества. Так, в годы засух 1870–1970-х гг. отмечалось массовое усыхание в еловых лесах Русской равнины, даже произрастающих в условиях климатического оптимума. По самым последним данным [Жигунов и др., 2007], в конце прошлого столетия массовые усыхания лесов приняли перманентный характер. В некоторых областях северо-запада России в настоящее время они приобрели масштаб экологической катастрофы. Наиболее обширным по площади является массовое усыхание лесов в Архангельской области (в междуречье Пинеги и Северной Двины), наблюдаемое с 1997 г. Усыхание имеет интенсивную динамику развития: с начала 2004 г. к концу 2005 г. площадь усыхания увеличилась примерно на 50 % и оценивается сегодня более чем в 2 млн га. При этом процесс поражения уже перекинулся и на сопредельные районы Республики Коми. Ожидается, что общая площадь усыхающих лесов может достигнуть 5 млн га.

Итак, к настоящему времени доказано и показано, что первобытная (коренная) тайга представляла собой мозаику лесных сообществ на самых разных стадиях вторичных сукцессий – от одновозрастных растительных группировок на обширных гарях до абсолютно разновозрастных климаксовых сообществ с приблизительно полутысячелетним циклом формирования. Это опровергает некоторые современные представления о коренных лесах как «малонарушенных», находящихся только на финальных стадиях сукцессий (с большим количеством старых деревьев, сухостоя, валежа и т. п.).

Антропогенная динамика разнообразия лесного покрова. К настоящему времени подавляющая часть европейских таежных лесов России находится на самых различных стадиях антропогенных сукцессий – от молодняков на вырубках коренных лесов до древостоев в возрасте 100 и более лет, сформировавшихся на местах неоднократных рубок в прошлом. Некоторые из них представляют собой уже 3–4 генерацию производных сообществ, т. е. уже несколько раз подвергались сплошным рубкам. Установлено, что разнообразие производного лесного покрова значительно выше, чем исходного. Это в основном происходит за счет:

– широкомасштабных и разнообразных смен первобытной тайги лиственными и хвойно-лиственными сообществами, причем в самых различных вариациях (в зависимости от масштабов, способов, технологии и давности рубок, мер содействия естественному возоб-

новлению, освоенности территории подсечным хозяйством в прошлом и других факторов);

– существенного улучшения лесорастительных условий после различных рубок монодоминантных хвойных лесов (за счет разложения кислой грубогумусной подстилки, значительного обогащения верхних почвенных горизонтов на местах бывших подсеков, формирования мягкого гумуса под лиственными лесами, особенно с участием осины).

Однако последствия антропогенной трансформации разнообразия лесных сообществ имеют ярко выраженную ландшафтную специфику. Так, в ледниковых холмисто-грядовых ландшафтах и на озерно-ледниковых равнинах, очень широко распространенных в средне- и южнотаяжской подзонах европейской части России, складывается следующая ситуация. Даже в одном типе местообитания здесь формируются лесные сообщества, самые разнообразные по всему спектру фитоценологических параметров. Количество типов леса после сплошных рубок (с учетом фрагментов сохранившихся коренных лесов) возрастает в 2–3 раза [Громцев, 2001б, 2003 и др.].

Впрочем, это высокое производное разнообразие имеет и оборотную сторону. Здесь происходит почти тотальная смена коренных хвойных лесов лиственными. На месте однородной разновозрастной еловой тайги формируются массивы лиственных и елово-лиственных фитоценозов. При условии спонтанного развития они за пределами столетнего возраста постепенно переходят в стадию разновозрастных ельников. Далее развитие этих сообществ пойдет по хорошо известному циклу, и они превратятся в разновозрастные ельники. Можно прогнозировать восстановление первичного разнообразия лесных сообществ лишь за пределами нескольких столетий после рубки. Кроме того, установлено, что в таких ландшафтах за последние приблизительно 150 лет сменилось лиственными и елово-лиственными древостоями не менее 50 % коренных сосняков. В некоторых районах сформировались абсолютно монодоминантные лиственные массивы на десятках и даже сотнях тысяч га. В условиях столь глубокого преобразования лесного покрова исчезают экологические ниши стенобионтных таежных видов разных таксонов (насекомых, грибов, лишайников и др.). Естественная структура флористических и фаунистических комплексов на таких территориях полностью трансформирована за счет вымирания или «откочевывания» в другие районы многих видов. Аборигенные виды способны сохраниться только в «недорубах» (как правило, в

заболоченных местообитаниях), водоохранных зонах и на ООПТ.

В водно-ледниковых и денудационно-тектонических (с близким залеганием кристаллического фундамента) холмисто-грядовых сосновых ландшафтах, наиболее типичных в Восточной Фенноскандии (Мурманская и Ленинградская области, Карелия), лесной покров весьма успешно восстанавливается естественным путем до облика, близкого к исходному. В них массивы коренных лесов отличаются ярко выраженным пирогенным генезисом, а производные леса в большинстве своем сформировались на паловых вырубках. Анализ показывает лишь незначительные изменения разнообразия типологической структуры лесов. Массовое возобновление сосны на паловых вырубках и на сплошных гарях естественного происхождения существенно не отличаются. Такие территории очень сходны даже по присутствию фрагментов коренных разновозрастных лесов в заболоченных местообитаниях (сосняки кустарничково-, осоково-сфагновые), а также отдельных биогрупп деревьев на суходолах. Эти древостои до рубок сохранялись после естественных пожаров вследствие малой пирогенной уязвимости и частичной выживаемости деревьев после термических воздействий. После начала эксплуатации они не были вырублены из-за низких запасов и товарной ценности. Весьма сходно строение различных типов фитоценоза. Это ярко выраженное доминирование сосны, разновозрастность, бедный видовой состав напочвенного покрова и другое, определяющие разнообразие экологических ниш для различных групп организмов. Исключением является лишь несравненно больший объем обугленного валежа на начальных стадиях пирогенных сукцессий в коренных сосняках. Однако по мере его разложения пирогенные коренные и производные сосняки и в этом отношении все более сближаются. Очевидно, что спонтанная динамика таких сообществ также не имеет значимых различий и будет определяться лишь особенностями будущего пожарного режима (частотой и интенсивностью огневого воздействия).

Конечно, это две крайние и наиболее контрастные категории ландшафтов в плане последствий антропогенной трансформации разнообразия лесных сообществ. Очевидно, что существует целый спектр других типов природно-территориального комплекса данного ранга. В них разнообразие биоты определяется различной сложностью субландшафтной структуры. Целесообразно группировать типы ландшафта по степени устойчивости к антропогенным воздействиям и выделять наиболее уязвимые.

Это особая группа ландшафтов, нуждающаяся в первоочередных мерах по сохранению биоразнообразия. В них лесной покров существует в очень неблагоприятных и даже экстремальных климатических и эдафических условиях. Он характеризуется ограниченной способностью восстанавливаться естественным путем после сплошных рубок, длительностью этого процесса, пониженной устойчивостью к промышленному загрязнению и рекреационным нагрузкам. В таких ландшафтах формирование лесных сообществ на вырубках может растягиваться на десятилетия, а в некоторых случаях не происходить вообще. Они обычно отличаются специфическими флористическими и фаунистическими комплексами. Например, в северо-таежной подзоне к этой категории отнесены ландшафты: 1) низкогорные, 2) морских равнин (прибрежные части), 3) скальные. Их подробная количественная и качественная характеристика приведена в наших публикациях [Громцев, 2001a]. В целом антропогенная трансформация естественного разнообразия лесов здесь может приобретать необратимый характер. Так, сплошные рубки лесов на небольших минеральных «островах» среди обширных открытых болотных систем на морских равнинах имеют ярко выраженный «биотопоразрушающий» эффект и на многие десятилетия практически превращают лесной ландшафт в лесотундровый.

Оценивая ситуацию в целом, можно утверждать, что к настоящему времени в европейской части таежной зоны России не произошло каких-то катастрофических изменений ценотического разнообразия лесов. Другими словами, если оперировать всей этой территорией, то здесь нет безвозвратной утраты лесных сообществ различных типов и сукцессионных стадий. Это происходит благодаря успешному естественному восстановлению лесного покрова, а также сохранению или использованию в щадящем режиме его части (на ООПТ, неосвоенных лесозаготовителями участках и на территориях с лесами различных категорий защитности). Однако в зависимости от ландшафтных особенностей территории, масштабов и глубины антропогенного воздействия повсеместно происходит более или менее выраженное изменение спектра, количественного соотношения, территориальной компоновки лесных сообществ и их внутренней структуры. Наиболее глубокие и необратимые изменения произошли в южных регионах таежной зоны – Ленинградской и Вологодской областях, где аграрные угодья уже к концу XIX века занимали соответственно 40 и 10 % общей площади за счет «отчуждения» лесных земель, а леса повсеместно подверга-

лись разным рубкам. К настоящему времени за крайне редким исключением покрытая лесом площадь здесь представлена производными сообществами различных генераций.

На северо-западе таежной зоны России проявляется вполне очевидная закономерность. По мере продвижения на север снижаются до минимума масштабы смен лесообразующих видов. Фактически в меридиональном направлении увеличивается способность лесного покрова после рубок восстанавливаться естественным путем до состояния, близкого к исходному, и, соответственно, уменьшается вероятность утраты видового и ценотического разнообразия. Конечно, обязательным условием стабильности ситуации является широкое использование и поддержание высокой «регенеративной» способности таежных экосистем. В первую очередь, это повсеместная ориентация на высокоэффективные традиционные меры содействия естественному возобновлению. Более того, сохраненные различные по площади участки с семенными деревьями в разных типах местообитаний в совокупности с различными категориями защитных лесов и неэксплуатируемыми низкопродуктивными древостоями практически создают территориальную систему «ключевых биотопов». К этому следует добавить действующую и планируемую по принципу их ландшафтной репрезентативности сеть ООПТ с коренными лесами.

Флора (сосудистые растения)

К настоящему времени получены обширные данные, характеризующие антропогенную трансформацию флор умеренной зоны. Она сводится к двум разнонаправленным процессам – сокращению численности популяций и фрагментации ареала части аборигенных видов при одновременном расселении и повышении фитоценотической роли их другой части – апофитов и внедрению в состав флоры адвентиков [Горчаковский, 1979; Бурда, 1991; Березуцкий, 1999 и др.]. Синантропизация растительного покрова рассматривается некоторыми авторами как стратегия приспособления растительного мира к условиям среды, измененным в результате деятельности человека [Горчаковский, Коробейникова, 1997].

Коренные изменения в составе флоры происходят только при полной трансформации естественной растительности в таежной зоне, прежде всего лесной и, в значительно меньшей степени, болотной. Наиболее универсальным трендом в измененных бореальных флорах является «оюжнение». Антропогенно

трансформированная флора изменяется во всех отношениях: в систематическом спектре получают преимущество термо-ксерофильные семейства (Brassicaceae, Fabaceae, Lamiaceae, Polygonaceae). При этом позиции гидрофильных семейств (Cyperaceae, Ranunculaceae) существенно ослабевают. В географическом плане увеличивается доля видов широкого распространения, в том числе с обширным вторичным ареалом. В спектре жизненных форм увеличивается доля терофитов, а в экологическом спектре увеличивается доля ксерофильных, светолюбивых, термофильных и эвритопных видов. Тем не менее, даже в составе городских флор преобладают аборигенные виды [Бурда, 1991; Березуцкий, Панин, 2007 и др.].

Одним из основных факторов, влияющих на разнообразие и состояние флоры сосудистых растений таежных регионов, является рубка леса. Она существенным образом и на достаточно длительное время изменяет среду обитания лесных видов растений, что проявляется, главным образом, в снижении численности и фрагментации их популяций. Об отрицательном влиянии рубок на разнообразие растительного покрова представлено достаточно много материалов [Парфенов и др., 1985; Бурда, 1991; Куваев и др., 1992 и др.].

В составе травяно-кустарничкового яруса после вырубki происходят существенные изменения. Эти изменения носят преимущественно количественный характер и проявляются в уменьшении обилия и встречаемости видов коренных лесов. Качественные изменения в видовом составе нижних ярусов обычно невелики, общее видовое богатство в коренных лесных сообществах и на вырубках близко [Ярошенко и др., 1998]. Число типичных таежных видов обычно остается постоянным и не снижается по сравнению с вырубленным лесом. Исконно лесные виды находят убежища в куртинах елового подростa и тонкомера, зарослях кустарников, упней, куч порубочных остатков, и их обилие постепенно увеличивается с формированием древесного яруса [Крышень, 2003, 2006]. В первый год основу видового состава вырубok составляют виды, обитавшие под пологом вырубленного леса. Впоследствии может наблюдаться значительное участие адвентиков, которые заносятся почти исключительно из лесных питомников с посадочным материалом и быстро выпадают из состава растительных сообществ вырубok, т. е. являются эфемерофитами. В целом, ценофлора вырубok характеризуется слабой антропогенной трансформацией. Так, на вырубках Карелии 92 % видов сосудистых растений относятся к аборигенной фракции флоры

[Гнатюк, Крышень, 2005]. Инвазия заносных видов в сомкнутые, как условно девственные, так и производные лесные сообщества, практически не происходит [Hämet-Ahti, 1984; Кравченко, Кузнецов, 2004].

В почвенном покрове на вырубках и под формирующимися на них лиственными и хвойно-лиственными молодняками происходит раскисление и увеличение количества доступных форм азота и элементов минерального питания, т. е. почвенное плодородие повышается [Ниценко, 1961; Морозова, 2004]. Это приводит к расселению в ходе посткатастрофической сукцессии многих более требовательных к богатству почв неморальных и бореально-неморальных видов [Ниценко, 1961; Исаченко, Пенин, 1995; Дегтева, 2004]. Очевидно, что в районах давнего аграрного освоения Восточной Фенноскандии (Северное Приладожье, Обонежье, Сегозерье) многие южные виды, такие как *Convallaria majalis*, *Stellaria nemorum*, *Aegopodium podagraria*, *Glechoma hederacea* и т. п. широко расселились (и продолжают расселяться) в северном направлении не только и не столько в связи с более благоприятными климатическими условиями – из-за близости существенно влияющих на мезоклимат крупных озер. Это происходит благодаря широкому развитию в прошлом подсеčno-огневой системы земледелия, а также рубок леса для углехожения, отжига извести, добычи дегтя с самым началом индустриального развития региона (не позднее второй половины XVII века). Впрочем, документально это не зафиксировано, так как первые ботанические исследования были проведены только несколько веков спустя. Даже многие типичные таежные виды, определяющие облик прежде всего еловых лесов, иногда существенно увеличивают встречаемость и обилие в производных лиственных лесах по сравнению с коренными хвойными [Дегтева, 2004]. В то же время бесспорным остается тот факт, что и на вырубках, и в производных лесах абсолютно преобладают бореальные (зональные) виды, соответственно 63 % [Крышень, 2006] и 75–80 % [Дегтева, 2004].

Применяемый при изучении вырубok и производных лесов метод пробных площадей не может не привести к недоучету ряда видов, не присутствующих на пробных площадях. Наше внимание было сконцентрировано на изучении флоры в классическом смысле этого слова – как всей территориальной совокупности видов [Толмачев, 1974]. Исследования показали, что в составе тех КФ, в пределах которых рубки проводились недавно или продолжаются, та или иная степень отрицательного влияния

рубок отмечена для 45–47 % видов. Среди явных гемерофобов преобладает таежное крупнотравье из числа сциофитов и семисциофитов. Особенно много отрицательно реагирующих на вырубку видов среди папоротникообразных, орхидных, фиалковых. К гемерофильным отнесено 42–44 % видов, в том числе адвентивные виды – от 9 до 21 %, апофиты – от 5 до 13 % (остальные аборигенные виды приобрели незначительную выгоду). Среди апофитов много злаков, которые часто доминируют на вырубках, и водных и прибрежно-водных видов, расселяются по придорожным озерам и по канавам. На соотношение видов в группах и подгруппах влияет большое количество различных факторов: географическое положение, ландшафтные особенности территории КФ, удаленность от ближайшего населенного пункта и др. Индифферентных видов выявлено по 10–15 %, эта группа составлена преимущественно видами нелесных местообитаний – водоемов, болот.

Долговременная динамика видового состава изучена на примере КФ «Сельги» (центральная часть Средней Карелии). Первоначально состав КФ был выявлен финскими ботаниками в 1942 г. [Piirainen, 1994], в послевоенное время территория КФ была пройдена сплошными рубками. Нами повторное обследование территории было проведено более чем через 50 лет [Кравченко и др., 2004]. Всего в составе КФ зарегистрирован 421 вид сосудистых растений, при этом в 1942 г. – 344 вида, при повторном обследовании территории – 386 видов, общее для обоих сравниваемых временных срезов количество видов – 308. Из отмеченных в 1942 г. повторно не обнаружены 35 видов, и 79 видов отмечены впервые. Распределение видов по степени гемерофильности [Linkola, 1916] в разновременных флорах примерно совпадает: 43,6 и 44,6 % соответственно для подгруппы антропохоров; 25,9 и 24,1 % – для подгруппы апофитов; 24,7 и 25,6 % – для группы гемерадиафоров; 5,8 и 5,7 % – для группы гемерофобов. В количественном отношении каждая из групп увеличилась, но в разной степени. Высокая лабильность группы антропохоров вполне понятна, объяснима и прогнозируема, как и стабильность группы апофитов.

Общее в обоих временных срезах количество видов, изменивших встречаемость, – 207, причем у 138 из них встречаемость изменилась в сторону увеличения (в том числе 78 – зарегистрированы на изучаемой территории впервые), у 69 – уменьшилась (в том числе 35 видов не были обнаружены повторно). Резкое изменение встречаемости в сторону увеличения отмечено только для одного вида – быстро рас-

селяющегося североамериканского *Epilobium adenocaulon*.

Распределение видов, изменивших встречаемость по степени гемерофильности, демонстрирует наибольшую устойчивость видов группы гемерофобов. В ее составе преобладают лесные виды и не отмечено резкого изменения их встречаемости. Относительно небольшое изменение встречаемости претерпели виды подгруппы апофитов. Наибольшее изменение встречаемости, как по количеству видов, так и по диапазону изменений, отмечено в подгруппе адвентиков. Сравнение КФ в разные временные срезы показало, что состав КФ изменился незначительно (коэффициент Серенсена-Чекановского сходства разных временных срезов, $K_{sc} = 0,73$). Группа гемерофобных видов (среди которых значительную часть составляют лесные) отличается стабильностью в плане многолетней динамики флоры, причем сходство лесных видов максимально – $K_{sc} = 0,89$. Некоторые виды изменили частоту встречаемости, как в сторону увеличения, так и уменьшения. Только несколько типичных лесных видов-сциофитов (*Epipogium aphyllum*, *Actaea erythrocarpa*, *Viola riviniana*, *Stachys sylvatica*) не обнаружены повторно. Явно снизил встречаемость такой повсеместно охраняемый вид, как *Cypripedium calceolus*. Часть видов успела заселить производные леса.

В целом можно отметить, что аборигенный компонент в аспекте многолетней динамики бореальных флор показал большую консервативность состава, несмотря на существенное антропогенное влияние ($K_{sc} = 0,79$). Вырубка лесов и лесоосушительная мелиорация болот в послевоенные годы привели к локальному исчезновению или заметному снижению встречаемости только наиболее гемерофобных видов. Адвентивная фракция флор, наоборот, отличается высокой лабильностью. Значительная часть видов этой группы исчезла, в то же время за истекшие 50 лет во флору внедрилось большое количество новых видов ($K_{sc} = 0,46$). Так как эти виды связаны преимущественно с такими антропогенными местообитаниями, как сельхозугодья, дороги, влияние лесозаготовок на их расселение, вероятно, незначительно.

Исследования позволили выделить две группы индикаторных видов, по отсутствию или присутствию, а также по фитоценотической роли которых в сложении сообществ можно судить, с одной стороны, о степени сохранности экосистем и их природоохранной ценности, и с другой – о степени антропогенной нарушенности. В первой группе (высокая индикаторная роль) преобладают гемерофобные виды, преимуще-

ственно лесные. Вторую группу (средняя и невысокая индикаторная роль) составляют виды, встречающиеся в пройденных выборочными рубками или в производных фитоценозах разного возраста, в том числе в возрасте более 100 лет, сохранившиеся после рубки или появившиеся на тех или иных этапах сукцессии. В данной группе преобладают виды разной экологическо-ценотической приуроченности, встречающиеся на разных стадиях сукцессии, и в том или ином количестве сохраняющиеся после рубки, преимущественно в различного вида микрорефугиумах. Присутствуют также некоторые лесные виды, в некоторой степени увеличившие после рубок свою фитоценотическую роль (апофиты). Всего около 40 видов имеют индикаторное значение. Из них менее 5 % встречаются только на минеральных почвах, большинство – 80 % – только на переувлажненных, еще 15 % – на тех и других. Такое превосходство гигрофильных видов над сухолюбивыми объясняется целым рядом причин. Переувлажненные местообитания сами по себе более флористически насыщены, так как в пределах сообщества, помимо гигрофильных видов, на различных положительных формах микрорельефа встречаются и виды более ксерофильной экологии. В условиях пересеченного рельефа в различного рода депрессиях формируются наиболее богатые почвы, обеспечивающие произрастание видов с различной требовательностью к трофности (в том числе и нетребовательных). И, вероятно, самой важной причиной является то, что такие местообитания вплоть до начала 90-х гг. XX века часто не затрагивались рубками. Необходимо учитывать то, что некоторые виды, относимые к числу индикаторов коренных лесов, иногда являются в большей степени индикаторами «специфических» условий среды и потому редки в регионе. К таким «специфическим» участкам территории относятся, например, места дислокации подбуров, буроземов, дерново-карбонатных почв с сообществами травяно-зеленомошной и дубравно-широкотравной [по: Яковлев, Воронова, 1959] групп типов леса на фоне абсолютного преобладания подзолистых и торфяно-подзолисто-глеевых почв с монотонной равнинной тайгой.

Там, где отнесение лесного участка к числу условно коренных по составу и структуре древесного полога, отсутствию очевидных следов предшествующих рубок не вызывает сомнений, выделение видов-индикаторов не имеет смысла. Есть мнение, что вообще ни один вид сосудистых растений, встречающихся в Фенноскандии, не ограничен только очень старыми лесами [Essen et al., 1992]. Однако в регионах

с преобладанием производных лесов целесообразно их использование для выделения лесных участков, ценных с природоохранной точки зрения, перспективных для создания ООПТ или требующих ограничений в лесопользовании, корректировки способов и интенсивности рубок (в том числе проведения «рубков с сохранением биоразнообразия»).

Условно сплошные рубки, практиковавшиеся на протяжении многих десятилетий, привели к тому, что на обширных пространствах оставались нетронутыми лесные участки с незначительным запасом, низкой товарностью, переувлажненные, труднодоступные с точки зрения освоения и прочее. В результате сформировался «деконцентрированный» лесозексплуатационный фонд (недорубы), который занимает значительные площади – до 20–25 % площади вырубок [Марьин, 1957]. Несмотря на то, что начиная с 50–60-х гг. XX века предпочтение стало отдаваться наиболее экономически выгодным сплошным рубкам на обширных территориях, именно в эти годы происходило наиболее интенсивное накопление недорубов, продолжавшееся и в последующем [Кабанов, 1985]. Оставление любых недорубов считается крайне нежелательным с лесохозяйственной точки зрения. В то же время доказана их положительная роль в обсеменении концентрированных вырубок [Кищенко, 1954; Мелехов, 1966 и др.]. Недорубы играют очень важную роль с точки зрения сохранения биоразнообразия сосудистых растений [Кравченко, 1999]. Они являются также рефугиумами и для многих других групп уязвимых таежных организмов. Недорубы можно рассматривать как стихийно сформировавшуюся сеть неохраемых лесных микрорезерватов. Наряду с ООПТ, лесами различных категорий защитности они играют ведущую роль в сохранении многих редких и охраняемых видов растений и животных. Особенно велика роль переувлажненных местообитаний вдоль ручьев, которые характеризуются разнородностью микробиотопов, наличием большого количества фауной древесины и, в целом, повышенным уровнем биоразнообразия. Такие недорубы ленточной конфигурации могут достигать площади 30 и более гектаров и длины 4 и более км [Саковец, 1977] и являться экологическими коридорами на обширных пространствах, пройденных сплошными рубками.

Учитывая то, что основным природным фактором, влияющим на естественную динамику таежных экосистем, всегда были периодические пожары, состав видов таежной биоты лучше всего адаптирован именно к воздействию данного фактора. По своим последствиям

рубки леса близки к катастрофическим пожарам, но не так катастрофичны для сообществ, так как не происходит, в частности, уничтожения органогенного горизонта почвы. На водораздельных таежных территориях флора бедна и малооригинальна во многом благодаря неоднократным пожарам в прошлом [Толмачев, 1954; Камелин, 2004] и представлена преимущественно видами с обширными циркумполярным и евразийским типами ареала – в сумме около 70 %: [Мартыненко, 1996; Дегтева, 2004].

Все это позволяет утверждать, что большинство видов сосудистых растений таежной зоны достаточно устойчиво к различным антропогенным факторам, которые не связаны с коренной трансформацией ландшафтов (такой, например, как превращение лесных ландшафтов в сельскохозяйственные или урбанизированные).

Косвенным свидетельством устойчивости лесных видов к антропогенным нагрузкам могут служить также данные о нуждающихся в охране видах в некоторых регионах, входящих в таежный биом. Так, в Финляндии 37 % видов, внесенных в национальную Красную книгу, являются лесными [Suomen., 2001], а среди сосудистых растений – 17,1 %, в Швеции соответственно 51 и 16,3 %, причем из них только 8,5 % являются типично лесными, еще 7,7 % – лесоболотными и лесолуговыми [Rödlistade., 2005]. Близкая доля лесных видов от общего количества, требующих охраны, установлено и в Карелии – 24 % [Красная книга., 2007]. Тем не менее, в ряде регионов Фенноскандии не зафиксировано исчезновения из-за антропогенного воздействия ни одного лесного таежного вида растений [Kravchenko, 2003; Красная книга., 1995, 2007], что связывается именно с их обширными ареалами [Hämet-Ahti, 1983]. Это подтверждает тезис о том, что флора по сравнению с растительностью является значительно более устойчивой к воздействию антропогенных факторов [Толмачев, 1974].

Фауна (птицы и млекопитающие)

Видовое разнообразие птиц при проведении зонально-ландшафтного анализа может быть подразделено на два уровня – разнообразие локальных фаун и разнообразие сообществ птиц. При выделении локальных фаун основополагающим является ландшафтный подход [Сазонов, 2000, 2004а]. Поэтому видовое разнообразие локальных фаун сопрягается с делением территории ранга не ниже типа ландшафта или ландшафтно-орнитологического района, т. е. с территориальным объединением нескольких типов ландшафта. Ведущими факторами фор-

мирования видового разнообразия на уровне локальных фаун выступают генетический тип ландшафта и его широтное положение, а также общие особенности топографии суши – лесистость, заболоченность, озерность, аграрная освоенность, развитие и характер сети населенных пунктов и т. п. [Равкин, 1973, 1978, 1984; Равкин и др., 2004; Сазонов, 2004а, б]. Видовое разнообразие на уровне сообществ птиц (синонимы – население птиц, орнитоценоз) чаще сопрягается с делением территории ранга тип местности, реже – тип урочища или биогеоценоза. Главное значение в формировании сообществ птиц приобретают уже биотические факторы среды.

По итогам проведенных ландшафтно-орнитологических исследований может быть обоснована следующая иерархия ведущих факторов географической и ландшафтной изменчивости фауны и населения птиц таежных территорий [Сазонов, 2004а]: генетический тип ландшафта и его положение в системе зональных и подзональных координат, общая продуктивность местообитаний и структурная неоднородность (мозаичность) ландшафта, ярусность древостоев, степень заболоченности территории и развитие гидрографической сети, уровень антропогенной трансформации и особенности пожарного режима.

Генетический тип ландшафта и его широтное положение. От генетического типа ландшафта и его положения в системе зональных и подзональных координат зависят основные параметры макро- и мезоклимата, характер преобладающих растительных формаций и уровень биологической продуктивности экосистем данного района. Это определяет соответствующие изменения состава локальных фаун и суммарной плотности населения птиц. В качестве главных зональных и подзональных рубежей на территории Восточной Фенноскандии и севера Русской равнины, имеющих в равной степени орнитогеографическое и геоэкологическое значение, выступают биоклиматические линии с суммами активных температур выше 10 °С за вегетационный период:

- 1600 °С генерализованная южная орнитогеографическая граница тайги;
- 1400 °С граница между освоенной и неосвоенной частями тайги;
- 1200 °С граница переходного и северного зоогеографического регионов;
- 1000 °С граница низкогорной тайги;
- 70 °С северная орнитогеографическая граница тайги.

Важную роль играют региональные различия между местностями Прибеломорья и

материковыми районами, в этой связи обособляется приморский подрегион. В каждом из зоогеографических регионов и ландшафтно-орнитологических районов на уровне типа ландшафта или его сочетаний формируются специфические наборы локальных фаун и складываются свои зональные соотношения основных фауногенетических групп в составе фауны и населения птиц.

Продуктивность, структура местообитаний и ярусность древостоев. Видовое разнообразие сообществ птиц больше зависит от общей продуктивности местообитаний (включая нелесные станции), от структурной неоднородности ландшафта. Это исходная степень его мозаичности или разнообразия типов лесных местностей, сочетаний типов урочищ, выраженности господства фоновых и присутствия редких типов местообитаний.

С продуктивностью лесов напрямую связаны показатели суммарной плотности населения птиц и участие основных филоценогенетических групп орнитофауны. В историческом плане в составе лесной фауны Палеарктики обособляются два крупных филоценогенетических комплекса: 1) виды гипоарктического пояса лесов или осветленных и редкостойных формаций тайги с пониженной эдафической ролью древостоев и 2) виды бореального пояса лесов нормальных и повышенных полнот с высокой степенью «выполненности» кронового и подкронового пространства [Сазонов, 2004а]. В ценотическом аспекте выделяется также группа видов неморальных ценозов, населяющих богатые производные леса с усложненной ярусной структурой, плодородными почвами и большой примесью лиственных, включая широколиственные породы.

Связи плотности населения птиц с продуктивностью древостоев наиболее отчетливо отражают индикаторные группы – бореальные лесные виды и птицы неморальных ценозов. Показатели видового разнообразия и численности бореальных и в особенности неморальных видов зависят, помимо продуктивности, от сложности ярусного строения фитоценоза. Это «выполненность» кронового и подкронового пространства, развитость подроста, подлеска и травяно-кустарничкового покрова, наличие плодородных почв и выходов грунтовых вод. Виды гипоарктической лесной группы, предпочитающие таежные местообитания с пониженной эдафической ролью древостоев, в целом негативно реагируют на повышение продуктивности древостоев. В переходном и северном зоогеографическом регионах их участие возрастает до 30–40 и 50–60 % всего населения,

что коррелирует с широким распространением в северотаежной подзоне редкостойных и осветленных формаций тайги.

Степень заболоченности территории и развитие гидрографической сети. Высокая степень заболоченности территории и наличие крупных открытых болот, фрагментирующих лесные массивы, формируют особый микроклимат и облик ценозов ландшафта. Он заключается во взаимопроникновении и увеличении зон контакта лесных и болотных биотопов. От дренированности территории зависит развитие проточных и застойных типов экосистем, соотношение различных типов болот и заболоченных лесов. Указанные факторы влияют на птиц как опосредованно (через продуктивность древостоев), так и напрямую, через предоставление специфических станций для гидрофильных и болотных птиц. В распределении последних важную роль имеет принадлежность водных и болотных экосистем к олиго-, мезо- или эвтрофному типу, что в свою очередь определяется параметрами общей биологической продуктивности ландшафта.

В условиях монотонной плакорной тайги наличие болот и заболоченных лесов становится фактором, способствующим повышению видового разнообразия орнитофауны. Важное значение в биотопическом размещении птиц приобретают сосняки кустарничково-сфагновые и чернично-сфагновые, но в особенности – ельники логовые, сосняки травяно-сфагновые, березняки болотно-травяные, черноольшаники с проточным увлажнением. В сильно освоенных человеком регионах южной и средней тайги крупные естественные болотные массивы выполняют роль локальных и региональных убежищ (рефугиумов) для целого ряда редких и уязвимых видов птиц. Это болотные, водные и лесные виды, включая редких дневных хищников, сов и дятлов [Николаев, 2000].

Уровень антропогенной трансформации экосистем. Воздействие ведущих в таежной зоне антропогенных факторов – сплошных рубок и аграрного освоения – во многом сходно по своим последствиям для лесных экосистем и орнитофауны. Различия касаются длительности воздействия. Возможен единовременный эффект в случае рубок лесов (прекращение эксплуатации лесных массивов на оборот рубки древостоев). Перманентное влияние происходит в случае аграрного освоения (длительное в течение веков возделывание постоянной пашни, периодическое возобновление подсеки с оборотом в 30–40 лет в эпоху патриархального сельского хозяйства). С рубками тесно связано размещение комплекса видов птиц-экс-

плерентов (термин Л. Г. Раменского). К ним отнесены три ценотические группы – пионерные виды, птицы ранних стадий сукцессий лесных экосистем (обитатели лиственно-хвойных молодняков) и экологически пластичные виды, заселяющие вырубki со стадии сомкнутых молодняков [Сазонов, 1999; Волков и др., 2002].

Доля эксплерентных видов в составе населения птиц заметно возрастает в ландшафтах с максимальной сменой пород и образованием обширных массивов лиственных и лиственно-хвойных молодняков. Для ведения подсечного хозяйства выбирались фитоценозы самой высокой продуктивности, здесь эффект роста плотности птиц-эксплерентов был наибольшим.

Среди аборигенной таежной фауны насчитывается более 40 видов птиц, резко негативно реагирующих на сплошные рубки лесов и исчезающих в районах интенсивных лесозаготовок. Это виды, типичные для коренных хвойных древостоев и принадлежащие к группе птиц-индикаторов первобытной тайги, а также виды-кронники спелых хвойных лесов и виды высокоствольных лесных массивов. Наряду с настоящими дендрофильными птицами в данный перечень входят крупные дневные хищные птицы, совы и утки-дуплогнезники [Сазонов, 1999, 2004а, б; Сёренсен, 2004]. Целый ряд птиц из данного списка узкоспециализированных видов являются первоочередными кандидатами для занесения в новые издания Красной книги регионов Северо-Запада России: седой дятел, трехпалый дятел, кукушка, сероголовая гаичка, малая мухоловка, синехвостка, шур.

Особенности пожарного режима. В процессах формирования фауны и населения птиц на месте сплошных концентрированных рубок и на гарях, возникающих после крупных пожаров, имеется своя отчетливо выраженная специфика [Ahlén, 1975]. Последствия умеренных низовых пожаров в сомкнутых лесах благоприятны для птиц гипоарктической лесной группы и некоторых эксплерентных видов. Вековые циклы пожарных режимов в коренных лесах в ситуациях, приводящих к накоплению запасов отмершей и сухостойной древесины, способствуют поддержанию численности ряда древолазов и лесных дуплогнезников – трехпалый дятел, обыкновенная пищуха, мухоловка-пеструшка, пухляк, хохлатая синица и другие. В целом роль пирогенного фактора в распределении видов лесной орнитофауны изучена еще очень слабо [Ahlén, 1975; Козленко, 1987; Кулешова, 1992].

Анализу воздействия на орнитофауну ведущих антропогенных факторов – сплошные рубки, аграрное освоение и урбанизация, с

учетом зонально-ландшафтной дифференциации таежного северо-запада России, посвящен целый ряд наших публикаций [Волков и др., 1990, 1993, 2002; Сазонов, 1997, 1999, 2000, 2003а, б, 2004а, б]. Наибольшие изменения в составе орнитофауны и, в частности, максимальные масштабы «оюжения» авифауны за последние 50 лет наблюдаются в пределах освоенной части тайги, т. е. в наиболее благоприятных по почвенно-климатическим условиям районах среднетаежной подзоны (17–22 % видов-южан с позитивными трендами изменений встречаемости и обилия). В северном зоогеографическом регионе, расположенном выше 64°30' с.ш., виды южного комплекса перестают занимать сколько-нибудь заметное место в биоценозах. Это происходит вследствие суровости климата и малой пригодности преобладающих эдафических условий, а также в силу общих особенностей их ареалогии (11–12 % видов-южан от общего числа гнездящихся, с позитивными трендами изменений). Районы переходного зоогеографического региона и некоторые среднетаежные территории полуостровного типа, находящиеся вне освоенной части карельской тайги (Внутренняя Карелия, Северное Водлозерье) занимают в этом отношении промежуточное положение [Сазонов, 2004а, б]. В ряде местностей средней Карелии, характеризующихся плодородными почвами и древостоями повышенной продуктивности (Сегозерский сельгосовый район), виды-новопоселенцы южного происхождения могут иметь сравнительно высокую долю участия в составе локальных фаун и в структуре орнитоценозов.

Охотничьи животные. Установлены довольно четкие, статистически достоверные различия между группами и даже отдельными типами ландшафта по подавляющему большинству ключевых показателей, характеризующих структуру местообитаний таежных животных. Кроме того, из 6 переменных, характеризующих размещение и плотность населения некоторых фоновых видов охотничьих животных по четырем показателям (показатель учета лося и глухаря, индекс следовой активности лося и зайца-беляка) все 14 сравниваемых типов ландшафта статистически достоверно различаются. Это дало основание оптимистически рассматривать перспективы использования ландшафтного районирования в зоологических исследованиях [Курхинен, Шелехов, 1989; Курхинен и др., 1989; Волков и др., 1990, 1993 и др.].

Был проведен анализ различных вариантов территорий с высокой (восточная часть Финляндии) и относительно низкой нарушенностью лесных экосистем (западная часть Карелии).

Выявлено несколько «критических уровней» сокращения представленности хвойных лесов в возрасте более 100 лет (*далее высоковозрастных*). Эти косвенные, но четкие показатели нарушенности экосистем, переход через которые изменяет характер динамики индекса видового богатства охотничьих животных [Курхинен и др., 2006]. Например, сокращение представленности высоковозрастных лесов до уровня $< 25\%$ от общей площади сначала вызывает некоторое увеличение, а затем ($< 10\text{--}15\%$) прогрессирующее сокращение видового разнообразия охотничьих животных. По-видимому, за этим следует деградация фаунистических комплексов. Характер изменений видового разнообразия охотничьих животных происходит в полном соответствии с «гипотезой промежуточного нарушения», которая была сформулирована для морских экосистем, совершенно других групп видов живых организмов и в иных географических зонах [Connell, 1978 и др.]. Эта классическая гипотеза в общей экологии, фактически уже ставшая теорией, получила неожиданное подтверждение на полученном нами материале по видовому разнообразию животных экосистем таежной зоны России.

Нами была выдвинута рабочая гипотеза, согласно которой последствия антропогенной трансформации лесного покрова для позвоночных животных (в том числе и для их видового разнообразия) должны наиболее отчетливо проявляться только при исследованиях (расчетах) в пределах территорий, имеющих те или иные естественные границы. Это может быть участок биома тайги, таежной подзоны, а также лесорастительный район или природно-территориальные комплексы более низкого ранга (например, ландшафты). При этом возможность интерпретации результатов и предсказуемость причинно-следственных связей должна быть значительно выше, чем при анализе ситуации в пределах хозяйственных или административных территориальных образований, даже на фоне сокращения объема наблюдений (выборок). И напротив, расчеты даже при крупных выборках в пределах административных районов, объединяющих несколько участков разных ландшафтов, ведет к ослаблению возможности получения корректных результатов.

В ходе исследований последних лет эта гипотеза оказалась фактически уже подтверждена для отдельных фоновых видов охотничьих животных, например, глухаря [Kurhinen et al., 2006, 2007a, b]. Так, проявление статистически достоверных корреляционных связей и результативных статистических моделей, ха-

рактеризующих территориальное распределение глухаря в трансформированном рубками ландшафте, зафиксировано только при анализе данных в пределах границ лесорастительных районов. Предварительно они были выделены на ландшафтной основе.

Мелкие млекопитающие. К настоящему времени наиболее «удобными» для изучения ландшафтной специфики динамики разнообразия видов и видовых группировок оказались мелкие млекопитающие (землеройки и мышевидные грызуны). Возможность подобного анализа на участках, сравнимых по площади с биогеоценозами, позволило связать изменения этой фауны с сукцессионными рядами растительности. Выявлен довольно широкий спектр вариантов изменений структуры биоценологических группировок млекопитающих после рубки лесов разных типов – от полной смены доминирующих видов до полного отсутствия такой смены лишь при незначительных изменениях соотношения видов [Курхинен и др., 2006].

В рамках этого широкого спектра можно выделить три главных варианта сукцессий мелких млекопитающих на вырубках, в основном группировок мышевидных грызунов. Факт доминирования на вырубках того или иного из трех фоновых видов полевок (темная, полевка-экономка, рыжая полевка) зависит от комплекса параметров. Они характеризуют как естественную структуру ландшафта (рельеф, соотношение и территориальную компоновку типов леса и земель и др.), так и особенности его хозяйственного освоения (способы рубок, степень очистки лесосек и др.).

Итак, может происходить полная смена видов-доминантов полевок, например, рыжая (спелые сосняки) – темная полевка или полевка-экономка (вырубки). В последующие 10–15 лет позиции рыжей полевки постепенно восстанавливаются. Доминирование того или иного представителя рода *Microtus* связано не только со спецификой экологических условий данной вырубки, но и с особенностями источников иммиграции (суходольные или пойменные леса, пойменные ивняки или обрабатываемые поля и т. д.). Этот вариант наблюдается чаще при рубке высокопроизводительных сосняков средней и южной тайги Восточной Финляндии (сосняки и сосново-еловые черничные и чернично-травяные леса) с последующим формированием злаковых вырубок с мощным травянистым ярусом. Довольно часто он встречается в Скандинавии [Myllymäki, 1977; Henttonen et al., 1977; Larsson, 1977 et al.], несколько реже к востоку от Карелии – Республике Коми [Турьева, 1956] и Вятской области [Ельшин, Каратаев, 1988 и др.].

Такой вариант смены видов наиболее вероятен в ландшафтах, занимающих примерно 1/5 территории Карелии.

Полное отсутствие смены видов возможно приблизительно на 1/3 территории региона и наблюдается чаще в северной и средней тайге при рубке низкопродуктивных сосняков, а также сосняков зеленомошных, если она сопровождается формированием кустарничково-зеленомошных вырубок и их пирогенных вариантов. Этот вариант зафиксирован также в ряде пунктов к востоку от Карелии.

Промежуточный вариант характеризуется сохранением основных доминантов, но изменением соотношения на вырубках второстепенных видов (например, ростом представленности серых полевков). Характерен для вырубок ельников и сосняков зеленомошных при формировании кустарничково-зеленомошных вырубок и их пирогенных вариантов. Зафиксирован примерно на 1/10 территории региона, а вне его распространен довольно широко, особенно при рубке хвойных лесов таежной зоны Русской равнины.

Смены видов землероек в большинстве случаев не происходит (доминирует обыкновенная бурозубка), хотя соотношение видов на вырубках смещается в сторону увеличения представленности в уловах малой бурозубки. Но в отдельных, довольно редких случаях, фиксируется смена видов землероек-бурозубок: обыкновенная бурозубка – малая бурозубка (заболоченный сосняк – вырубка); средняя бурозубка – малая бурозубка (сосняк брусничного – вырубка).

В целом наиболее сильное влияние на территориальную изменчивость индекса видового богатства охотничьих животных оказывает «комплексный» показатель «нечтвенности» (представленность высоковозрастных хвойных лесов, неосушенных болот, редин и др. в сумме). Различия по этому показателю между Восточной Финляндией и Карелией достигают двукратных величин, а корреляция с индексом видового богатства охотничьих животных свыше +0,41 (в западной части региона, с дефицитом нечтвенных территорий – до +0,84). Это указывает на явную значимость и «нечтвенных» показателей структуры ландшафта.

Заклучение

Представленные обобщения являются попыткой подвести основные итоги большого периода авторских исследований динамики разнообразия видов и сообществ в таежных ландшафтах европейской части России, в том числе с привлечением фонда литературных данных.

Следует подчеркнуть, что сделанные выводы не носят окончательный характер и даже содержат гипотетические элементы. Это связано с тем, что исследование закономерностей динамики разнообразия видов и сообществ под воздействием различных факторов является достаточно сложной в плане практического исполнения. Другими словами, на подавляющей части изучаемой территории последние сколько-нибудь значительные по площади фрагменты первобытной тайги вырублены уже много десятилетий назад, поэтому для сравнительной оценки нет исходного объекта (по принципу «что было и что стало»). С другой стороны, производные сообщества формируются, как правило, под влиянием сразу нескольких различных по масштабам и времени антропогенных факторов. В итоге они производят разнообразное по последствиям кумулятивное воздействие.

На наш взгляд, в методологическом плане ландшафтный подход закладывает постоянную системную основу для исследований и мониторинга разнообразия таежной биоты, в том числе с использованием в качестве эталонов ООПТ. Аксиомой является то, что именно ландшафтные особенности территории определяют структуру биоты (рельеф и его генезис, состав горных пород, состав и мощность четвертичных отложений, степень и характер заболоченности, особенности гидрографической сети, состав почвенного покрова и многие другие факторы). Каждый в отдельности ландшафтообразующий фактор обычно оказывает ограниченное влияние на формирование разнообразия сообществ и видов, однако в совокупности они производят «системообразующий» эффект. Без ландшафтной основы исследования биоразнообразия являются в определенной мере хаотическими и малоэффективными. Можно применять индивидуальный или типологический принципы к выделению ландшафтных единиц, при классификации использовать различные ландшафтообразующие признаки, расходиться в терминологии и т. д., но по сути безальтернативность подхода останется незыблемой. Его очень важным преимуществом является также возможность экстраполяции данных, полученных на заранее определенной и репрезентативной сети объектов на любые территории, исходя из их ландшафтной структуры.

Работы проводились в рамках Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Биологическое разнообразие», Подпрограммы «Разнообразие и мониторинг лесных экосистем России» – проекта «Методы иденти-

фикации лесов на разных стадиях вторичных сукцессий и закономерности антропогенной трансформации флоры и фауны в условиях различных типов географического ландшафта северо-запада таежной зоны России» (рук. А. Н. Громцев).

Литература

Белик В. П. Фауногенетическая структура авифауны Палеарктики // Зоол. журн. 2006. Т. 85, № 3. С. 298–316.

Березуцкий М. А. Антропогенная трансформация флоры // Ботан. журн. 1999. Т. 84, № 6. С. 8–19.

Березуцкий М. А., Панин А. В. Флора городов: структура и тенденции антропогенной динамики // Ботан. журн. 2007. Т. 92, № 10. С. 1481–1489.

Брунов В. В. О некоторых фаунистических группах птиц тайги Евразии // Современные проблемы зоогеографии. М.: Наука, 1980. С. 217–254.

Бурда Р. И. Антропогенная трансформация флоры. Киев: Наукова думка, 1991. 168 с.

Волков А. Д., Белоногова Т. В., Курхинен Ю. П. и др. Фактор биоразнообразия и комплексная продуктивность лесных экосистем северо-запада таежной зоны европейской части России. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2002. 223 с.

Волков А. Д., Громцев А. Н., Еруков Г. В. и др. Экосистемы ландшафтов запада средней тайги (структура, динамика). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1990. 284 с.

Волков А. Д., Громцев А. Н., Еруков Г. В. и др. Экосистемы ландшафтов запада северной тайги (структура, динамика). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1993. 194 с.

Гнатюк Е. П., Крышень А. М. Методы исследования ценофлор (на примере растительных сообществ вырубок Карелии). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2005. 68 с.

Городков К. Б. Трехмерная климатическая модель потенциального ареала и некоторые ее свойства. II // Энтомол. обозр. 1986. Т. 65, № 3. С. 81–95.

Горчаковский П. Л. Тенденции антропогенных изменений растительного покрова Земли // Ботан. журн. 1979. Т. 64, № 12. С. 1697–1713.

Горчаковский П. Л., Коробейникова В. П. Синантропизация растительности в верхних поясах Уральских гор // Экология. 1997. № 5. С. 323–329.

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

Громцев А. Н. Наиболее уязвимые леса Карелии: характеристика, картирование, меры по сохранению. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2001а. 62 с.

Громцев А. Н. Сравнительный анализ таежного ландшафта на разных стадиях антропогенной трансформации (на примере карельской части Национального парка «Водлозерский» и сопредельной территории) // Национальный парк «Водлозерский»: природное разнообразие и культурное наследие. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2001б. С. 102–110.

Громцев А. Н. Современное состояние и проблемы сохранения коренных лесов на западе таежной зоны России // Лесоведение. 2002. № 2. С. 3–7.

Громцев А. Н. Оценка разнообразия лесных сообществ // Разнообразие биоты Карелии: условия формирования, сообщества, виды / Ред. А. Н. Громцев, С. П. Китаев, В. И. Крутов, О. Л. Кузнецов, Т. Линдхольм, Е. Б. Яковлев. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2003. С. 49–54.

Громцев А. Н. Ландшафтный подход при исследованиях структурного разнообразия таежных лесов. М.: ЦЭПЛ, 2007. С. 130–158.

Громцев А. Н. Основы ландшафтной экологии европейских таежных лесов России. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2008. 238 с.

Дегтева С. В. Флористические комплексы лиственных лесов подзон южной и средней тайги Республики Коми // Развитие сравнительной флористики в России: вклад школы А. И. Толмачева / Материалы VI рабочего совещ. по сравнительной флористике (Сыктывкар, 2003). Сыктывкар: КомиНЦ УрО РАН, 2004. С. 78–84.

Ельшин С. В., Каратаев А. Б. Сукцессии лесных млекопитающих на вырубках южной тайги // V съезд ВГО. 1988. С. 275–276.

Жигунов А. В., Семакова Т. А., Шабунин Д. А. Массовое усыхание лесов на Северо-Западе России // Лесобиологические исследования на Северо-Западе таежной зоны России: итоги и перспективы. Матер. науч. конф., посвященной 50-летию Института леса Карельского научного центра РАН (3–5 октября 2007 года). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. С. 42–52.

Зимин В. Б. Экология воробьиных птиц Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1986. 184 с.

Инвентаризация и изучение биологического разнообразия в приграничных с Финляндией районах Республики Карелия / Ред. В. И. Крутов, А. Н. Громцев. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1998. 167 с.

Инвентаризация и изучение биологического разнообразия на Карельском побережье Белого моря / Ред. А. Н. Громцев, В. И. Крутов. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1999. 140 с.

Инвентаризация и изучение биологического разнообразия на территории Заонежского полуострова и Северного Приладожья / Ред. А. Н. Громцев, В. И. Крутов. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2000. 346 с.

Инвентаризация и изучение биологического разнообразия на территории центральной Карелии / Ред. А. Н. Громцев, В. И. Крутов. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2001. 216 с.

Исаченко А. Г. Ландшафты СССР. Л.: ЛГУ, 1985. 320 с.

Исаченко Г. А., Пенин Р. Л. Динамика ландшафта за 40 лет: эколого-флористический анализ // Длительные изменения и современное состояние ландшафтов Приладожья. СПб.: Санкт-Петербургский ун-т, 1995. С. 36–48.

Кабанов В. В. О состоянии лесных ресурсов и перспективах лесопользования в Карельской АССР // Комплексное использование и воспроизводство лесных ресурсов Карельской АССР. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1985. С. 132–140.

Камелин Р. В. Флора // БСЭ. Россия. М.: Изд-во «Энциклопедия», 2004. С. 84–88.

Кищенко Т. И. Обсеменители сплошных концентрированных вырубок в ельниках // Лесное хозяйство. 1954. № 8. С. 38–42.

Козленко А. Б. Смены населения птиц в ходе пиогенной сукцессии в Енисейской тайге: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1987. 23 с.

Кравченко А. В. Влияние сплошнолесосечных рубок на некоторые локальные флоры Беломорско-Балтийского водораздела // Экология таежных лесов: Тез. докл. междунар. конф., 14–18 сентября 1998 г., Сыктывкар. Сыктывкар, 1998. С. 185–186.

Кравченко А. В. Роль недорубов в сохранении биоразнообразия таежных регионов преимущественно лесопромышленного освоения // Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Фенноскандии: Тез. докл. междунар. конф. и выездной сессии отделения общей биологии РАН, г. Петрозаводск, 6–10 сентября 1999 г. Петрозаводск, 1999. С. 190–191.

Кравченко А. В., Гнатюк Е. П., Крышень А. М. Антропогенная трансформация флоры в районах интенсивного лесопользования // Антропогенная трансформация таежных экосистем Европы: экологические, ресурсные и хозяйственные аспекты: Матер. междунар. научно-практич. конф., Петрозаводск, 23–25 ноября 2004 г. Петрозаводск, 2004. С. 82–93.

Кравченко А. В., Кузнецов О. Л. Об инвазии сосудистых растений в Карелии // Экологические проблемы северных регионов и пути их решения: Матер. междунар. конф., Апатиты, 31 августа – 3 сентября 2004 г. Апатиты, 2004. Ч. 2. С. 64–66.

Красная книга Карелии. Петрозаводск: Карелия, 1995. 286 с.

Красная книга Республики Карелия. Петрозаводск: Карелия, 2007. 368 с.

Крышень А. М. Структура и динамика растительного сообщества вейниковой вырубки в Южной Карелии. 1. Видовой состав // Ботан. журн. 2003. Т. 88, № 4. С. 48–62.

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

Куваев В. В., Шеглунова М. Л., Константинов Л. К. Флора окрестностей Знаменского. Опыт долговременного мониторинга и сохранения урбанизируемой флоры Подмосковья. М.: Наука, 1992. 358 с.

Кузьмин И. Ф., Хахин Г. В., Челинцев Н. Г. Авиация в охотничьем хозяйстве. М.: Наука, 1984. 128 с.

Кузьмина Д. А. Анализ динамики вспышек массового размножения насекомых-вредителей леса на Се-

веро-Западе России и оценка их хозяйственной значимости: Автореф. дис. ... к. с.-х. н. СПб., 2006. 20 с.

Кулешова Л. В. Многолетние изменения сообщества птиц в ходе послепожарной сукцессии на территории Окского заповедника // Орнитологические исследования в заповедниках. М.: Наука, 1992. С. 200–216.

Курхинен Ю. П., Данилов П. И., Ивантер Э. В. Млекопитающие Восточной Фенноскандии в условиях антропогенной трансформации таежных ландшафтов. М.: Наука, 2006. 208 с.

Курхинен Ю. П., Сазонов С. В., Шелехов А. М. К методике авиаучета тетеревиных птиц в таежной зоне // Всесоюз. совещ. по проблеме кадастра и учета животного мира. Уфа, 1989. С. 129–130.

Курхинен Ю. П., Шелехов А. М. Использование ландшафтной карты при разработке кадастра охотничьих угодий таежной зоны // Всесоюз. совещ. по проблеме кадастра и учета животного мира: Тез. докл. Уфа, 1989. С. 391–392.

Кучерук В. В., Тупикова Н. В., Евсеева В. С., Заклинская В. А. Опыт критического анализа методики количественного учета грызунов и насекомых при помощи ловушко-линий // Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. М., 1963. С. 52–62.

Литинский П. Ю. Трехмерное моделирование структуры и динамики таежных ландшафтов. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 130 с.

Мартыненко В. А. Флора северной и средней подзоны тайги европейского Северо-Востока: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург, 1996. 31 с.

Марьин Е. М. Лесохозяйственное значение недорубов, оставляемых при сплошных концентрированных рубках в условиях Карелии // Тр. КФАН СССР. Петрозаводск, 1957. Вып. 7. С. 26–45.

Мелехов И. С. Рубки главного пользования. 2 изд. М.: Гослесбумиздат, 1966. 375 с.

Морозова Р. М. Влияние концентрированных рубок еловых лесов на свойства почв // Антропогенная трансформация таежных экосистем Европы: экологические, ресурсные и хозяйственные аспекты: Матер. междунар. научно-практич. конф., Петрозаводск, 23–25 ноября 2004 г. Петрозаводск, 2004. С. 182–184.

Николаев В. И. Болота Верхневолжья. Птицы. М.: Изд-во Рус. университет, 2000. 208 с.

Ниценко А. А. Изменение естественной растительности Ленинградской области под воздействием человека. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1961. 52 с.

Новиков Б. В., Ермолаев В. Т., Овчаров А. А., Уколов С. А. Опыт оценки численности глухаря в Карельской АССР // Вопросы охотничьей орнитологии. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1986. С. 128–131.

Парфенов В. И., Ким Г. А., Рыковский Г. Ф. Антропогенные изменения флоры и растительности Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1985. 294 с.

Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Изд. «Мир», 1981. 400 с.

Приклонский С. Г. Зимний маршрутный учет охотничьих животных // Методы учета охотничьих животных в лесной зоне: Тр. Окского гос. заповедника. М., 1973. Вып. 9. С. 35–62.

Равкин Ю. С. Птицы Северо-Восточного Алтая. Новосибирск: Наука, 1973. 375 с.

Равкин Ю. С. Птицы лесной зоны Приобья. Новосибирск: Наука, 1978. 288 с.

Равкин Ю. С. Пространственная организация населения птиц лесной зоны (Западная и Средняя Сибирь). Новосибирск: Наука, 1984. 264 с.

Равкин Е. С., Равкин Ю. С., Вартапетов Л. Г. и др. Влияние антропогенных преобразований тайги Восточно-Европейской и Западно-Сибирской равнин на население птиц // Антропогенная трансформация таежных экосистем Европы: экологические, ресурсные и хозяйственные аспекты: Матер. междунар. научно-практич. конф. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2004. С. 105–109.

Разнообразие биоты Карелии: условия формирования, сообщества, виды / Ред. А. Н. Громцев, С. П. Китаев, В. И. Крутов, О. Л. Кузнецов, Т. Линдхольм, Е. Б. Яковлев. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2003. 262 с.

Риклефс Р. Основы общей экологии. М.: Изд. «Мир», 1979.

Сазонов С. В. Орнитофауна заповедников и национальных парков северной тайги Восточной Финляндии и ее зоогеографический анализ. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1997. 116 с.

Сазонов С. В. Использование ценотической классификации птиц для сравнительного анализа орнитофауны коренных и трансформированных ельников южной Карелии // Коренные леса таежной зоны Европы: современное состояние и проблемы сохранения (матер. междунар. научно-практ. конф.). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1999. С. 104–107.

Сазонов С. В. Характеристика локальных фаун птиц Заонежья // Инвентаризация и изучение биол. разнообразия на территории Заонежского полуострова и Северного Приладожья. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2000. С. 149–156.

Сазонов С. В. Локальные фауны птиц // Разнообразие биоты Карелии: условия формирования, сообщества, виды. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2003а. С. 150–159.

Сазонов С. В. Современные тенденции динамики орнитофауны на урбанизированных территориях в Карелии // Тр. Карельского научного центра РАН. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2003б. Вып. 4. С. 187–200.

Сазонов С. В. Орнитофауна тайги Восточной Финляндии: исторические и зонально-ландшафтные факторы формирования. М.: Наука, 2004а. 391 с.

Сазонов С. В. Тенденции антропогенной динамики орнитофауны в таежных ландшафтах Северо-

Запада России // Антропогенная трансформация таежных экосистем Европы: экологические, ресурсные и хозяйственные аспекты. Матер. междунар. научно-практич. конф. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2004б. С. 109–113.

Саковец В. И. Лесохозяйственная характеристика разрозненного лесозаготовительного фонда лесов южной Карелии // Биологическая и хозяйственная продуктивность лесных фитоценозов Карелии. Петрозаводск: Кар. филиал АН СССР, 1977. С. 136–140.

Сёренсен О. Я. Антропогенное воздействие на сообщество птиц в таежных экосистемах, в особенности со стороны лесного хозяйства // Антропогенная трансформация таежных экосистем Европы: экологические, ресурсные и хозяйственные аспекты. Матер. междунар. научно-практич. конф. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2004. С. 113–131.

Толмачев А. И. К истории возникновения и развития темной тайги. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 156 с.

Толмачев А. И. Введение в географию растений. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1974. 244 с.

Турьева В. В. Фауна мышевидных грызунов различных типов леса и ее изменение под влиянием рубок // Тр. Коми филиала АН СССР. Сыктывкар, 1956. Вып. 4. С. 112–115.

Юрцев Б. А. Некоторые тенденции развития метода конкретных флор // Ботан. журн. 1975. Т. 60, № 1. С. 69–83.

Яковлев Ф. С., Воронова В. С. Типы лесов Карелии и их природное районирование. Петрозаводск: Гос. изд-во Карельской АССР, 1959. 190 с.

Ярошенко А. Ю., Морозов А. С., Агафонова А. А. и др. Леса заповедника Басеги: естественная структурно-динамическая организация и ее изменение в результате рубок последнего столетия. М.: Диалог-МГУ, 1998. 52 с.

Ahlén J. Forestry and the bird fauna in Sweden // Ornis Fennica. 1975. Vol. 52, N 2. P. 39–44.

Connell J. H. Diversity in tropical rain forests and coral reefs // Science. 1978. Vol. 199. P. 1302–1310.

Essen P. A., Ehnström B., Ericson L., Sjöberg K. Boreal forests – the focal habitats of Fennoscandia // Ecological principles of nature conservation. London; New-York, 1992. P. 252–325.

Gromtsev A. N. Retrospective analysis of natural fire regimes in landscapes of eastern Fennoscandia and problems of their anthropogenic transformation // Fire in ecosystems of boreal Eurasia. Dordrecht-Boston-London, Kluwer Academic Publishers, Forestry Sciences. 1996. Vol. 48. P. 45–54.

Gromtsev A. N. Natural disturbance dynamics in the boreal forests of European Russia: a review // Silva fennica. 2002. Vol. 36, N 1. P. 41–55.

Hämet-Ahti L. Changes of the northern boreal vegetation and flora in Finland after the Second World War // Vegetatio. 1984. Vol. 12, N 2–3. P. 359–361.

Hämet-Ahti L. Human impact on closed boreal forests (taiga) // Men's impact on vegetation. Hague; Boston; London, 1983. P. 201–211.

Henttonen H., Kaikusalo A., Tast J., Viitala J. Interspecific competition between small rodents in subarctic and boreal ecosystems // *Oikos*. 1977. Vol. 29. P. 581–590.

Kravchenko A. V. Vanishing of vascular plants in Karelia: myths and reality // Biodiversity and conservation of boreal nature: Proc. of the 10 years anniversary symposium of the Nature Reserve Friendship / The Finnish Environment. Vantaa, 2003. Vol. 485. P. 150–154.

Kurhinen J., Danilov P., Gromtsev A. et al. Patterns of black grouse distribution in NW Russia at the turn of the Millennium // 4-th International Black Grouse Conference. 16–21st Sept. 2007, University of Natural Resources and Applied Life Sciences, Vienna, Austria. 2007a. P. 12.

Kurhinen J., Lindén H., Danilov P., Helle P. Impact of forestry on forest grouse species in East Fennoscandia // Proceeding of International Conference «Anthropogenic Dynamics of Natural Conditions», Perm University, 16–20 October 2006. Perm, 2006. P. 60–71.

Kurhinen, J., Lindén H., Danilov, P., Helle P. Impact of forestry in taiga ecosystems on forest grouse species

in Eastern Fennoscandia // Proceeding of International Scientific and Practical Conference dedicated to the 85-th anniversary of Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming (May 22–25, 2007), SSI VNIOZ RAAS. Kirov, 2007b. P. 513–515.

Larsson T. Small rodent abundance in relation to reforestation measures and natural habitat varieties in Northern Sweden // *Bull. OEPP*. 1977. N 2. P. 397–409.

Linkola K. Studien über den Einfluss der Kultur auf die Flora in der Gegenden nördlich vom Ladogasee. I. Allgemeiner Teil // *Acta Soc. Fauna Flora Fennica*. 1916. T. 45, N 1. 424 s.

Myllymäki A. A program for control of damage by the field vole, *Microtus agrestis* (L.) in seed orchards of forest trees // *Bull. OEPP*. 1977. N 2. P. 523–531.

Pankakoski E. The cone trap – a useful tool for index trapping of small mammals // *Ann. Zool. Fenn.* 1979. Vol. 16. P. 144–150.

Piirainen M. Wartime studies on the flora in the Porajarvi – Paatene Area, Russian Karelia by the late Jorma Soveri // *Norrinia*. 1994. Vol. 5. 90 p.

Rödlistade arter i Sverige 2005. Uppsala, 2005. 496 s.

Suomen lajien uhanalaisuus 2000 (Rassi P., Alanen A., Kanerva T. & Mannerkoski I., toim.). Helsinki, 2001. 432 s.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Громцев Андрей Николаевич

зав. лаб. ландшафтной экологии и охраны лесных экосистем, д. с.-х. н.
Институт леса Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: gromtsev@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 768160

Кравченко Алексей Васильевич

ведущий научный сотрудник, к. б. н.
Институт леса Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: forest@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 768160

Курхин Юрий Павлович

ведущий научный сотрудник, д. б. н.
Институт леса Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: forest@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 768160

Сазонов Сергей Владимирович

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт леса Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: forest@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 768160

Gromtsev, Andrey

Forest Research Institute, Karelian Research Centre, Russian Academy of Science
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: gromtsev@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 768160

Kravchenko, Alexey

Forest Research Institute, Karelian Research Centre, Russian Academy of Science
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: forest@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 768160

Kurhinen, Juri

Forest Research Institute, Karelian Research Centre, Russian Academy of Science
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: forest@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 768160

Sazonov, Sergey

Forest Research Institute, Karelian Research Centre, Russian Academy of Science
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: forest@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 768160