

УДК 581.55

**М.Г. Романовский<sup>1</sup>, С.Н. Тарханов<sup>2</sup>, Р.В. Щекалев<sup>1</sup>**<sup>1</sup>Институт лесоведения РАН<sup>2</sup>Институт экологических проблем Севера УрО РАН

Романовский Михаил Георгиевич родился в 1944 г., окончил в 1970 г. Московский лесотехнический институт, доктор биологических наук, заместитель директора по научным вопросам Института лесоведения РАН, начальник отдела экологии широколиственных лесов, старший научный сотрудник. Имеет около 90 печатных работ в области экологии широколиственных лесов.  
Тел.: (495) 419-52-57



Тарханов Сергей Николаевич родился в 1955 г., окончил в 1978 г. Архангельский лесотехнический институт, кандидат сельскохозяйственных наук, заведующий лабораторией экологической биологии Института экологических проблем Севера УрО РАН. Имеет около 140 печатных работ в области эколого-географической изменчивости хвойных, биоиндикации атмосферного загрязнения и диагностики состояния лесных экосистем.

Тел.: (8182) 21-14-13



Щекалев Роман Викторович родился в 1976 г., окончил в 1998 г. Архангельский государственный технический университет, кандидат биологических наук, научный сотрудник Института лесоведения РАН. Имеет около 60 печатных работ в области изучения физико-механических свойств древесины и дендрохронологии.  
Тел.: (495) 937-02-36



## **ПОДХОДЫ К ОПИСАНИЮ БИОРАЗНООБРАЗИЯ РАВНИННЫХ ЛЕСОВ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ**

Предложена расширенная схема типов равнинных лесов Европейской России, позволяющая компактно описать, систематизировать видовое биоразнообразие биоценозов и проанализировать взаимоотношения их ярусов и компонентов. Для исследования внутрипопуляционного биоразнообразия рекомендовано отдельно рассматривать изменчивость нейтральных и адаптивных признаков. Показана необходимость выделения сложных ландшафтных комплексов – центров биоразнообразия.

*Ключевые слова:* биоразнообразие, типы леса, популяции.

Биоразнообразие (БР) воспринимается сегодня как мерило природоохранной ценности биоценозов и экотопов, их вмещающих [1]. Но задача выделения и охраны «центров» БР, несмотря на ее практическое значение, на данном этапе исследований не несет заметной теоретической нагрузки. Фундаментальную теоретическую ценность представляет анализ механизмов формирования видовой и популяционной структур сообществ, причин, определивших различия их БР [24].

Сразу выделим временной аспект исследований. На коротких этапах существования сообщества его БР может ощутимо отличаться от величин, присущих данному экотопу при длительном развитии биогеоценоза (БГЦ) [3, 6, 7, 19–23 и др.]. Анализируя БР лесов, следует говорить о наборе видов и форм, свойственных конкретным фазам развития биоценозов, и о потенциальном БР. При этом очень полезны представления о предельных устойчивых состояниях БГЦ: климактерических, субклимактерических, выработанных [2, 18, 19 и др.].

Воспринимая лесной БГЦ как систему, обеспечивающую обменные циклы, мы видим, что ее энергетику определяют растения-доминанты, средообразователи. Древостой контролирует 75...95 % углерода в обороте лесными БГЦ [23]. Даже в самых малопродуктивных типах леса примерно 50 % оборота С зависит от древостоя. Подлесок, подрост, травяно-кустарничковый и мохово-лишайниковый ярусы в фитоценозах под древостоями старше 20 лет в лесной зоне контролируют  $\leq 25\%$  С-цикла. БР высших сосудистых растений, составляющих основу лесных БГЦ по массе и роли в продукционном процессе, – ключ к оценкам БР и конструкции всего биома.

Чем важнее компонент экосистемы, тем меньше число образующих его видов. Лесообразователи в насаждении представлены обычно 2...5 видами разной специализации: основные, дополнительные и сукцессионные. Основные доминируют в ценозах, длительно существующих без нарушающих воздействий. Дополнительные занимают ниши, полностью или частично не использованные основными. Сукцессионные временно доминируют при демулационных сукцессиях. На достаточно больших территориях суборей и раменей от южной тайги до широколиственных лесов насчитывают по 10...12 древесных видов, способных к образованию кратковременных или длительно существующих фитоценозов. Полный набор таких видов обнаруживается чаще всего на сравнительно небольших и однородных площадях 0,25...0,50 км<sup>2</sup>.

По числу видов в равнинных лесах европейской территории России (ЕТР) БР увеличивается с падением роли ярусов в продукционном процессе выработанных БГЦ (% первичной продукции фотосинтеза БР). Подлесочный древесно-кустарничковый ярус разнообразнее древостоя, травяно-кустарничковый еще богаче (табл. 1).

Таблица 1

**Потенциальное число видов и их участие в продукционном процессе**

Ярус, функционально-ценотическая группа	Примерное списочное число видов	Процент в БР
Древостой	20	70...85
Подлесок	30	5...20
Травяно-кустарничковый	400*	5...15
Мохово-лишайниковый	300*	1...10

Примечание. В мертвопокровных молодняках участие древесного яруса приближается к 100 %. Звездочкой отмечено округленное число видов сосудистых растений. Полные флористические списки в 2,5–3,0 раза больше.

Древесные растения – узловой элемент структуры лесных БГЦ. Хотя древостой является самой малочисленной группой видов лесного фитоценоза, но именно он создает особый микроклимат для прочих лесных видов. Ярус лесообразователей – ключ к анализу БР остальных ярусов. С БР древесного яруса, однако, достаточно тесно коррелирует только БР подлеска. В травяно-кустарничковом ярусе обилие видов, даже специфических лесных покровообразующих, слабо связано с БР верхних ярусов фитоценоза (табл. 2) [8]. Корреляция числа видов мохово-лишайникового и древесного ярусов недостоверная отрицательная. Мхи и лишайники не требуют лесной среды, для них лес, стволы и ветви деревьев, детрит и почва – субстрат, помогающий уйти от вытеснения травостоем.

БР фитоценозов нельзя рассматривать отдельно от экологической структуры ландшафтов. В любой лесорастительной зоне есть экотопы, бедные в силу низкой трофности, и богатые, способные вместить огромное число видов. Только в контексте сетки экотопов (эдафической) можно судить о БР. Такую сетку задает система типов леса в их расширенной трактовке, когда под типом понимают все этапы сукцессионных рядов, ведущих к данному коренному типу [12, 15, 19 и др.].

Первые сводки по типам равнинных лесов ЕТР выполнены еще в конце 1800-х гг. В 1960–1970-е гг. появились официальные инструкции ВНИИЛМ по описанию типов леса при лесоустройстве, разработанные в лаборатории А.В. Побединского. В их составлении участвовали А.Я. Орлов и А.В. Абатуров – исследователи Института лесоведения РАН [9, 12]. Типологические описания лесов РФ, составленные ВНИИЛМ, классифицируют экотопы, занимаемые лесами: по положению на рельефе, влажности, механическому составу грунтов, типам почвообразования и водного питания, другим параметрам, определяющим состав коренных и производных растительных сообществ, появление которых в данном экотопе наиболее вероятно. В 2004 г., руководствуясь рекомендациями А.Я. Орлова и В.В. Осипова, авторы расширили схему типов равнинных лесов ЕТР [13], дополнив ее рядом на супесчаных почвах и описаниями типов широколиственных и лесостепных лесов. Все описания были изложены по единой уточненной схеме.

Таблица 2

**Корреляции БР (потенциальное число видов) древесного яруса с видовым разнообразием подчиненных ярусов (корреляционное отношение  $\eta$ )**

Ярус, функционально-ценотическая группа	Списочное число видов	$\eta$
Древостой	21	1,0
Подлесок	28	0,7
Травяно-кустарничковый:		
покровообразователи	36	0,4
сопутствующие	68	0,2
опушечные	120	0,1
весенние	18	0,1
Мохово-лишайниковый	34*	0,0

\*Список наиболее распространенных видов [18].

Таблица 3

**Доминирующие лесообразующие породы и классы бонитета  
по группам типов равнинных лесов ЕТР**

Группа типов леса	Зона (подзона)					
	Тайга			Смешанные леса	Широколиственные леса	Лесостепь
	северная	средняя	южная			
Экологический ряд на суглинистых почвах (рамени)						
1	–	E <sub>2-3</sub>	E <sub>1-2</sub>	E-Лп <sub>1-0</sub>	<b>Лп-Д(Яс)</b> <sub>1-2</sub>	Д(Яс) <sub>3-6</sub>
2	E <sub>3-4</sub>	E <sub>2-3</sub>	<b>Е(Бб)</b> <sub>1-2</sub>	<b>Е(Лп)</b> <sub>1-2</sub>	<b>Лп(Д, Яс)</b> <sub>1-0</sub>	Д(Лп, Яс) <sub>1-2</sub>
3	E <sub>4-5</sub>	<b>Е</b> <sub>3-4</sub>	<b>Е(Бб, Бп)</b> <sub>2-3</sub>	<b>Е(Лп)</b> <sub>2-3</sub>	Лп <sub>1-2</sub>	Лп-Д <sub>1-2</sub>
4	<b>Е(С)</b> <sub>5</sub>	E(С) <sub>5</sub>	E(Бп) <sub>4-5</sub>	E(Лп, Бп) <sub>3-4</sub>	–	–
5	C <sub>5-6</sub>	C <sub>5-6</sub>	C <sub>4-6</sub>	C <sub>4-5</sub>	Бп, Ос (Д) <sub>4-6</sub>	Д(Ос) <sub>5-6*</sub>
6	E(Бп) <sub>4-5</sub>	E(Бп) <sub>3-4</sub>	E(Бп) <sub>2-3</sub>	E-Лп(Бп) <sub>1-2</sub>	Лп-Вз(Д) <sub>1-2</sub>	Д(Вз) <sub>1-2</sub>
7	Бп(Е) <sub>5</sub>	Бп(Е) <sub>4-5</sub>	Бп(Е) <sub>3-4</sub>	Бп, Олс <sub>3-4</sub> Тч <sub>1-3</sub>	Бп, Олс <sub>3-4</sub> Тч <sub>1-3</sub>	– Тч <sub>1-3</sub>
Экологический ряд на обогащенных легких отложениях (субори)						
1	C(Е) <sub>3-4</sub>	C(Е) <sub>2-3</sub>	C(Е) <sub>1-2</sub>	C <sub>1-2</sub>	C-Д <sub>2-3</sub>	Д-С <sub>3-4</sub>
2	E(С) <sub>3-4</sub>	<b>Е(С)</b> <sub>2-3</sub>	<b>Е-С</b> <sub>0-1</sub>	<b>С-Е-Лп</b> <sub>0-1</sub>	<b>С-Д-Лп</b> <sub>1-2</sub>	Д(С) <sub>1-2</sub>
3	<b>Е-С</b> <sub>4</sub>	<b>Е-С</b> <sub>3</sub>	<b>С(Е)</b> <sub>1-2</sub>	<b>С(Е)</b> <sub>1-2</sub>	<b>С-Лп(Д)</b> <sub>0-1</sub>	–
4	<b>С(Е)</b> <sub>4-5</sub>	<b>С(Е)</b> <sub>3-4</sub>	C(Е) <sub>2-3</sub>	C(Е) <sub>2-3</sub>	–	–
5	C <sub>5-6</sub>	C <sub>5-6</sub>	C <sub>4-5</sub>	C <sub>3-4</sub>	–	–
6	E(С) <sub>4-5</sub>	C(Е) <sub>4-5</sub>	C(Е) <sub>3-4</sub>	С-Бп <sub>3</sub>	С-Бп, Бб(Д) <sub>2-3</sub> Тб <sub>1-2</sub>	Д(Вз, Ос, Лп) <sub>2-3</sub> Тб <sub>1-2</sub>
7	С(Бп) <sub>5-6</sub>	С(Бп) <sub>4-6</sub>	С(Бп) <sub>4-5</sub> Олч <sub>2-3</sub>	С(Бп) <sub>3-4</sub> Тч, Олч <sub>1-3</sub>	Бп(С) <sub>4-5</sub> Тч, Олч <sub>1-2</sub>	Олч <sub>1-2</sub> Ив, Тч
Экологический ряд на песчаных почвах (боры)						
1	C <sub>4</sub>	C <sub>4</sub>	C <sub>3-4</sub>	C <sub>3-4</sub>	С(Бб) <sub>3-4</sub>	С-Д <sub>3-5</sub>
2	C(Е) <sub>4-5</sub>	<b>С(Е)</b> <sub>3-4</sub>	<b>С(Е)</b> <sub>2-3</sub>	<b>С</b> <sub>2-3</sub>	<b>С(Бб, Д)</b> <sub>2-3</sub>	С-Д <sub>3-4</sub>
3	<b>С(Е)</b> <sub>4-5</sub>	C(Е) <sub>3-4</sub>	C <sub>2-3</sub>	C <sub>1-2</sub>	С(Бб, Д) <sub>2</sub>	–
4	C <sub>5</sub>	C <sub>4-5</sub>	C <sub>3-4</sub>	C <sub>3</sub>	–	–
5	<b>С</b> <sub>5-6</sub>	<b>С</b> <sub>5-6</sub>	C <sub>4-5</sub>	C <sub>4-5</sub>	–	–
6	C <sub>5-6</sub>	C <sub>4-6</sub>	C <sub>4-5</sub>	С(Бп) <sub>3-4</sub>	С-Бп, Бб(Д) <sub>2-3</sub>	Тб, Д <sub>3-4</sub>
7	С(Бп) <sub>5</sub>	С(Бп) <sub>4-5</sub>	С(Бп) <sub>4-5</sub>	С(Бп) <sub>3-4</sub> Олч <sub>2-3</sub>	Бп(С) <sub>3</sub> Тч, Олч <sub>1-2</sub>	Олч <sub>2</sub> Ив <sub>1-2</sub>

Примечание. Жирным шрифтом выделены типы, преобладающие в данном экологическом ряду. В лесостепной зоне звездочкой отмечены дубово-осиновые колки.

В шести лесорастительных зонах и подзонах (северная, средняя и южная тайга, смешанные, широколиственные леса и лесостепь) описаны три почвенно-экологических ряда (рамени, субори, боры), пять гигротопов с автоморфным водным питанием и два с напорным. Сетка, покрывающая равнинные леса, состоит из 126 потенциальных экотопов, из которых в натуре представлены 113 (табл. 3). Так, в ряду раменей северной тайги нет сухого гигротоба; в лесостепи в боровом ряду среди экотопов с автоморфным водным питанием нет переувлажненных [13].

Группы типов леса 1–5 подразделены по гигротопам в диапазоне от недостатка влаги (1) до ее избытка (4, 5), вызывающего заболачивание (5). Дополнительно выделены группы типов леса проточного (напорного) увлажнения (6, 7), связанные с гидрографической сетью.

Группы типов леса в табл. 3 обозначены индексами доминант (в скобках кодоминант) древесного яруса модальных лесов с подстрочным цифровым указанием класса бонитета древостоев: Бп – береза пушистая; Бб – береза повислая; Вз – вяз гладкий; Д – дуб черешчатый; Е – ель (ряд *Picea abies* → *P. × fenica* → *P. obovata*); Ил – вяз шершавый; Ив – древовидные ивы (*Salix alba* и *S. fragilis*); Лп – липа мелколистная; Олс – ольха серая; Олч – ольха черная; Ос – осина; С – сосна обыкновенная; Тб – тополь белый; Тч – тополь черный; Яс – ясень обыкновенный; Ia класс ~ 0, I класс ~ 1, ..., V ~ 5, Va ~ 6. Всего для ЕТР указано 15 основных лесообразователей.

Каждой ячейке этой эдафической сетки соответствует свое, достаточно строго определенное видовое БР. Чтобы установить число видов в данном экотопе, в рамках сетки табл. 3 построены ареалы каждого из 325 видов, обычных в лесах ЕТР. Достоверность реконструкции эдафических ареалов в ряде случаев оставляет желать лучшего, однако многочисленность видов обеспечивает устойчивость и надежность общих выводов. Числа видов по ячейкам табл. 3 характеризуют БР равнинных типов леса ЕТР [13, с. 52, 72–82].

Список основных лесообразователей состоит из 21 вида и кроме доминант включает виды, способные образовывать временные древостои (например *Acer platanoides*) или связанные исключительно с восточной частью равнинных лесов ЕТР (*Abies sibirica*). Сетка табл. 3 дает возможность накапливать, систематизировать и анализировать данные о видовом БР типов леса в связи с подвижностью породного состава, временем восстановления лесов после нарушающих воздействий и пр. [13].

По общему разнообразию растительных видов лесные фитоценозы естественно подразделяются на богатые ( $\geq 70$  видов из 325 описанных нами) и бедные ( $\leq 50$  видов). Распределение 113 экотопов, выделенных на равнинах ЕТР, по числу видов бимодально. Бимодальность не выражена по обилию лесообразующих древесных и покровообразующих травяно-кустарничковых растений. Зато виды подлеска, минорные и опушечные травянистые малочисленны в бедных экотопах и обильны в богатых [13, с. 54], которые приурочены к оптимальным почвенно-гидрологическим условиям, допускающим вселение дополнительных минорных и «чуждых» видов в структуры, созданные ценозообразователями (табл. 4).

Области БР для богатых и бедных типов леса не перекрываются: они включают либо меньше, либо больше 60 видов. Это затрудняет исследование БР лесов в связи с характеристиками их продуктивности и устойчивости. Например, зависимость от БР показателя устойчивости лесов по времени их восстановления ( $T$ ) после стандартного нарушения [13, с. 40–56] складывается из двух частей: для богатых и бедных фитоценозов.

Таблица 4

**Группы типов леса с разнообразным ( $r \geq 70$  видов)  
и скудным ( $p \leq 50$  видов) суммарным видовым составом фитоценозов**

Группа типов леса	Зона (подзона)					
	Тайга			Смешанные леса	Широколиственные леса	Лесостепь
	северная	средняя	южная			
	Рамени					
1	–	–	–	–	–	<i>p</i>
2	<b>r</b>	<b>r</b>	<b>r</b>	<b>r</b>	<b>r</b>	<b>r</b>
3	<b>r</b>	<b>r</b>	<b>r</b>	<b>r</b>	<b>r</b>	<b>r</b>
4	<i>p</i>	<i>p</i>	<i>p</i>	<i>p</i>	–	–
5	<i>p</i>	<i>p</i>	<i>p</i>	<i>p</i>	<i>p</i>	<i>p</i>
6	<b>r</b>	<b>r</b>	<b>r</b>	<b>r</b>	<b>r</b>	<b>r</b>
7	<i>p</i>	<i>p</i>	<i>p</i>	<i>p</i>	<i>p</i>	<i>p</i>
	Субори					
1	<i>p</i>	<i>p</i>	–	–	<i>p</i>	<i>p</i>
2	<b>r</b>	<b>r</b>	<b>r</b>	<b>r</b>	<b>r</b>	<b>r</b>
3	<b>r</b>	<b>r</b>	<b>r</b>	<b>r</b>	<b>r</b>	–
4	<i>p</i>	<i>p</i>	–	–	–	–
5	<i>p</i>	<i>p</i>	<i>p</i>	<i>p</i>	–	–
6	<b>r</b>	<b>r</b>	<b>r</b>	<b>r</b>	<b>r</b>	<b>r</b>
7	<i>p</i>	<i>p</i>	<i>p</i>	<i>p</i>	<i>p</i>	<i>p</i>
	Боры					
1	<i>p</i>	<i>p</i>	<i>p</i>	<i>p</i>	<i>p</i>	<i>p</i>
2	<i>p</i>	<i>p</i>	<i>p</i>	<i>p</i>	<i>p</i>	<i>p</i>
3	<i>p</i>	<i>p</i>	<i>p</i>	<i>p</i>	<i>p</i>	–
4	<i>p</i>	<i>p</i>	<i>p</i>	<i>p</i>	–	–
5	<i>p</i>	<i>p</i>	<i>p</i>	<i>p</i>	–	–
6	<i>p</i>	<i>p</i>	<i>p</i>	<i>p</i>	<i>p</i>	<i>p</i>
7	<i>p</i>	<i>p</i>	<i>p</i>	<i>p</i>	<i>p</i>	<i>p</i>

Примечание. Прочерки соответствуют  $N$  видам,  $70 > N > 50$ .

Только сократив характеристику БР до одного древесного яруса, мы получим однозначную и логичную характеристику  $T$  как функции БР [13]. Наиболее устойчивые группы типов леса имеют среднее БР древесного яруса (6...11 видов). Для богатых и бедных древесных флор характерны большая вероятность катастрофических событий и медленное восстановление после нарушений.

Хотя древесный ярус и определяет саму возможность существования лесной травяной растительности, его БР нельзя однозначно связать с БР травяно-кустарничкового яруса (см. табл. 2). БР травостоя зависит от видовой структуры древесного яруса намного слабее, чем от его сомкнутости и подпологовой освещенности [8]. Как в древесном ярусе, среди трав и кустарничков мы выделяем основные, дополнительные и сукцессионные виды.

Таблица 5

**Видовое разнообразие летнего травяного покрова надпойменных широколиственных лесов раменного ряда в европейской лесостепи**

Тип покрова	Класс бонитета	Число видов	
		списочное	регулярных доминант
Снытевый, снытево-осоковый	I-II	17...32	2-3
Пролесниковый, крапивный	II	24...33	3
Осоковый, осоково-снытевый	II-III	25...32	2-3
Осоковый, осоково-злаковый, звездчатковый	III-IV	35...43	2-3
Осоково-злаковый солонцовый	IV-Va	43...59	3

Проиллюстрируем логику членения БР травяно-кустарничкового яруса на примере 1600 га внепойменных широколиственных лесов Теллермановского опытного лесничества (лесостепь). Они были картированы нами по видам-доминантам летнего травяного покрова. Из 78 описанных видов [11] в каждом типе леса господствуют 2-3. На 80 % обследованной территории сложение травяного покрова определяют сныть и осока волосистая; на 18 % – осока волосистая или она же со злаками; на 2 % – сныть, пролесник и крапива. В целом список регулярных покровообразователей, которые в своих типах леса преобладают более чем на половине учетных площадок, насчитывает лишь 3...8 видов. Остальные 50...70 видов лесного травяного покрова (минорные виды) используют среду, созданную покровообразователями (табл. 5).

Подробное описание флоры Теллермановской рощи [5] включает в совокупности нагорных типов леса около 300 видов сосудистых растений, по 110...140 на каждый тип леса. Наиболее богаты (до 170 видов) экотоны – переходные, опушечные местообитания и солонцовые поляны. Степные, луговые, сорные виды вторгаются под разреженный лесной полог [11]. Высокое БР травостоев складывается на вырубках в нагорных ясенедубравах, где из 83 зарегистрированных видов, не считая весенних эфемероидов, только 17 относятся к лесным [7]. Среди видов, избегающих сомкнутого лесного полога, представлены не только сорно-рудеральные эврибионты, но и типично лесные растения, постоянно использующие многочисленные «окна». Условно всю эту группу можно назвать «опушечной».

Особую группу составляют виды, формирующие весенний покров и ориентированные на максимум продуцирования при неполном облиствении древесного яруса и высокой освещенности [23]. Сюда мы относим не только «классические» весенние эфемероиды, но и все виды, начинающие вегетацию до полного облиствения древесного яруса, а к середине лета постепенно вытесняемые летним травостоем.

Несмотря на обилие работ по внутривидовому, внутривидовому формовому разнообразию, его редко анализируют как аспект БР. Комбинативная изменчивость и рекомбинации создают в каждом посеве набор форм, преадаптированных ко всем случаям жизни, и жизнь каждого поколения начинается вспышкой БР [4, 14 и др.]. С возрастом отбор сужает

БР посева, оставляя формы, приспособленные к конкретным эдафическим и фитоценотическим условиям места поселения. Процесс «сжатия» [4] отслеживается и по моногенным белковым, и по полигенным количественным признакам [4, 14, 16]. Генофонд поколения в своем развитии стремится к определенному уровню БР. При этом обозначены две крайние тенденции и две группы признаков: адаптивные (макроадаптационные) и «нейтральные» (микроадаптационные).

Под макроадаптационными мы понимаем наследуемые формообразующие признаки, имеющие явное морфологическое (физиологическое) выражение, адаптационное значение и (или) экологическую специализацию. Например, фенологические формы дуба черешчатого в лесостепных нагорных дубравах на суглинках: поздняя – нагорные дубравы и днища балок; ранняя – бровки и окраинные террасы надпойменных плато и поймы [23]; или формы строения корневых систем у сосны обыкновенной: плоская поверхностная доминирует в болотных сосняках, объемная, со стержневым корнем – в суходольных [17]. Микроадаптационные формообразующие признаки не имеют явных морфофизиологического выражения и экологической специализации, они представлены во всех экотопах, с небольшими частотными различиями (например, аллельные варианты многих ферментных систем [10]).

При отборе по макроадаптационным признакам разнообразие посева сужается до 0,50...0,25 исходного БР [14, 16 и др.]. Избыточное БР, сохраненное в средневозрастных насаждениях, ведет к интенсивному селективному отпаду менее конкурентных форм [23, с. 276–279]. Избыточная однородность насаждения по макроадаптационным признакам также определяет их неустойчивость («эффект группового угнетения»).

По нейтральным микроадаптационным признакам отбор практически не происходит, и посев сохраняет до старости прирожденный уровень БР. При искусственном сокращении изменчивости по микроадаптационным признакам она восстанавливается в последовательности поколений, причем в каждом изоляте своим путем, на чем основан метод «молекулярных часов» (степень расхождения изолятов по нейтральным признакам пропорциональна времени разделения). БР микроадаптационных признаков, поддерживаемое рекомбиогенезом и мутагенезом, придает популяции определенный уровень гетерозиготности.

Анализировать внутривидовое (формовое) БР следует на популяционном уровне в генеративно спелых поколениях (посевах). Взаимосвязь формового БР с устойчивостью и продуктивностью древостоев схематически представлена в табл. 6. Мерой устойчивости служит время, необходимое для восстановления формовой структуры посева после ее нарушения [13, 14].

Структура ландшафта, ее сложность определяют существование центров, «рефугиумов» БР. В сложных ландшафтных комплексах, являющихся местами компактного сосредоточения БР замещающих видов и форм, каждый объект получает свою нишу, близко соседствующую с нишами других замещаемых объектов. Такие комплексы представляют наибольший интерес для организации особо охраняемых природных территорий. Их типологическое БР – условие максимальной реализации БР видового и БР внутривидового (формового).

Таблица 6

**Устойчивость насаждений в зависимости от класса бонитета и формового БР  
(% потенциального) по макро- и микроадаптационным признакам**

Класс бонитета	БР признаков, %							
	макроадаптационных				микроадаптационных			
	0...25	25...50	50...75	75...100	0...25	25...50	50...75	75...100
> I	с	н	–	–	н	с	с	с
I-II	У	н	н	–	н	с	У	У
III-IV	У	с	с	н	н	с	с	У
≤ V	У	У	У	н	–	–	с	У

Примечание. У – устойчивые: структура внутривидового БР восстанавливается в течение жизни одного или нескольких поколений; с – среднеустойчивые; н – неустойчивые: изменения структуры БР сохраняются неограниченно долго.

Проблему БР желательно ставить и решать в более общем виде – исследовать принципы видовой конструкции биоценозов или (и) формовой структуры популяций. Гетеротрофные организмы при включении в круг описаний БР потребуют еще более тщательной дифференциации по функциональным группам и синузиям. Превзойти видовые списки можно только при обоснованном и дробном членении биоценоза на структурно-функциональные, структурно-ценотические группы. Попытка такого подхода к оценке БР лесных фитоценозов представлена нами ранее [13].

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алтухов, Ю.П. Генетика популяций и сохранение биоразнообразия [Текст] / Ю.П. Алтухов // Соросовский образовательный журнал (Soros Educational Journal). – 1995. – № 1. – С. 32–43.
2. Волков, А.Д. Методологические проблемы исследования биоразнообразия и тенденции его изменения в связи с хозяйственной деятельностью [Текст] / А.Д. Волков, А.Н. Громцев // Экология таежных лесов: тез. докл. Междунар. конф. – Сыктывкар: Ин-т биологии Коми НЦ УрО РАН, 1998. – С. 14–15.
3. Дубравы лесостепи в биогеоценологическом освещении [Текст]. – М.: Наука, 1975. – 374 с.
4. Животовский, Л. «Сжатие» генотипической изменчивости при стабилизирующем отборе и ее проявление на ранних стадиях онтогенеза [Текст] / Л. Животовский, В.А. Духарев // Журн. общ. биологии. – 1985. – Т. 46, № 1. – С. 32–40.
5. Завидовская, Т.С. Эколого-географический анализ флоры Теллермановского лесного массива [Текст]: автореф. дис... канд. биол. наук: 03.00.16 / Т.С. Завидовская. – М.: ИЛАН, 2006. – 24 с.
6. Крышень, А.М. Динамика растительности на свежих вырубках в ельнике черничном [Текст] / А.М. Крышень // Лесоведение. – 1998. – № 6. – С. 55–62.
7. Матвеева, А.А. Травяной покров сплошных лесосек и его влияние на возобновление древесных пород и культуры дуба в Борисоглебском лесном массиве [Текст] / А.А. Матвеева // Тр. Ин-та леса. – 1957. – Т. 33. – С. 146–165.
8. Миркин, Б.М. Фитоценология в охране растительности [Текст] / Б.М. Миркин // Природа. – 1988. – № 7. – С. 32–42.
9. Орлов, А.Я. Почвенно-экологические основы лесоводства в южной тайге [Текст] / А.Я. Орлов. – М.: Наука, 1991. – 104 с.

10. *Падутов, В.Е.* Генетические ресурсы сосны и ели в Беларуси [Текст] / В.Е. Падутов. – Гомель: ИЛ НАН Беларуси, 2001. – 144 с.
11. *Петров, А.П.* Типы леса Теллермановского лесного массива [Текст] / А.П. Петров // Тр. Ин-та леса. – 1957. – Т. 33. – С. 16–58.
12. Рекомендации по выделению коренных и производных групп типов леса лесной зоны РСФСР [Текст]. – М.: ВНИИЛМ, 1979. – 61 с.
13. *Романовский, М.Г.* Продуктивность, устойчивость и биоразнообразие равнинных лесов Европейской России [Текст] / М.Г. Романовский. – М.: МГУЛ, 2002. – 92 с.
14. *Романовский, М.Г.* Полиморфизм древесных растений по количественным признакам [Текст] / М.Г. Романовский. – М.: Наука, 1994. – 96 с.
15. *Рысин, Л.П.* В.Н. Сукачев и лесная типология [Текст] / Л.П. Рысин // Идеи биогеоценологии в лесоведении и лесоразведении. – М.: Наука, 2006. – С. 19–31.
16. *Санников, С.Н.* Дифференциация популяций сосны обыкновенной [Текст] / С.Н. Санников, И.В. Петрова. – Екатеринбург: УрО РАН, 2003. – 247 с.
17. *Сибирякова, М.Д.* Типы леса лесорастительных районов [Текст] / М.Д. Сибирякова. – М.: Гослесбумиздат, 1962. – 208 с.
18. *Стороженко В.Г.* Грибы как компонент лесного биогеоценоза [Текст] / В.Г. Стороженко // Идеи биогеоценологии в лесоведении и лесоразведении. – М.: Наука, 2006. – С. 136–151.
19. *Сукачев, В.Н.* Дендрология с основами лесной геоботаники [Текст] / В.Н. Сукачев. – Л.: Гослестехиздат, 1938. – 615 с.
20. *Уткин, А.И.* «Лесообразовательный процесс» – концепция российского лесоведения [Текст] / А.И. Уткин // Лесоведение. – 1999. – № 3. – С. 13–23.
21. *Цветков, В.Ф.* О динамике типа леса в связи со сплошнолесосечными рубками на Севере [Текст] / В.Ф. Цветков // Лесоводство Севера на рубеже столетий. II Мелеховские чтения: тр. XI съезда Рус. геогр. об-ва. – 2000. – Т. 8. – С. 73–75.
22. *Чумаченко, С.И.* Базовая модель динамики многовидового разновозрастного лесного ценоза [Текст] / С.И. Чумаченко // Вопросы экологии и моделирования лесных экосистем: науч. тр. МГУЛ. – М., 1992. – Вып. 248. – С. 147–180.
23. Экосистемы Теллермановского леса [Текст] / отв. ред. В.В. Осипов; Ин-т лесоведения. – М.: Наука, 2004. – 340 с.
24. *Kerr, J.T.* Habitat heterogeneity as a determinant of mammal species richness in high-energy regions [Text] / J.T. Kerr, L. Packer // Nature. – 1997. – Vol. 385. – P. 252–254.

Поступила 11.03.08

*M.G. Romanovsky<sup>1</sup>, S.N. Tarkhanov<sup>2</sup>, R.V. Shchekalev<sup>1</sup>*

<sup>1</sup> Institute of Forestry RAS

<sup>2</sup> Institute of Ecological Problems of the North Ural Branch of RAS

### **Approaches to Biodiversity Description of Plain Forests in European Russia**

The extended scheme of plain forests in the European Russia is provided allowing to describe, classify biocenosis species biodiversity and analyze interrelations of their layers and components. It is recommended to analyze separately the changeability of neutral and adaptive features for intrapopulation biodiversity investigation. The necessity of mapping composite landscape complexes - biodiversity centers is demonstrated.

Keywords: biodiversity, forest types, populations.