

УСТОЙЧИВОСТЬ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ:

КОНЦЕПЦИЯ, ПОДХОДЫ К МОДЕЛИРОВАНИЮ

В. В. Черпакэв

Важнейшей проблемой сохранения лесов является их устойчивость. Экологическая устойчивость лесов — сложное многофакторное и многоплановое явление, научная концепция которого в отечественном лесоведении не разработана в достаточной степени, что порождает подчас разнородные экспертные оценки состояния лесов, либо примитивные толкования самой сути устойчивости лесов, о которой судят например, по трем «категориям состояния устойчивости (?) насаждений — устойчивые, с нарушенной устойчивостью и утратившие устойчивость». Ориентирование в сущности экологической устойчивости лесов сегодня необходимо не только в лесоведческих науках, но всему инженерному корпусу лесоводов, тем более, что подобный курс отсутствует в вузовских программах. Существует немало трактовок сути понятия «устойчивость». По утверждению Н. Ф. Реймерса [10] «терминология понятийных групп «стабильность» и «устойчивость» в науке пока не устоялась». Между тем, с познания и оценки этих экологических явлений должны начинаться любые теоретические и практические разработки в области лесоводства, лесоведения, патологии леса, реализации мониторинга лесов.

«Верховным принципом лесоводства» называл биологическую устойчивость лесов классик отечественного лесоведения Г. Ф. Морозов. Принципы биологической устойчивости лесов отражены в его известных работах «Учение о лесе», «О лесоводственных устоях» [8] и др. Г. Ф. Морозов выделял три основных фактора биологической устойчивости — лесные сообщества с их борьбой и отбором, лесообразующую среду и лесотипологическое соответствие, исходя из которых были предложены и мероприятия лесному хозяйству, обеспечивающие максимальную устойчивость: сохранение присущей лесным хозяйствам сомкнутости и биологического режима; сохранение целостности звеньев лесообразующей среды (подстилки, подлеска, подроста, фауны, поддержание конкуренции и отбора; соблюдение лесотипологического соответствия. Биологическая устойчивость леса понималась как постоянное, многовековое пребывание леса на занятой им

территории. Эти положения не утратили значения до сегодняшнего дня и заслуживают дальнейшего творческого осмысления и развития на основе биосферного понимания сущности леса и междисциплинарного подхода к познанию устойчивости лесных экосистем.

1. Факторы, объекты, уровни устойчивости лесов.

В процессе эволюции и функционирования, леса, как сложные экосистемы, на уровне особей, популяций, биоценозов и биогеоценозов испытывают огромный пресс воздействия разнообразных возмущающих экологических факторов, обусловленных влиянием среды. Причины воздействий имеют космогенное, абиогенное, биогенное, антропогенное происхождение. Различают прямое (непосредственное) воздействие факторов и косвенное (опосредованное), а также комплексное (многовариантность сочетаний факторов, обусловленная их взаимодействием и взаимозависимостью). Среди воздействующих факторов или их сочетаний оказываются: солнечная радиация, динамика элементов климата (температура, осадки, ветер и др.), патогенные микроорганизмы, млекопитающие, комплексы взаимодействующих организмов различных трофических уровней, многочисленные виды антропогенной деятельности (рубка леса, особенности лесного хозяйства, химические загрязнения среды, рекреация и др.), многие другие (рис. 1).

Абстрагированное раскрытие сущности устойчивости лесов исходит из начальной посылки того, что лес—это сложный биологический комплекс в природе, функционирующий как живой организм с соответствующими функциями — обмена веществ и энергии, сохранения, воспроизведения и совершенствования. Основным принципом биологической организации всех живых организмов в современной диалектике и дарвинизме признается приспособление. Приспособление (то же адаптация) любой биосистемы заключается в сведении к минимуму возмущающего фактора (принцип Ле Шателье). Очевидно, что в процессе эволюции естественные лесные экосистемы, биоценозы, популяции, виды адаптировались к группам космогенных, абиогенных и биогенных, т. е. природных факторов среды, благодаря чему сохраняются на планете леса и происходит эволюция органического мира. Антропогенные же факторы занимают исключительное положение, поскольку их влияние проявилось на биосистемы планеты в

основном в последние два столетия, причем, если для более 90% геопонда и ценофонда они оказались нарушающими или разрушающими, некоторые виды и сообщества, именно в условиях антропогенезированных и антропогенных экосистем, достигли наибольшего процветания, не обусловленного естественной эволюцией органического мира. Например — карантинный сорняк из Америки амброзия в Краснодарском крае, завезенный сюда вместе с фуражом для денкинских лошадей еще в гражданскую войну; колорадский жук, достигший в освоении территории б/СССР с Запада на Восток в 1987 г. линии г. Новосибирска; серая и черная крысы, полчища которых завоевали все континенты кроме Антарктиды.

Природообусловленные факторы, значения параметров которых выклиниваются из ряда средних многолетних значений, также могут вызывать определенные нарушения биосистем или их уничтожение. Если нарушения экосистемы характеризуются такими ее показателями как состав, структура, энергетика, динамика, то нарушения особой под влиянием факторов среды, не приводящих к мгновенной элиминации, выражаются в угнетении роста, поражении различных тканей и органов растения, расстройстве его физиологических функций. Всю цепь изменений морфологии и физиологии организма, под влиянием нарушающего фактора (факторов), называют болезнью (патологический процесс). По определению известного отечественного фитопатолога Н. А. Наумова, болезнь — «следствие сложившихся в филогенезе отношений между растительным организмом и средой». Патологии (патологические процессы) обычно развиваются в древесных породах: а) в результате их поражения вирусами, микоплазмами, бактериями, нематодами, насекомыми и др. живыми организмами или их воздействиями; б) под воздействием изменений химического состава среды; в) под воздействием различного рода излучений; г) вследствие резких изменений других оптимальных параметров среды. Патологии древесных пород развиваются также вследствие исчезновения какого-либо промежуточного звена в трофических цепях, например, мутуалистов и симбионтов. Болезнь — это прежде всего процесс, нарушающий развитие организма и рассматриваемый во времени, который в отдельных случаях приводит к гибели. Если болест дерево, болест и фитоценоз, больна и экосистема, поскольку в ней происходит нарушение процессов обмена веществом и энергией, изменяется ее состав, структура и динамика. Многие запад-

ные ученые [4] в середине 80-х годов стали приходить к пониманию того, что наиболее практичный способ постижения жизнеспособности системы нередко состоит в отождествлении ее с жизнеспособностью входящих в состав системы популяций критических или ключевых видов.

Таким образом, природные и антропогенные факторы среды, воздействующие на биологические системы леса могут нарушать развитие организмов и биоценозов, вызывать их элиминацию, а при массовой гибели (усыхания лесов) — быть причиной вторичных, циклических и других видов сукцессий (наследования) в лесных биогеоценозах. Объективная оценка статической картины функционирования экосистемы и ее компонентов может рассматриваться только на общем фоне ее степени нарушенности. По отношению к лесной экосистеме, воздействующие факторы могут иметь внешние (вне экосистемы порожденные), внутренние (обусловленные развитием и функционированием самой экосистемы) и смешанные (обусловленные взаимодействием внешних и внутренних) причины. При этом, естественные природные причины нарушений (например, снежные лавины в естественных лотках, вулканическая деятельность) имеют в качестве природных причин нарушений биосистем, обычно региональную значимость, но не глобальную. Количественные и качественные изменения в биосистемах и последовательная смена биосистем в результате воздействий факторов среды — движущая сила эволюции биосистем. Следовательно, организмы и биоценозы леса с одной стороны и возмущающие факторы среды с другой представляют диалектическое единство и борьбу противоположностей.

Принимая во внимание, что эдификатором лесного биогеоценоза являются древесные породы, а основу лесной экосистемы (биогеоценоза) составляет, как более консервативный ее элемент — лесной фитоценоз, обусловленный соответствующими лесотипологическими условиями, его целесообразно рассматривать как основную категорию объекта воздействия. При этом понимается, что особь древесной породы — лесообразователя развивается в фитоценозе, как и популяция древесной породы в пределах его границ. Вместе с тем, в отдельных случаях популяция может рассматриваться и в более широких границах, например в экосистемах или ареале. В качестве биосистем выступают — особи, фитоценозы, биоценозы, другие структуры живых организмов леса и, прежде всего, лесообразователи — древостой, насаждения,

формации. Это же относится и к объектам животных организмов и зооценозам, грибам и микоценозам, но указанные объекты, это подчиненные компоненты лесной экосистемы, т. е. зависят, в первую очередь, от состава и структуры фитоценозов. Экосистема (биогеоценоз), отражающая суть леса, как объект воздействия среды, выражает вершину всех экологических взаимозависимостей организмов со средой, может рассматриваться как элементарный биогеоценоз, например в проекции кроны одного дерева, так и в качестве региональной или глобальной структурной единицы биосферы. Кроме того, объектами воздействия, которые подвергаются динамичным изменениям в лесной экосистеме, оказываются элементы косной среды, такие как гидросеть, микроклимат и др., а также комплексные (смешанные) образования живой и неживой природы, как лесная подстилка или почва. Таким образом, выделяются четыре многокомпонентных уровня оценки состояния лесной экосистемы: 1) абиотический; 2) смешанный; 3) биотический; 4) экологический. Каждый из компонентов этих уровней обладает системой обратных связей по отношению к воздействующим факторам и имеет внутривровневые и надуровневые взаимосвязи и взаимозависимости (рис. 2).

Устойчивость, применительно к организмам леса, есть суть приспособление — основной принцип биологической организации организмов (ср. «верховный принцип лесоводства» по Г. Ф. Морозову в отношении биологической устойчивости леса). Уровни оценки состояния лесной экосистемы — являются одновременно уровнями познания устойчивости леса. Устойчивость лесов — многоплановое, многофакторное явление, которое может рассматриваться на уровнях компонентов и процессов лесной экосистемы, отражающих абиотическую (косную), смешанную (комплексную), биотическую (особи, популяции, сообщества) и экологическую сущность леса. В связи с этим при выяснении вопроса «что есть суть устойчивости леса?», необходимо определиться «устойчивость чего и по отношению к чему» мы рассматриваем. Очевидно, что независимо от категории объекта, его устойчивость может проявляться совершенно по-разному, в т. ч. и полярно к различным воздействующим факторам. Таким образом, разрешение проблемы устойчивости леса заключает в себе первоначально выбор соответствующей системы условий, т. е. той модели взаимоотношений и влияний орга-

низмов и других компонентов лесной экосистемы и среды, в рамках которой предполагается рассматривать устойчивость.

Устойчивость — эволюционно (на основе изменчивости (мутаций), наследственности, отбора, дрейфа генов), либо селекционно закрепленное свойство (способность) биогеоценоза или его биосистем, популяции, вида сопротивляться с помощью своей биологии, структуры, состава, взаимодействий любому возмущающему фактору либо их комплексу, вызывающих нарушения и патологии, сохраняя при их непрерывном воздействии или восстанавливая после окончания их воздействия, жизнеспособность, структуру, состав, физиологию, морфологию, энергетику, тождественные первоначальному, исходному состоянию. Устойчивость рассматривается в определенном временном промежутке, в связи с чем чрезвычайной проблемой устойчивости является длительность воздействия фактора возмущения. Например, суммарный вес выброса SO_2 из промышленного источника при его воздействии в радиусе 3 км на сосновую рощу в течение месяца по своей вредоносности не будет адекватен залповому выбросу этого же веса SO_2 в течение часа. Таким образом, построение модельной системы устойчивости в отношении выбранного объекта воздействия может рассматриваться в совокупном взаимодействии трех параметров — количества, качества воздействующего фактора (факторов) во времени.

2. Экологическая устойчивость и вредоносность.

Гармоничное равновесие лесной экосистемы может быть нарушено любыми факторами нарушающими или разрушающими ее сложившиеся фитоценозы, специфические связи между определенными видами и сообществами биоты, приводящими к угнетению или гибели лесообразователи и другие организмы. По мнению американского эколога Р. Риклефса [11] устойчивость представляет собой кульминационную точку всех экологических взаимозависимостей, что созвучно трактовке биологической устойчивости лесов Г. Ф. Морозова. Естественные (особенно девственные) лесные экосистемы, являясь открытыми, отличаются высокой степенью саморегуляции и устойчивости благодаря сложному составу организмов и биологическому круговороту веществ. Биологическая устойчивость лесов — характеризует устойчивость их биоты на уровне особей, популяций и сообществ прежде всего древесных лесообразующих пород, а

также других видов организмов, в т. ч. и животных. Экологическая устойчивость лесов — более емкое понятие, характеризующее комплексную устойчивость биотических, смешанных и абиотических компонентов лесных экосистем в их взаимодействии и отражает устойчивость лесных экосистем в биосферном их значении как к отдельным факторам среды, так и к различным их сочетаниям и в целом к среде. Экологическую устойчивость лесов изучает лесная патология, при этом биологическая устойчивость леса становится главным определяющим показателем экологической [15, 16, 17].

Ключевым вопросом лесной патологии является постановка диагноза, поскольку от него зависит выбор направлений мер охраны, защиты и оздоровления лесов. И если факторы нарушения могут квалифицироваться безапелляционно (ветровал, пожар, рубка леса и т. п.), то оценка патологий, при которых обычно происходит напластование факторов из разных групп, нередко связанная с тонкими микробиологическими анализами, зависит от уровня компетентности лесопатолога. Объективная оценка патологического фона в лесу основывается на дифференцированной диагностике, т. е. выявлении причинно-следственных связей и завершается экологической и экономической оценкой вредоносности воздействующих факторов. Временные депрессии в лесном фитоценозе вызывает временное изменение биогеоценоза. Если после окончания воздействия фактора фитоценоз восстанавливает свою структуру, состав и соответствующие функции, то устойчивым остается и биогеоценоз. Таким образом, экологическая вредоносность имеет две степени: первая, когда равновесие восстанавливается после действия фактора, несмотря на временное изменение биотических и эдафических условий — временная экологическая вредоносность (ВЭВ), вторая, когда депрессия необратима, происходит сукцессия сообществ — абсолютная экологическая вредоносность (АЭВ). Порог устойчивости — совокупность значений экологических (физических, химических, биологических и др.) показателей и их сочетаний за пределами которых наступают необратимые количественные и качественные изменения в лесной экосистеме. В отношении биоты — особей, популяций и сообществ, воздействующие факторы оцениваются с точки зрения биологической вредоносности (БР), т. е. возможности выживания и функционирования биосистем. Проблема жизнеспособности популяций лесообразователей многофакторная и зависит от биологической устойчивости особи и со-

стояния среды, однако известно немало факторов, ставящих под угрозу существование популяции в самых оптимальных условиях среды. Очевидно, что для выживания древесного растения наиболее вредоносны факторы или их сочетания, поражающие или повреждающие жизненно важные, не восстанавливающиеся органы и ткани (корни, камбий, проводящая система, листья зимнезеленых, хвоя), что ведет к частичному или полному отмиранию особи. Так, голландская болезнь, охватившая весь ареал ильмовых пород в мире, поставила под угрозу вымирания популяции нескольких таксонов. Голландская болезнь характеризуется очень часто сопряженной инфекцией гриба *Graphium ulmi* и бактерий *Ergwinia multivora*, *E. ligniphila*. Выявленный устойчивый к грибу вяз мелколистный в условиях лесополос и посадок Ростовской области, Новосибирской области, Приморского края на 100% поражается сосудисто-паренхиматозными бактериями, от которых погибает. Хозяйственной (экономической) вредоносностью (ХВ) обладают факторы, имеющие АЭВ, ВЭВ, БВ, а также другие, не относимые к вышеназванным, т. к. ХВ присуща любому фактору, наносящему хозяйственный вред (поражение частей или органов, используемых человеком, частичная или полная их утрата, частичная или полная гибель особи).

Степень вредоносности (уровень вредоносности) одних и тех же факторов нарушений и патологий зависит от функциональной значимости лесов и их компонентов. В конечном итоге важно знать, сможет ли пораженный лес или таксон древесной породы в дальнейшем выполнять свои свойства и функции в биосфере, поддерживать естественное равновесие экосистем (заповедные зоны), давать хозяйственную отдачу (эксплуатируемые зоны), иметь санитарно-гигиеническое и эстетическое значение (городские, парковые зоны) и т. п.

Таким образом, четыре уровня познания устойчивости лесов с одной стороны, и полифункциональность их с другой, — определяют степень вредоносности нарушений и патологий любых воздействующих факторов и их сочетаний. Существует неограниченный набор элементов и их комбинаций для моделирования систем устойчивости лесов. В качестве индикаторных объектов могут быть выбраны не только лесообразователи и их сообщества, но подчиненные биосистемы — напочвенный покров, почвенная мезофауна и другие.

3. Биологическая устойчивость лесов.

Динамическое равновесие сложных, саморегулирующихся лесных экосистем обеспечивается гомеостазисом, действующим с помощью отрицательных обратных связей живых организмов и их сообществ, регламентирующих воздействующие факторы и процессы. В структурах экосистем наиболее уязвимыми компонентами являются живые организмы, в связи с чем реакция биоты на воздействующие факторы определяет устойчивость самой экосистемы. В качестве приоритетных категорий объектов, характеризующих устойчивость биоты леса, выделяются: особи лесообразователей в популяциях и сообществах; популяции лесообразователей; древостои, насаждения, формации, лесные фитоценозы; лесные биоценозы. Не может быть устойчивой лесная экосистема, если не устойчивы ее фитоценозы, а лесные фитоценозы — если не устойчивы их эдификаторы. Если степень нарушения лесных экосистем и лесных фитоценозов определяется характером изменения состава и структуры, то патология организмов древесных пород — характером их ответной реакции на все виды возмущающих факторов, приводящих растение к угнетению или гибели.

Развивая положение Г. Ф. Морозова о том, что биологическая устойчивость лесов это постоянное, многовековое пребывание леса на занятой им территории, можно выделить ряд показателей биологической устойчивости: долговечность, стабильность, жизнеспособность. Понятия эти неразрывно связаны и взаимозависимы. Долговечность — способность относительно долго существовать во времени; стабильность — относительно долго существовать во времени без изменений структуры сообщества. Примером долговечности являются леса с участием секвойи или тиса, где эти лесообразователи растут по нескольку тысяч лет. Но долговечность еще не есть устойчивость. И секвойя и тис, сохраняя примитивные черты биологии, в условиях изменившихся экосистем сегодня вымирают, не давая естественного возобновления. Считается, что причиной вымирания видов может быть эволюционный консерватизм. Если изменения климата, конкурентов, хищников, возбудителей болезней, результатов деятельности человека выражены и наступают слишком быстро (по сравнению с жизненной долговечностью вида), вид не успевает адаптироваться или закрепить в потомстве адаптационные признаки. Все это создает прямую угрозу вымира-

ния. Возможно только человек может сохранить эти породы на планете.

Если древность большинства лесных экосистем не превышает, как правило, несколько десятков тысяч лет, то древность некоторых тропических лесов оценивается в десятки млн. лет. Например, первичный лес в Национальном парке Коруп (Камерун) имеет возраст 30 млн. лет. Это во многом определяет непревзойденную их сложность и свидетельствует о стабильности, но стабильности экосистем, а не слагающих их биогеоценозов. В тропиках, где биогеоценоз существует в проседни кроны лишь одного дерева, с его гибелью исчезает и сам миниценоз. Кроме таких минисукцессий происходят циклические смены пород господствующего яруса. Доказано, что в подросте отсутствуют виды верхнего яруса, поэтому любой участок дождевого леса за длительное время может менять состав и структуру лесных сообществ. Аналогичные процессы можно наблюдать и в простых системах умеренных зон. Так, в смешанных буко-пихтовых древостоях Западного Кавказа на границе соприкосновения пределов распространения этих пород, в отдельных фитоценозах специфическими природными условиями, где бук выходит в I ярус, а пихта во II, полностью отсутствует буковый подрост и весь подлесок состоит из пихтового подростка. Поскольку долговечность бука 300—400 лет, там, где выпадают его экземпляры, в I ярус выходит пихта, долговечность которой 500—600 лет, что обуславливает фитоценологическую циклическую смену пород господствующего яруса внутри данных биоценозов. Полный оборот буко-пихтарника в таких участках составляет около 1000 лет. Таким образом, стабильность в устойчивых лесных экосистемах может быть циклической или периодической. Сложные вопросы функционирования, стабильности и саморегулирования лесных экосистем еще очень слабо изучены. Долговечность и стабильность тропических лесов во многом объясняется длительным в геологическом времени постоянстве физических условий и отсутствии выраженных времен года, т. е. относительном постоянстве условий в период биологической жизни особей. Однако чрезвычайная сложность тропических экосистем, делает их наиболее чувствительными к стрессовым нагрузкам, поэтому более простые экосистемы умеренных зон, функционирующие к тому же в динамичных климатических условиях — и в геологическом времени и в онтогенезе особей, оказываются более устойчивыми. Разнообразие и сложность тропических экоси-

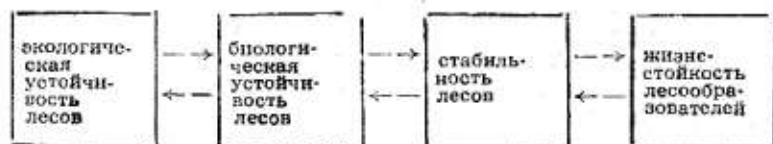
стем снижают размеры и плотность популяций видов, что делает их более уязвимыми и увеличивает вероятность их вымирания. Тем не менее, постоянство условий и распространение мутуалистических ассоциаций позволяет этим экосистемам функционировать относительно стабильно десятки миллионов лет. Их естественная устойчивость основана на замкнутой системе оборота органического вещества внутри системы, минуя почву. Путь передачи энергии через микоризообразователи и является наиболее уязвимым звеном их устойчивости. Любые нарушения, которые «выведут из строя» бактерии, грибы, мезофауну и их ассоциации, участвующие в этом круговороте (например, кислотный дождь, изменивший рН лесной подстилки) — приведут к гибели древостой и всю экосистему.

Развитая лесная экосистема имеет определенные состав и структуру, что помогает ей противостоять нападению различных патологических агентов (насекомые, грибы, бактерии, вирусы и т. п.) и защищаться от различных нарушающих влияний окружающей среды с сохранением равновесия всей системы. В отсутствие грубых нарушений лесной среды, лес обладает комплексной биологической устойчивостью, поэтому для лесных сообществ опасно уменьшение их видового разнообразия, что ведет к «обезоруживанию» сообществ лесообразователей и их особей перед организмами-фитофагами (энтомовредители, возбудители болезней). При этом происходит изменение видового состава и пищевых цепей лесных биоценозов, нарушение тонких химических связей в биогеоценозах. Особенно в этом плане уязвимы дождевые леса, где с одним деревом связаны многие сотни экземпляров симбионгов и мутуалистов, что в условиях низкой плотности популяций лесных пород и мозаичности их размещения может вызвать экологическую катастрофу. Массовые размножения насекомых-фитофагов (инвазии), например, сибирского шелкопряда (*Dendrolimus sibiricus*) в хвойных таежных лесах, опасных бактериальных или грибных инфекций (эпифитотии) могут привести к деградации или гибели не только нарушенные хозяйственной деятельностью лесные экосистемы, но и девственные, с естественной биологической устойчивостью. Насекомые-фитофаги, кроме того, выступают как переносчики опасных для леса грибных, бактериальных, вирусных инфекций. Природообусловленные факторы, нарушающие или разрушающие фитоценозы, — есть пример внутренних природных противоречий экосистемы, единства

и борьбы противоположностей. Обычно вспышка инвазии или эпифитотии влечет за собой взрыв численности популяции насекомых — паразитов и возбудителей болезней энтомо-редителей или вирусных бактериофагов бактериальных возбудителей, которые подавляют естественным путем вспышку патогена. Природные механизмы инвазий и эпифитотий леса еще во многом остаются неизвестными. Оценка роли паразитов в популяционной динамике хозяев является одной из важнейших проблем, стоящих перед экологией [1].

Стабильность характерна в основном для девственных лесных экосистем, сохранившихся в незатронутых человеческой деятельностью лесах, либо в заповедниках, имеющих достаточно крупные территории. Совершенно иные показатели биологической устойчивости в эксплуатируемых лесах и лесах, окруженных промышленными и сельскохозяйственными зонами, где на первый план выдвигается жизнеспособность деревьев и других организмов биоты. При этом, механизм эволюционных и селекционных защитных свойств, характеризующих биологическую устойчивость организмов значительно меняется под влиянием рубок леса, промышленных эмиссий, видов лесохозяйственных работ, ведения охотничьего хозяйства, направленных химических обработок дефолиантами, инсектицидами, косвенного и прямого влияния сельскохозяйственной, геологической деятельности, мелиорации и др. Наши исследования в горном тропическом дождевом лесу в Национальном парке Кук-Фюнг (Вьетнам) показали, что устойчивость девственного тропического леса зиждется на устоявшемся балансе популяций и их взаимодействий хищников, паразитов, симбионтов и мутуалистов лесообразователей. Палочники (отр. Phasmatoptera) — листогрызущие насекомые кормящиеся на дереве парашоря (*Parashorea sinensis*) не представляют угрозу его существованию в ненарушенной экосистеме. Плотность популяции этих насекомых регламентируется прежде всего кормовой базой (дерево встречается в древостое единично), наличием конкурентов и хищников. Однако, высаженные в дендропарке эти деревья на площади в 1 га — в отсутствие сложной окружающей природной среды, комплекса мутуалистов и антагонистов палочников, спровоцировали взрыв численности популяции палочников, вызвав многолетнюю инвазию. Безобидный фитофаг естественного леса, в условиях искусственной агроэкосистемы превратился в ведущий фактор устойчивости искусственных посадок парашорен.

В подобных условиях приоритетным показателем является устойчивость видов древесных пород в онтогенезе в отношении патологических процессов, т. е. их жизнестойкость (жизнеспособность — синоним), которая определяется как способность видов древесных пород и их особей, сохранять под воздействием любых возмущающих факторов и их сочетаний свойства и функции живого организма — рост, развитие, возобновление. Жизнеспособность (термин применяемый в отношении сообществ и популяций, в отличие от жизнестойкости, применяемой в отношении вида и особи) популяций характеризуется дополнительно показателями численности и структуры, а сообщества — структуры и состава. Поскольку жизнеспособность и сообществ, и популяций зависит в первую очередь от жизнестойкости особей, можно считать аксиомой — жизнестойкость особей лесообразователей — главный показатель экологической устойчивости леса. В условиях постоянства экотопа, долговечность и стабильность также зависят от жизнестойкости особей или их патологического состояния (здоровья). Таким образом, экологическая устойчивость леса выражается следующими взаимозависимыми показателями устойчивости по их приоритетной значимости:



В наступивший период глобального антропогенного пресса, сопровождающегося массовыми усыханиями и гибелью лесов, встал вопрос о сохранении здоровья леса. Как и здоровье человека, обеспечение здоровья лесов должно стать синонимом избавления его от патологий.

Жизнестойкость лесообразователей обеспечивается не только оптимальными условиями среды (состав и структура фитоценоза, физические и химические условия), но генетической обусловленной индивидуальной биологической устойчивостью особей, которая проявляется не только внутри вида, но и в сообществах, но и в популяциях, что имеет решающее значение для сохранения вида. Уже более 10 лет происходит вымирание альбиции ленокранской — единственного представителя тропических акаций на территории б/СССР, занесенной в Красные Книги СССР и Азербайджана. Альбиция —

абориген Талышских гор и сохранялась только в Гирканском заповеднике. Интродуцированная на Черноморском побережье Кавказа, альбиция начала интенсивно усыхать в результате поражения бактериальным ожогом и водянкой, усугубляющихся вторичным фузариозом. Наши обследования Гирканского заповедника показали, что в последние годы в результате воздействия этой же бактериально-грибной инфекции, вызывающей острое сосудистое поражение ствола и ветвей, альбиция в заповеднике вымерла, замещившись грабом и другими породами — произошло не только исчезновение гирканской популяции альбиции, но и альбициевых биоценозов. Под угрозой существования может оказаться сам вид, если болезнь охватила также праискусную часть его популяции. Потеря индивидуальной биологической устойчивости вида привела к разрушению структуры популяции, потере специфического ценофона, разрушению биоценозов, что повлекло сукцессию. Только искусственный отбор устойчивых особей внутри вида, иммунных к инфекционному началу, возможно спасет вид от полного исчезновения [18]. Главную особенность в системе «паразит — хозяин», при оценке устойчивости растений, установил выдающийся русский ученый Н. И. Вавилов — центры разнообразия специализированных паразитов совпадают с центрами их хозяев. Выдвинутая им теория дивергентной эволюции объяснила многие факты гибели древесных пород, дала ключ к искусственной селекции на иммунитет [2, 13, 14]. Некогда американский каштан был доминирующей породой в лесах США. Паразитирующий на каштане в Китае гриб эндотия (*Endothia parasitica*) и сам каштан в процессе эволюции приспособились друг к другу. У многих растительных организмов в процессе эволюции системы «паразит — хозяин» выработалась своеобразная эволюционная адаптация, когда каждому вирулентному гену паразита соответствует ген устойчивости хозяина — суть теории ген на ген [1]. Но в начале XX века (завоз был примерно в 1904 г.) гриб неожиданно проник в Северную Америку и на 90% уничтожил американский каштан, у которого не оказалось иммунитета к паразиту. Аналогичная ситуация произошла в нашей стране с паразитным грибом дуба — мучнистой росой (*Microsphaera alphitoides*). Завезенный из США в Европу грибок через год был уже обнаружен на территории России, где стал бичом лесных питомников и насаждений разных видов дуба. И только североамериканский интродуцент — дуб красный, растущий

рядом с местными европейскими видами дуба, оказался непоражаемым.

Каждый организм в процессе жизнедеятельности вносит в среду неблагоприятные для себя изменения. Естественные устойчивые лесные экосистемы состоят обычно из небольшого числа видов при достаточном количестве их особей, либо чрезвычайно богатых в видовом отношении (100 видов на 1 га и более), в случае тропических полидоминантных лесных экосистем с невысокой плотностью популяций таксонов, между которыми установлены тесные взаимосвязи, обусловленные трофическими условиями, симбиозом, мутуализмом и паразитизмом. Среди таких естественных лесов выклиниваются леса с преобладанием одной породы или группы пород — т. е. чистые насаждения (дубравы, хвойные таежные леса). Чистые насаждения — всегда провоцируют взрыв численности популяций фитопатогенов и фитофагов — например, непарный шелкопряд (*Operia dispar*) паразитные грибы рода офиостома (*Ophiostoma kubanikum*, *O. ulmi*) фитопатогенные бактерии (*Erwinia multivora*, *E. ligniphila*) в дубравах, поражающие виды дуба и ильмовых, сибирский шелкопряд (*D. sibiricus*), бактерия (*E. multivora*), поражающие виды пихты, ели, сосны кедровой в хвойных лесах таежной зоны. Трофическая обусловленность в системе «фитофаг — растение-хозяин» ввиду наличия постоянной, избыточной кормовой базы провоцирует вспышки численности популяций фитофагов. Здесь соблюдается принцип пропорциональности, активности и силы воздействия паразитов и патогенов плотности популяций их хозяев [1]. При этом, однако, в ненарушенной экосистеме возбудителю или вредителю противостоят не отдельное дерево, как в агроценозе (сад, питомник), а весь фитоценоз, вся экосистема, причем против комплекса фитопатогенных агентов, поэтому в ней проявляется комплексная естественная экологическая устойчивость. Она может быть обусловлена на уровне таксона проявлением устойчивости генотипов хозяина к одному или комплексу возбудителей, полигенной устойчивостью хозяев [3] и непосредственно составом и структурой популяций фитоценозов, биогеоценозов. Таким образом, главной задачей оздоровления лесов является максимальное сохранение природной среды, выявление лесфонда устойчивых лесообразователей на основе дивергентной эволюции. В настоящее время в отношении многих патологических агентов вызывает сомнение целесообразность развития борьбиетских направлений в оз-

доровления лесов. Отказавшись от химической борьбы с некоторыми лесными насекомыми (например с дубовой листоверткой) и предоставив экосистеме самой бороться и восстанавливать равновесие, лесное хозяйство, потеряв какую-то долю прироста, сохранит лес от полной деградации. Находясь в тесной взаимосвязи, организмы обуславливают саморегулирование экосистемы или восстановление ее равновесия, если нарушение экосистемы не достигает порога устойчивости, когда ее восстановление не происходит.

4. Специфика устойчивости антропогенных (искусственных) и антропогенезированных лесов.

Деление лесов по происхождению целесообразно на следующие категории — девственные (климаксовые) и первичные леса; естественные производные и вторичные леса; естественные антропогенезированные (девственные и первичные, производные и вторичные, подвергающиеся любым прямым и косвенным антропогенным воздействиям) леса; антропогенные или искусственные (созданные человеком) леса. Грубые нарушения и полные разрушения лесных биогеоценозов происходят не только в результате природных катастроф, но чаще всего в результате неразумного хозяйствования. И если подобные нарушения не носят относительный, локальный характер, естественная биологическая устойчивость на них не распространяется. После рубки девственного (первичного) леса на его месте образуется новый, производный (вторичный) лес с иным видовым составом древостоя, фитоценозов и биоценозов, животных организмов и структурой обычно более бедной по составу и продуктивности. Воссоздать же искусственно разрушенный фитоценоз, биоценоз, экосистему — невозможно. Мы никогда не сможем адекватно повторить то соотношение видов, их пространственное размещение, восстановить химические связи и т. п.

Искусственные лесные экосистемы (лесные культуры) менее устойчивы к воздействию различных экологических факторов, что объясняется однородностью (монокультура), одновозрастностью насаждений, нарушенным балансом биоты и др. Одним из барьеров устойчивости, препятствующих быстрому распространению патогенов в естественном лесу, является более низкая или незначительная плотность популяции поражаемого вида. Этот барьер полностью исчезает в лесных культурах. Консументы, мутуалисты, симбионты,

хищники, фаги, паразиты и другие группы организмов развиваются на одном «хлебе» — монокультурном одновозрастном древостое. Искусственное упрощение сообщества ведет к понижению его устойчивости. Особенно это проявляется в периоды нападения на лесные культуры насекомых или инфекций, когда на всех уровнях проявляется однотипная восприимчивость и устанавливается стабильная связь в цепи «патоген — хозяин».

Активное развитие лесного хозяйства, испытание и внедрение древесных пород-интродуцентов создает в некоторых случаях угрозу генетического загрязнения местному аборигенному генофонду и ценофонду, особенно для эталонных и заповедных лесов. Вызывает сомнение целесообразность создания культур из североамериканской дугласии и европейского бука на вырубках Западного Кавказа вместо аборигенных пихты Нордманна и бука восточного. Иногда происходит экологическая экспансия интродуцентов. В Лагодехском заповеднике японская павловия войлочная, высаженная некогда в местном дендрарии, проникла в горы по ущельям на 5—7 км, причем вид включился в экологические цепи взаимодействия организмов в местной экосистеме. Экологическая экспансия видов — один из видов нарушений экосистем.

Трансграничный перенос в атмосфере окислов серы и азота, тяжелых металлов и фторидов вызывает заболевания и гибель не только антропогенных и антропогенезированных лесов вблизи промышленных объектов, но даже девственных, находящихся на значительном (200—500 км и более) удалении от стационарных источников выбросов. Однако, как правило, основные концентрации химических загрязнителей выпадают в радиусе 100—150 км, повторяя коридоры розы ветров. «Кислотные» дожди нарушают в лесах баланс почвенной микрофлоры и мезофауны, в результате чего прекращается переработка лесной подстилки, размножаются фитопатогенные виды грибов и бактерий в отсутствие сдерживающих антагонистов, развивается агрессивность у слабых патогенов или патогенность у сапрофитов, разрушаются связи между симбионтами, грибами — микоризообразователями и деревьями, исчезают муравьи и другие мелкие животные из лесной подстилки в результате смещения ее кислотности. Промышленные эмиссии вызывают не только угнетение и усыхание леса, изменение и гибель его компонентов в результате прямого воздействия, но, что более опасно, высту-

пают в роли мутагенов, способствуя возникновению новых мутаций патогенных микроорганизмов, провоцируют всплески численности популяций фитофагов в ослабленных лесах. Химические примеси в атмосфере и их комбинации чрезвычайно сильно влияют на организмы, которые развиваются в узких биохимических диапазонах (бактерии, грибы, нематоды, др.), подавляя их развитие, либо создавая ненормально благоприятные условия, что провоцирует взрывы их популяций.

Устойчивость к антропогенным факторам может быть только индивидуальной на уровне таксонов, фитоценозов популяций, поскольку они эволюционно не адаптированы к антропогенным стрессам и здесь отсутствует система обратных связей, регулирующая устойчивое состояние биосистем.

Анализируя процессы нарушения и разрушения естественной организации растительности, вызванные антропогенным прессом, Б. М. Миркин [6] ведет речь о существовании «Антропогенной эволюции растительности», ведущей к упрощению структуры растительных сообществ: убывание числа видов, снижению их продуктивности, уменьшению количества самих сообществ. Антропогенная эволюция замедляет или приостанавливает на земле естественный ход эволюционных процессов органического мира, а в случае уничтожения вида или сообщества она завершается на их уровне, что можно рассматривать как экологическую катастрофу. Вместе с тем, сохранение лесных экосистем путем их заповедания и полного антропогенного невмешательства иногда может вступать в противоречие с задачами сохранения того или иного вида растения, занимающего процветающее положение именно в разрушенных или постоянно нарушаемых экосистемах. Охрана знаменитой долины нарциссов на Карпатах путем создания филиала Карпатского заповедника с соответствующим заповедным режимом, нарушило сложившееся равновесие между экосистемой и умеренной хозяйственной деятельностью. Сенокосение и органические стоки в долине создавали для нарциссов благоприятные условия развития. После ввода запретов на все виды антропогенной деятельности началось задернение долины и зарастание ее ивняком, в результате чего стала резко сокращаться популяция нарцисса, а его особи стали мельчать и гибнуть. Подобное явление, с адаптацией и процветанием вида в условиях нарушенных лесов, прослеживается практически в любом вторичном или искусственном насаждении в отношении отдель-

ных видов древесных, кустарниковых, травянистых растений и получило название — вторичный эволюционный консерватизм. Таким образом, антропогенная эволюция, вызывая эндогенные сукцессии растительности, может рассматриваться не только как причина дигрессии экосистем, но и, с точки зрения — их прогрессивной эволюции. Подобное понимание описывает известная на Западе теория нарушений или неравновесия, «если требуется сохранить существующее в природе разнообразие, не следует предотвращать всех нарушений» [1].

5. Принципы управления устойчивостью лесов, моделирование.

Познание принципов и факторов экологической устойчивости лесных экосистем их стабильности, биологической устойчивости особей, популяций и сообществ — объективная необходимость. Уже имеющаяся информация, а также получаемая в процессе исследований и мониторинга лесов, позволяют планировать рациональное природопользование, управлять лесными экосистемами, ходом сукцессионных процессов в целях максимального сохранения биосферных свойств и функций лесов. Устойчивость девственных, развивающихся стабильно лесов обеспечивается системой обратных связей формирующихся на базе накопленной и эволюционно закреплённой информации в организмах и биосистемах, которые реализуются в условиях невозмущающей биоты — принцип Ле Шателье. Последний применим, однако, только к устойчивым системам и не работает в системах с нарушенной устойчивостью. Принцип самоуправления биосистем имеет большие и еще не реализованные возможности своего практического применения в лесном хозяйстве и, в особенности, в лесозащите. Так, санитарные мероприятия, если нет сильного разрушения фитоценоза под действием насекомых-фитофагов, возбудителей болезней, если нет острых форм патологий могут быть основаны на естественной саморегуляции лесной экосистемы. Этим самым мы «воспитываем» искусственный иммунитет в фитоценозе, т. е. проводим селекцию на устойчивость, что чрезвычайно значимо в микроэволюции данной системы. В этом плане мы имеем множество наблюдений, исследований и доказательств. Так, вспышка популяции непарного шелкопряда всегда влечет за собой вспышку энтомофагов — жуужелиц, яйцеедов, наезд-

нников, зоопатогенных бактерий и грибов. Бактериальный ожог, действующий как аноплексический удар на особь древесной породы, часто внезапно приостанавливается ввиду лизиса бактерий под действием вирусных фагов и т. п. Выявленная закономерность должна быть положена в основу развития концепции безборьбистского метода лесозащиты.

Таким образом, принцип Ле Шателье обеспечивает сложным биосистемам и организмам в условиях ненарушенных лесных экосистем самоуправление, обусловленное не только эволюционной адаптацией к экзогенным (внешним) факторам, но и к эндогенным (внутренним), основанным на закрепленной информации по генетике, физиологии, биохимии, анатомии, морфологии организма или сложной биосистеме. Потеря устойчивости лесной экосистемы или ее эдификаторов ведет к нарушению этого принципа и, соответственно, к потере способности самоуправления. В этих случаях, в целях сохранения лесов, функции управления устойчивостью леса берет на себя человек. В особенности это касается антропогенных и антропогенезированных лесов, не имеющих естественной биологической устойчивости.

«Согласно современным воззрениям, процесс управления должен содержать следующие три важных этапа: а) формирование цели управления; в) формирование программ достижения цели управления; с) создание механизмов обратной связи, препятствующих действию случайных и непредсказуемых заранее внешних воздействий» [7]. Управление лесными экосистемами и их эдификаторами в антропогенных и антропогенезированных лесах на первом этапе основывается на моделировании и прогнозе возникающих ситуаций. Второй этап, наиболее сложный и ответственный — практическая реализация прогностической модели в конкретных условиях, для конкретного леса, направленная на устранение возмущающих факторов и формирование устойчивости насаждения в зависимости от функциональной значимости экосистемы с использованием всех критериев биологической и экологической устойчивости лесных экосистем. Такой подход поможет избежать односторонности экспертных оценок (например, когда об устойчивости судят лишь по бонитету) и учесть ключевые факторы устойчивости в формировании здоровой лесной экосистемы.

Устойчивость всегда имеет множественность аспектов, под которые сформулированы серии теоретических определений, например — надежность, упругость, сопротивление, локаль-

ная устойчивость, общая устойчивость, иерархическая устойчивость, которые в сути своей отражают тенденцию экосистемы к восстановлению первоначального состояния в количественном или качественном отношении или стремления к нему [1]. Относительно емкое определение устойчивости лесного биоценоза в последнее время предложил С. Г. Стороженко [12], в котором более уязвимым оказался временной фактор. В последние годы западными учеными были разработаны две принципиально различные теории состояния экосистем: равновесная — определяющая свойства сбалансированной системы без уделения внимания фактору времени и изменчивости ее компонентов; неравновесная — рассматривающая переходное неустойчивое состояние системы и учитывающая прежде всего изменения происходящие во времени [1]. Противопоставление этих теорий на наш взгляд несущественно, поскольку построенные по ним модели преследуют по сути одну цель и описывают или прогнозируют состояние экосистемы всего лишь в искусственно выбранной, заданной системе координат.

Для оценки устойчивости всегда необходима «точка отсчета», т. е. эталон устойчивого девственного, естественного антропогенезированного или антропогенного леса, который должен быть сопоставлен по своим параметрам с соответствующим лесом, потерявшим устойчивость. Не может в природе существовать устойчивая экосистема в абсолюте, поскольку ее состояние может слагаться из неустойчивых подсистем и объектов, благодаря неустойчивости которых обеспечивается устойчивость рассматриваемой экосистемы. Состояние одной и той же экосистемы может рассматриваться бесчисленное число раз в зависимости от системы выбранных координат или уровней устойчивости. Уровни устойчивости в свою очередь являются производными выбора условий и времени, в течение которого рассматривается устойчивость — а) системы; б) объекта; в) отношений между ними. При неустойчивом состоянии любой системы или объекта всегда можно найти более высокую иерархическую систему, в которой динамика этих объектов и систем и будет причиной устойчивости этой системы. Например, фитоценотическая сукцессия фитоценоза (ильмовник на ольховник) может свидетельствовать о неустойчивости видовой структуры сообщества, но если рассматривать данное явление в системе круговорота веществ, то мы можем получить те же количественные значения на входе и на выходе — поглощения и выделения

химических элементов, органики и др., т. е. в биосфере такая экосистема остается устойчивой. Устойчивость будет сохраняться до тех пор, пока входные и выходные показатели не будут изменяться количественно и качественно. Если в системах с живым веществом биологическая активность компонентов обусловлена взаимозависимостью и средой, то с неживым — устойчивость подчинена химическим и физическим законам, в обществе же обусловлена непредсказуемостью мысли. В этом анализе мы разделяем иерархический подход С'Нейла и Ангелеса с соавторами [9] в концепции экосистем: система состоит из блоков разных иерархических уровней, каждый из которых существует в своем времени и пространстве и между которыми происходят взаимодействия.

Абстрактная модель устойчивости предполагает выбор двухмерной или трехмерной системы координат. Известные на сегодняшний день попытки моделирования зависимостей устойчивости от различных факторов проводились в двухмерных системах [1]. Полученные результаты свидетельствуют о тенденции к снижению устойчивости с ростом сложности. При этом, предполагается, что сложные и хрупкие сообщества будут существовать в стабильной и предсказуемой среде, а простые и прочные — в изменчивой и непредсказуемой [1]. Совершенно объективно здесь подчеркивается и самый уязвимый аспект моделирования — возможные последствия неприродных антропогенных нарушений в реальных экосистемах.

При выборе трехмерной системы координат возможно построение пространственно-временной модели, в которой возможно диалектическое осмысление сущности устойчивости. Пространство и время образуют четырехмерный континуум. В данном случае мы предлагаем рассматривать ограниченный объем пространства на оси времени (рис. 3). Поскольку время течет и оно линейно, вечно и бесконечно, то система взаимоотношений (СВ) постоянна в каждом отрезке, но различна в каждой предыдущей или последующей точке единицы измерения, стремящейся к минимальной продолжительности. Поскольку пространство вечно и бесконечно, то СВ постоянна в каждом объеме ограниченного границами любых размеров при выполнении предыдущего условия, т. е. бесконечно малого временного отрезка. Поскольку пространство бесконечно, любая СВ в нем условия, т. к. это всегда часть чего-либо более крупного, т. е. часть пространства с живым веществом (ЖВ), неживым веществом (НВ)

и СБ. Таким образом, для категории «устойчивость» в любой системе выступает ведущим критерием фактор времени, но не фактор пространства. Последний, представляя сущность ограниченного пространства (ОП) с ЖВ, НВ, СВ зависит от более простого в организации «времени», но единственно значимого (также как и единственно существующего) показателя, обеспечивающего проявление ОП. Реальной пространственной экологической структурой в природе выступает биоценоз, в котором все события, связанные с объектами ЖВ и НВ, с СВ привязаны и подчинены временному фактору.

Диалектический, дифференцированный подход к познанию устойчивости имеет неограниченные возможности теоретического развития и практического применения в мониторинге лесов. Использование элементов моделирования систем устойчивости, а также их многовариантность и рассчитанных систем обратных связей, позволяет рассчитывать пороги устойчивости для объекта любой категории по отношению к воздействующему фактору или их комплексу. Имея серии соответствующих шкал устойчивости, прежде всего приоритетных вариантов — преимущественные по площади или функциональной значимости составы лесов к ведущим, наиболее сильным воздействующим факторам (сибирский шелкопряд, дубовый шелкопряд, сосудистые патологии, засухи, выпас скота и др.), для конкретных регионов целесообразно создание компьютерных банков соответствующих программ. Выявленные визуальными наблюдениями, инструментальными методами, биоиндикацией и лабораторными исследованиями индикаторные значения параметров устойчивости в контролируемый год и заложенные в разработанные программы позволят получить при машинном проигрывании вариантов (рис. 4) обоснованное заключение о перспективах дальнейшего функционирования конкретного древостоя или конкретной лесной породы в конкретных условиях среды, что может стать основой экологического прогнозирования в естественной и антропогенной эволюции лесных экосистем в системе мониторинга лесов.

Понятие «нормы» всегда относительно и эта «норма» может быть установлена самой моделью или заложена в нее. В конечном итоге, все зависит лишь от задачи, которую необходимо решить (рис. 4). По сути, любая лесная экосистема постоянно в каждую единицу времени находится в переходном состоянии, испытывая постоянное и динамичное воздействие различных факторов. Невозможно предсказать их

развитие одновременно всех сразу. Поэтому любая прогно-
стическая модель может быть построена лишь для системы
с взаимодействием ограниченного набора факторов в своей
нерархической нише. Вероятно самым главным положением,
определяющим устойчивость любой лесной экосистемы явля-
ется ее переходное состояние. Никогда не следует понимать
под устойчивостью некое, стабильное неизменное состояние
экосистемы. Устойчивость скорее всего и заключена в посто-
янном балансировании ключевых составляющих во времени.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи популяции и сообщества. Т. 1, 2. М., «Мир», 1989, т. I, 668 с., т. 2, 478 с.
2. Вавилов Н. И. Избранные труды. М.-Л., т. IV, 516 с.
3. Ван Дер Планк Я. Устойчивость растений к болезням. «Колос», М., 1972, с. 254.
4. Жизнеспособность популяций. Природоохранные аспекты. Под ред. М. Сулей. «Мир», М., 1989, с. 224.
5. Миркин Б. М., Розенберг Г. С., Шумова Л. Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии «Наука», М., 1989, с. 196 — 197.
6. Миркин Б. М. Антропогенная эволюция растительности. Ж. «Природа», № 1, 1990, с. 44 — 54.
7. Моисеев Н. Н. Человек и Ноосфера. Изд-во «Молодая гвардия», М., 1990, с. 352.
8. Морозов Г. Ф. Учение о лесе. Изд-во 6-е. Гос. изд-во сельскохозяйственно-кооп. лит-ры, М.-Л., 1931, 438 с.
9. О'Нейл Р. В., Де Ангелес Д. Л., Вэйд Дж. Б., Аллен Т. Ф. Х. Иерархическая концепция экосистем. Ред. А. М. Гиляров: ЖОБ, 2, 1988.
10. Реймерс Н. Ф. Природопользование. Словарь-справочник. М., «Мысль», 1990, 640 с.
11. Риклефс Р. Основы общей экологии. М., «Мир», 1979, 424 с.
12. Стороженко В. Г. Принципы устойчивости лесных сообществ. В сб. «Проблемы лесной фитопатологии и микологии». Москва — Каунас, 1991, с. 63.
13. Хохрякова Т. М. Основные принципы поиска комплексно иммунных и устойчивых форм технических культур к патогенам. Научно-технический бюллетень ВИР, вып. 154, 1985, с. 51 — 54.
14. Хохрякова Т. М. Фитопатологические основы поиска форм плодовых растений, комплексно устойчивых и иммунных к болезням. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. Л., ВИР, т. 76, 1983, с. 109 — 116.
15. Черпаков В. В. Патология основных лесообразователей и их сообществ. Сб. «Экологические исследования в Кавказском биосферном заповеднике». Изд-во Ростовского университета, 1985, с. 64 — 80.
16. Черпаков В. В. Проблемы сохранения лесов. Общество «Знание», РСФСР. Краснодарская краевая организация, Краснодар, 1987, 56 с.
17. Черпаков В. В. Критерии оценки устойчивости лесных экосистем. В сб. «Механизмы адаптации животных и растений к экстремальным факторам среды». Т. I, Ростов-на-Дону, 1990, с. 110.
18. Черпаков В. В. Проблема сохранения генофонда альбиции лейко-ранской на Кавказе. В сб. «Эколого-ботанические аспекты интродукции растений в условиях Северного Кавказа», Краснодар, 1992, с. 101 — 105.