

КАВКАЗСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ  
БИОСФЕРНЫЙ ЗАПОВЕДНИК

# ЗАПОВЕДАННАЯ ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ПИРАМИДА



Сочи 1994

МИНИСТЕРСТВО ОХРАНЫ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ  
И ПРИРОДНЫХ РЕСУРСОВ РФ

Кавказский государственный биосферный заповедник

Кавказскому заповеднику 70 лет

## **ЗАПОВЕДАННАЯ ПИРАМИДА**

Исследование динамики и структуры  
биогеоценозов  
Кавказского заповедника

Под редакцией профессора М. И. Сетрова

Сочи, 1994

## СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Предисловие	4
Комплексный экологический мониторинг ПТК Кавказского биосферного заповедника М. И. Сетров	6
Опыт моделирования буково-пихтового фитоценоза Кавказского заповедника М. И. Сетров, Н. Т. Тимухин,	29
Популяционные экосистемы, пути исследования проблем их организации и эволюции М. В. Придня	52
Роль высокогорных лугов в экосистемах Р. Н. Семагина	104
Устойчивость лесных экосистем: концепция, подходы к моделированию В. В. Черпаков	128
Семья — ячейка популяции А. Н. Кудактин	152

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Советские и зарубежные исследователи определяют биосферные заповедники как основные хранилища живой природы Земли, ибо именно в них сохраняется многообразие ее природных экосистем.

Однако в связи с интенсивным научно-техническим прогрессом, с ростом производительных сил, концентрацией производственных мощностей, увеличением населения на планете живая природа постоянно испытывает экологический прессинг. Данная ситуация предопределяет негативные изменения растительного и животного мира на заповедных территориях. В связи с этим особое значение приобретает проблема совершенствования режима охраны в биосферных заповедниках, которая предусматривает применение различных методов изучения биосферы.

В условиях экологического кризиса создание заповедников и сохранение существующих заповедных территорий является наиболее радикальным способом защиты окружающей среды. Особую роль в этом играют биосферные заповедники, в частности, Кавказский. Будучи хранителем и резервом генофонда биосферы, эталонов нетронутой природы, он имеет и непосредственное практическое значение для нашей страны: леса заповедника и прилегающей к нему буферной зоны обеспечивают постоянное воспроизводство чистой воды и богатого кислородом воздуха, что является главным условием сохранения и восстановления здоровья миллионам граждан промышленно развитого района Северо-Западного Кавказа и мировой здравницы — города-курорта Сочи. Но, хотя заповедник на-



ходится в горной, относительно нетронутой и хорошо охраняемой части Северо-Западного Кавказа, он подвержен негативным воздействиям самого различного характера, главным образом через глобальное влияние промышленного производства на атмосферу и климат Земли, а, значит, и на экосистему заповедника. Оказывается, что одна только механическая защита заповедной территории в виде ее охраны не обеспечивает сохранности растительного и животного мира заповедника, не позволяет предвидеть его будущее, а главное — определить способы и меры сохранности его. Это возможно только при глубоких и современных по методам научных исследованиях биогеоценозов заповедника, необходимым и обязательным компонентом которых является экологический мониторинг на базе контактных и дистанционных зондирований, в частности, аэрокосмического картографирования. Результаты наблюдений, однако, могут стать основой научного прогноза только при обобщении полученного материала на основе системного подхода и метода вербально-математического моделирования. Этот способ позволяет дать целостный образ охраняемого объекта и построить соответствующую программу обработки материала на ЭВМ. Без этого с подобной задачей не может справиться ни один научный коллектив.

В последнее десятилетие часть научных сотрудников заповедника работала по программе формирования такой вербально-математической модели. Разработана модель построения модели заповедного биогеоценоза, собран и обобщен материал по теме «Взаимосвязь хищников, копытных и растительности», т. е. в рамках экологической пирамиды, элементы которой заповеданы.

Предлагаемая монография сотрудников Кавказского государственного биосферного заповедника является результатом многолетних исследований теоретического и прикладного характера в области комплексного мониторинга и моделирования заповедных экосистем и биогеоценозов и пятнадцатым по счету номером научных трудов КГБЗ.

# КОМПЛЕКСНЫЙ ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ МОНИТОРИНГ ПТК КАВКАЗСКОГО БИОСФЕРНОГО ЗАПОВЕДНИКА

М. И. Сетров.

## 1. Результаты и перспективы научных исследований в Кавказском заповеднике.

Научные исследования в заповедниках по характеру методов являются эмпирическими, причем главным здесь являются исходные способы всякого научного познания — методы наблюдения и описания (описательный метод). Экспериментальный метод заповедникам противопоказан, поскольку эксперимент связан с вмешательством в природные процессы, а это противоречит принципу заповедности. Но строго говоря, сохраняя в нетронутом виде тот или иной природный объект, общество тем самым ставит долгосочный эксперимент на выявление закономерностей его функционирования и жизнеспособности в условиях изменчивости окружающей этот объект среды. Это значит, что сама, не применяя экспериментального метода, «заповедная» наука ведет наблюдения и описания, анализ и синтез происходящих процессов в условиях крупного, можно сказать, исторического эксперимента, имеющего государственное значение. На уровне же биосферного фоновое экологическое мониторинга, т. е. технитизированного наблюдения, уже все человечество ставит эксперимент на выживание особо охраняемой естественной природы в условиях глобального воздействия на нее урбанизации и роста промышленного производства. Столь сложно организованный объект как природная экосистема, а точнее сказать, биогеоценоз может быть детально изучен лишь путем использования методов всех наук: как прикладных, так и фундаментальных.

хоти их доля и роль на разных этапах исследования различна.

На первых этапах исследования возможно лишь использование общих методов описания и инвентаризации видового состава биологической компоненты: т. е. фаунистика, общеприродное, географическое и климатическое описания охраняемого объекта. Этот период исследования заканчивается созданием географических, геохимических, почвенных, геоботанических карт пока крупного масштаба. На этом уровне исследования выявляются его наиболее общие и потому фундаментальные закономерности строения, функционирования и тенденции развития. Знание их позволяет выявить наиболее уязвимые, особо ценные элементы природного комплекса, что и определяет направленность и специализацию научных и природоохранных работ второго этапа.

Второй этап характеризуется использованием более узких отраслей отдельных прикладных и фундаментальных наук и соответствующих им методов и методик. В этот период закладываются пробные площади и образуются стационары, выделяются экологические профили и трансекты, создаются метеопосты, а по возможности и метеостанции, организуется более устойчивый коллектив научных работников и создаются лаборатории, прежде всего гидрохимии и почвоведения. Результаты этого этапа исследований для биосферных заповедников становятся базой для перехода к созданию биосферной станции фонового и экологического мониторинга, разработки описательной и математической модели заповедника или наиболее типичного участка его территории.

Таков же путь развития научных исследований и в Кавказском биосферном государственном заповеднике.

Проведение научных исследований на территории Кавказского заповедника разделяется на 4 периода: 1) период общего изучения природного комплекса в процессе специализированных экспедиций, а также общегеографических описаний региона (1863—1890 гг.); 2) предзаповедный период исследований (до 1927 г.), когда выявление особенностей живой и неживой природы проводилось в целях обоснования границ будущего заповедника; 3) период изучения собственно заповедного природного комплекса с целью вскрытия закономерностей его развития, классификации и типизации основных компонентов: растительности, животного мира, геологического строения, выявления состава важнейших биотических и абиотических компонентов и условий их естественного развития, разработке и осуществлению мер их сохранения в регио-

не (1927—1979 гг.). Эти работы подготовили переход заповедника к новому периоду — организации работ фонового мониторинга (биосферные станции фонового мониторинга) и экологического мониторинга.

Отметим основные результаты этих исследований.

Составлена геологическая карта М 1:200 000 (Робинсон, 1932), которая геологами Северо-Кавказского геологического управления А. В. Нетреба, В. В. Григоренко, Ю. А. Потапенко приведена к современному уровню геологической изученности Кавказа (1973 г.). Для части заповедной территории (Лаура, Пелух) составлены геологическая, геоморфологическая и гидрогеологическая карты масштаба 1:50 000 (Пруцкий, Лаврицев, др.). Составлена сводка высокогорных озер заповедной территории (Ефремов). В результате многолетних экспедиционных и стационарных работ выявлена пространственная изменчивость почвенного покрова заповедника и сопредельных участков (Захаров, 1929; Розмахов, 1937—1944; Зенин, 1944—1949), составлена почвенная карта заповедника (Горчарук, 1981; ВИСХАГИ, 1986), геоботаническая карта лесного пояса М 1:50 000 (Голгофская, 1985), составлены также списки флоры высокогорных лугов (Алтухов, 1965, 1985), флоры лесного пояса (Голгофская, 1977), фауны млекопитающих (Котов, 1969), птиц (Аверин, Насимович, 1938; Тильба, 1977). Проведенная инвентаризация флоры и растительности позволила получить следующие материалы: сводку грибов заповедника — 722 вида (Васильева, 1939), список растений Хостинской тисо-самшитовой рощи (Альпер, 1960), сводку флоры лесного пояса заповедника (Голгофская, 1979), высокогорий.

В результате инвентаризации фауны получены сведения по энтомофауне (Слащевский, 1927—1934), систематический обзор млекопитающих заповедника (Александров, 1966). В тот же период изучены типы леса заповедника (Соколов, 1936; Соснин, 1939; Сахаров, 1939; Лазук, 1968; Голгофская, 1966), составлена лесотипологическая географо-генетическая классификация типов леса (Голгофская, 1971), выявлены основные закономерности динамики растительности лесного пояса (Голгофская, 1968, 1971, 1975), а также гидрологическая почвозащитная роль лесов заповедника (Хуторцов, 1967); закономерности эволюции популяций кавказской пихты и восточного бука в связи с развитием коллидских и кубанских лесов (Придня, 1974—1985).

В тот же период выявлены факторы, определяющие динамику растительности лесного пояса, при этом показано территориальное преобладание природных (первичных и вторичных) смен лесной растительности в результате взаимодействия растений между собой и эдафическими элементами среды (Голгофская).

Изучены продуктивность и структура луговых фитоценозов, динамика флористического состава, сезонное развитие, кормовая ценность и биология растений высокогорных районов (Алтухов, 1964; Храмцова, 1966; Семагина, 1980).

Теоретически обоснована и заложена в натуре система экологических стационаров. Она включает в себя сеть постоянных площадей (50) на 3-х основных эколого-географических профилях, меридионально размещенных на территории заповедника и биосферного региона, проходящих через Главный хребет. На них размещены 4 стационара, в том числе один — высокогорная экосистема «Джуга — Челенсы».

Для целей экологического мониторинга выполнены исследования по выявлению вредоносной микрофлоры основных лесобразователей (Черпаков, Цицосани, 1978); факторы, влияющие на численность и состояние охраняемых видов животных, их минеральное питание (Розмахов, 1937—1944), способы эффективной подкормки (Раушенбах, Журавлева, 1937).

Выявлены также особенности морфологии, половой и возрастной состав популяций основных охраняемых животных, изучена динамика их численности, основные особенности экологии оленя (Александров, 1968), тура (Котов, 1968), кабана (Дуров, 1974), волка, рыси, медведя (Кудактин, 1978, 1980).

За этот период решена проблема, которая была поставлена декретом СНК РСФСР при организации заповедника: восстановлена жизнестойкая популяция горного зубра (Калугин, 1968, Немцев, 1977—1985), обитающая без вмешательства человека в естественных условиях. Работа по восстановлению зубра начата в 1940 году. Исходное поголовье — гибриды зубра и бизона второй и третьей генераций. Генотипический состав улучшался методом поглотительного скрещивания на зубра при включении в популяцию чистокровных самцов и отбора фенотипов, наиболее отвечающих облику утраченных здесь до организации заповедника аборигенных зубров. После 1960 г. селекция прекращена, и развитие популяции идет только на основе взаимодействия генотипов со средой. К настоящему времени популяция 1000 зубров обитает в ареале

свыше 150 тыс. га на горно-лесных и высокогорно-луговых ландшафтах как в ядре заповедника, так и в его охранной зоне, а также в хозяйственно-используемых территориях гослесфонда. Численность популяции превысила уровень таковой аборигенного зубра в конце прошлого века. Восстановленные зубры фактически (на статистически достоверном материале) не отличаются от последних по экстерьеру и основным экологическим признакам и этологическим реакциям. Восстановленных зубров многие исследователи считают особой формой зубро-бизонов, внешне сходную с чистокровными зубрами.

## **2. Работа биосферной станции «Джуга» по международной программе и ее перспективы.**

Для проведения научных исследований в Кавказском государственном биосферном заповеднике по главной теме формируются сети профилей и стационаров.

Среди профилей важнейшее значение имеет главный экологический профиль (ГЭП), который начинается от Черноморского побережья Кавказа в зоне интенсивного хозяйственного использования, пересекает на южном и северном макросклоне заповедника все функциональные зоны и завершается одним концом в пос. Псебай, а другим — в пос. Гузерипль, тем самым соединяясь на северном макросклоне с восточным и западным профилями. ГЭП задуман как инструмент слежения за природными процессами и явлениями с последующей экстраполяцией на возможно большую территорию. ГЭП оборудуется опорной наблюдательной сетью, состоящей из станции гидрометслужбы и различных стационаров. Эти опорные станции обеспечивают непрерывную регистрацию показателей природной среды, в то время, как на ГЭП наблюдения проводятся с определенной периодичностью маршрутно-экспедиционным методом.

Биосферная станция «Джуга» была создана в 1986 г. на территории в 60 км<sup>2</sup>. Она расположена на восточных склонах Джугского массива (левый берег р. Уруштен — притока р. Малая Лаба) в пределах от 1250 по 2800 м н. у. м. Территория станции с севера ограничена Солонцовым хребтом, с запада — Джугским массивом, с юга — хребтом Бурьянистый и с востока — р. Уруштен.

В основу организации станции положены теоретические разработки Н. А. Солнцева о морфологической структуре ландшафта, состоящего из ПТК разного иерархического уровня в их функционально-генетической взаимосвязи. Ланд-

шафтный подход при этом базировался на следующих принципах:

- ведущей роли литогенной основы;
- репрезентативности территории по отношению к максимально большей части территории заповедника;
- мозаичном строении территории, состоящей из ПТК разного ранга;
- включении как нарушенных, так и хозяйственно используемых территорий с целью определения оптимальных и предельно допустимых нагрузок на ПТК:

С 1 апреля 1986 г. на станции ведутся круглогодичные наблюдения за геоморфологическими, климатическими, гидролого-гидрохимическими, почвенно-геохимическими и биологическими процессами. Вся работа ведется на профилях, в понятие которых вложен временной смысл: на станции существуют профили постоянного действия, декадные и сезонные. На постоянных профилях расположены контрольные площадки, где, кроме биологических, ведутся наблюдения по программе метеостанции II разряда. Если одна площадка находится на лугу, то сопряженная — в лесу — для определения его роли в формировании микроклимата, распределения поля осадков и других воздействий леса на ПТК. Как на открытой местности, так и в лесу ведутся термо-гидроградиситные наблюдения, сбор осадков на химический анализ.

В данный момент на станции существует 4 декадных профиля, оборудованных сетью опорных пунктов, регистрирующих тепловой режим воздуха, почв, количество и химический состав выпадающих осадков, испарение, биопродуктивность ценозов, гидролого-гидрохимический режим водоемов и водотоков. Постоянные профили обслуживаются силами наблюдателей, остальные — экспедиционно. В структуре станции предусмотрена как экспедиционная, так и аналитическая группы. В настоящее время в распоряжении аналитической группы имеется химико-аналитическая лаборатория, оборудованная для проведения унифицированного анализа природных сред. Информация со станции поступает с помощью коротковолновой радиостанции «Ангара» и при смене наблюдателей. После обработки полученная информация обобщается в сезонных бюллетенях. Энергообеспечение станции осуществляется с помощью ветроэнергоагрегата (АВЭУ-6-4) мощностью 4 квт. Персонал доставляется вертолетом, станция оснащена регистрирующим и дистанционным оборудованием, вычислительной техникой. Проект энергообеспечения включает



в себя гелио- и ветроагрегаты, санитарно-техническое обеспечение с помощью установки УПО «Веселойка» (Финляндия).

Перед коллективом станции поставлены следующие задачи:

— получить данные по динамике процессов и явлений природной среды в качестве основы для проведения фонового мониторинга;

— проводить фоновый мониторинг природной среды;

— привязать биоритмы к типам погоды;

— рассчитать оптимальные и предельно допустимые нагрузки на ПТК заповедника и сопредельных территорий;

— выявить возможности экстраполяции полученных данных на другие территории;

— прогнозировать процессы, происходящие в природных комплексах заповедника и сопредельных территорий.

Организация работы на подобных станциях в других заповедниках дает унифицированный материал, который позволит создать научно-исследовательскую сеть в различных регионах и начать формировать информационный банк данных по экологической обстановке.

В развитие этих задач с 1989 г. биосферная станция КГБЗ включилась в осуществление пилотной стадии международной программы комплексного мониторинга (разработка и контроль реализации ПКМ осуществляется в Швеции, обработка банка данных — в Финляндии).

Основной целью пилотной стадии Программы комплексного мониторинга является определение и прогнозирование состояния экосистем и его изменения под влиянием антропогенных загрязняющих веществ, в частности, с целью разработки и осуществления мер по контролю выбросов или трансграничных потоков атмосферных загрязняющих веществ. Другая цель заключается в определении и прогнозировании трендов переноса загрязняющих веществ различными средами. В рамках Программы комплексного мониторинга проводятся отбор и анализ проб воздуха и осадков наземной и водной биоты, почвенных грунтовых и поверхностных вод, причем все эти наблюдения и исследования осуществляются на одном экологическом, являющемся либо небольшим водосбором, либо иной территорией с четкой гидрологической привязкой.

Такая программа дополнит уже существующие национальные и международные программы мониторинга и обеспечит получение подробной информации о состоянии экосистем и изменениях, происходящих в них под воздействием антропо-



генных загрязняющих веществ. В частности, программа обеспечивает получение информации о действенности мер по борьбе с выбросами, предпринимаемых на национальном и международном уровнях, а также о способах переноса загрязняющих веществ различными средами. Для достижения целей в программу включен анализ механизмов различных процессов и оценка балансов веществ, результаты которых могут быть использованы как входная информация для моделирования и оценки критических нагрузок.

Несмотря на то, что основная программа может быть использована также и для оценки воздействий кислотных осадков на экосистемном уровне, ПКМ не является всего лишь очередной программой мониторинга кислотных веществ, загрязняющих атмосферу. Эту программу можно определить как программу мониторинга экосистем, приемлемую для фундаментального изучения самых различных экологических процессов. Гибкость программы в отношении измеряемых параметров позволяет в перспективе также проводить оценку:

- воздействий изменения климата и интенсивности ультрафиолетового излучения на экосистемы;
- изменений потоков питательных веществ и энергии в пределах экосистемы (например, расчет биомассы);
- переноса малых составляющих (металлов, микроэлементов, токсичных органических соединений) в экосистеме и т. д.

Как таковая, сеть комплексного мониторинга является разумным «помещением капитала», поскольку ее можно использовать для решения многих современных и перспективных проблем мониторинга окружающей среды.

Следует также отметить, что в центре внимания ПКМ находятся исследования процессов и балансы элементов на экосистемном уровне. Следовательно, оно является дополнением к уже существующим программам мониторинга, таким, как Международные совместные программы МКИ, ЕЭК, ГМЕЛ (совместная программа мониторинга и оценки дальнего переноса атмосферных загрязняющих веществ), которые ограничены, главным образом, зональным картированием отдельных сред. Любая из станций ПКМ вписывается в соответствующие программы серии МКП в отношении критериев выбора станций и оценки параметров. Следовательно, ПКМ может осуществляться на уже функционирующих станциях мониторинга воздействий атмосферных загрязняющих веществ при условии, что на данной станции можно будет про-

водить дополнительные процедуры мониторинга других частей экосистемы.

Работа в рамках международной программы комплексного мониторинга (МПКМ) ставит перед заповедником сложные проблемы. Дело в том, что выбор МПКМ объектов наблюдения, их параметров, объем и частота проб (наблюдений), методика их взятия, детальность и направленность анализа, способ обработки и форма представления данных в значительной степени отличается от принятых у нас в стране, в том числе осуществляемых в заповеднике по теме «Летопись природы». Причем в МПКМ предполагается изучение таких объектов и параметров которые не принимаются во внимание нашими программами и — наоборот — некоторые важные показатели структуры и динамики природно-территориального комплекса, исследуемые в рамках международных экологических программ, в том числе по теме «Летопись природы» в МПКМ игнорируются.

Это значит, что при решении включения в международные программы комплексного мониторинга всей территории заповедника, а тем более его региона, требуется перестройка системы экологических исследований и изменение программ сбора информации по «Летописи природы».

Вместе с тем, необходимо сказать, что МПКМ также не является совершенной, что отмечают и сами авторы, а, следовательно, также нуждается в пересмотре.

Обладая большим опытом комплексных биогеоценологических и экологических исследований КГБЗ имеет возможность и планирует разработку новой программы комплексного мониторинга, учитывающей достоинства МПКМ и компенсирующей ее упущения. Новая ПКМ должна дополнить МПКМ существенно вопросами для характеристики состояния экосистем показателями и способами выявления связи между ними, что в МПКМ практически не предусматривается. Эта ПКМ будет передана Центру Данных Окружающей среды (Швеция) для взаимной корректировки МПКМ в 1996 году в форме вербально-математической модели горного биогеоценоза (стационар «Сенная—Бурьянистая—Джуга» в КГБЗ).

Для построения модели и включения в МПКМ предусматривается кодирование фауны, флоры, типов фито- и зооценозов, факторов и показателей экосистем и биогеоценозов.

Основная задача кодирования — сжатие информации — решается посредством соответствующей математической модели теории кодирования. Задачей же биологов при форми-

ровании банков данных является скорее не кодирование, а формализация исходных материалов.

Формализация материалов флоры заключается в первую очередь в представлении в числовой форме информации о частоте встречаемости вида, степени его редкости (1), его географическом распространении (2), приуроченности к определенным биотопам (3) и растительным сообществам (4). Причем особую сложность представляет количественное определение силы связи распределения каждого вида с единицами географического (геоботанического) районирования, типологическими либо синтаксономическими единицами.

Предлагается (В. В. Акатов) один из возможных вариантов решения этой задачи. Он предполагает использование метода коллигаций (соответствий) (Генес, 1967), позволяющего определить меру связи каждого состояния явления с каждой ступенью фактора. В его основе лежат понятия: 1) априорной (общей) вероятности  $P(a)$ , отражающей поведение какого-либо класса явления ( $a$ ) в общем ряду размещения всех классов явления  $A(a \dots a)$  без учета размещения этих классов по ступеням какого-либо фактора  $B$ ; 2) апостериорной (частной) вероятности  $P(a/v)$ , отражающей поведение только определенных классов явления  $A(a \dots a)$  при определенных состояниях плана фактора  $B(v \dots v)$ .

Коэффициент коллигации ( $C$ ) определяется как отношение  $P(a/v) / P(a)$ , т. е. частной к общей вероятности. Наличие заметной зависимости явления от анализируемых факторов предполагается при  $C_1$ .

В качестве факторов в этом случае могут выступать: единицы геоботанического районирования, признаки местообитаний, типы растительных сообществ и т. д., а в качестве явлений — встречаемость вида (1) и (или) плотность их популяций (2).

Преимущества данного подхода заключаются в следующем:

1) В процессе анализа будет сведен в единое целое материал, накопленный ботаниками за многие годы, определена степень изученности распределения видов и выявлены существующие в этом отношении пробелы.

2) Количество информации о видах, введенное в банк данных, значительно превышает то, которое содержится в традиционных флорах или списках фауны. Кроме того информация может быть легко переработана (например, с целью выделения экологических групп видов).

3) Информация будет введена в количественном выражении.

4) Простота расчета коэффициента коллигации.

5) Невысокая требовательность к способам сбора исходного материала.

6) Данный подход может быть использован не только при формировании банков данных, но и формировании промежуточных вариантов матриц вербально-математической модели биогеоценоза.

**3. Вербально-математическая модель биогеоценозов стационара «Сенная—Бурьянистая—Джуга» и общая модель ПТК КГБЗ.**

Хотя в заповеднике и проведены комплексные исследования, однако во многих случаях посвящены они были частным вопросам: или выяснению продуктивности отдельных компонентов биогеоценозов, или выяснению частных трофических связей в них, мало отражающих природно-территориальный комплекс заповедника и его продолжение в едином с ним сопредельном ландшафте. При этом, как правило, заповедник признавался как навсегда заданный природный объект с постоянными границами без должного анализа соответствия объема и конфигурации его территории таковым естественно-исторически сложившимся природно-территориальным комплексам или географическим ландшафтам. Выбор объектов работ определялся не целями и задачами защиты заповедника и региона, который он представляет, а «стандартными», принятыми в обычных исследованиях, пробными площадями, например, в лесоведении, луговедении или по программе МБИ. Вместе с этим недостаточно учитывались принцип и методы общей экологии и, особенно, популяционной. Не избежали этих методических недостатков более ранние исследования природных объектов в Кавказском заповеднике. Так, если в ряде работ и предпринимался более или менее полный охват природно-территориального комплекса, то это относится к отдельным видам охраняемых животных и растений. Если же прибегали к комплексным исследованиям, то выбранные объекты оказывались узкими. В обоих случаях ускользал главный вопрос о территории заповедника, ее масштабе. Вместе с тем, во многом случайность выбора или, точнее, «остаточный» принцип выделения территории очевидны.

Начиная с 1978 года, коллектив научных сотрудников, имея определенный опыт научной работы в природном комплексе заповедника, пришел к заключению о необходимости

комплексных экосистемных исследований, которые по своим подходам не повторяли бы названных выше методических недочетов.

Система комплексного экосистемного и биогеоценотического исследования предполагает обобщать и представлять в форме вербально-математической, постоянно воспроизводимой (перманентной) модели. Для этих целей был разработан План научных исследований КГЗ на 1978—1980 гг., учитывающий весь объем работ по предварительному накоплению материала, а также Программа и Инструкция по созданию вербально-математической модели (Сетров, 1978). Однако по независящим от заповедника причинам выполнение Плана и Программы по ряду исследований были прекращены. Только небольшая группа научных сотрудников (Придня М. В., Кудактин А. Н. и Семагина Р. Н.) продолжила эту работу на ранее выбранных участках территории заповедника популяционно-экологические исследования взаимосвязи «хищник—копытные—растительность». Результатом этих работ стали «Методические рекомендации по выявлению взаимосвязей популяций хищников, копытных и растительных сообществ горных экосистем горных заповедников» (Сочи, 1989).

В качестве основных поставлены и частично были разрешены следующие задачи:

1) Факториально-экологическое: специальные методы климатической съемки для целей выявления факторов существования популяций растений и животных, их сообществ, периодическая съемка снегового покрова и площадей, доступных в качестве пастбищ для животных.

2) Экология и биология популяций: определение условий выживаемости популяций в конкретных местообитаниях на основе определений основных параметров: возрастная, пространственная, фенотипическая структура, эффективная (репродуктивная) численность, показатели плотности, параметры динамики популяций, зависящие от плотности, эффект группы и другие популяционные подходы.

3) Географо-биоресурсных исследований, составление биоресурсных карт по основным биотическим компонентам с точки зрения оценки их как ресурсного потенциала для вышестоящего трофического звена и как потребителя нижележащего уровня, а также конкурентных взаимодействий в пределах одного и разных уровней, включая и конкурентные связи. Важная роль принадлежит феногеографии популяций и ви-

дов, так как фенотипы обладают неодинаковой биопродуктивностью, а гетерогенность популяций — всеобщий закон.

4) Эколого-биохимические исследования, включающие наряду с оценкой ресурсов почв, ландшафтов также основные биохимические показатели кормовых растений, состава их питательных элементов, загрязнителей, особенно включающихся в клеточные циклы животных, которые по мере накопления становятся опасными для них, с учетом видового и популяционного состава.

5) Построение концептуальных моделей взаимосвязей между блоками-уровнями (и по каждому компоненту в пределах блоков-уровней): хищники—копытные—другие группы животных-консументов — луговые формации — нивальные — лесные — почвенно-ландшафтные единицы.

6) Построение общей модели экосистемы.

Модель не удавалось построить, но был собран значительный материал для реализации этой цели. Между тем, необходимость создания постоянной воспроизводимой, т. е. перманентной модели типичных биогеоценозов заповедника определяется целями заповедного дела и современным уровнем развития биологических наук. Задачи Кавказского биосферного заповедника многообразны и главная из них — сохранение фауны, флоры и минеральных богатств неизмененного природного комплекса Западного Кавказа. Однако влияние на этот комплекс промышленного и сельскохозяйственного производства, осуществляемого у самых границ заповедника, растет не только по силе, но и по разнообразию форм воздействия (промышленная рубка леса, массовый выпас скота с применением на лугах пестицидов и гербицидов, создание карьеров по добыче различных минералов, нефтедобыча, проведение дорог и автострад, высоковольтных линий, создание плотин и водохранилищ и, наконец, глобальное воздействие мирового промышленного производства путем загрязнения атмосферы и изменения климата на Земле).

Современный уровень научных исследований в заповеднике не позволяет ни предвидеть всех последствий этих факторов, ни, тем более, предотвратить пагубное влияние некоторых из них. Прогнозирование поведения столь сложно организованного объекта природы как единство горнолесных и луговых биогеоценозов возможно лишь при создании его целостного образа. Только выявив все основные элементы и связи между ними, т. е. воспроизведя его структуру, определив направление и силу потоков вещества, энергии и информации в



нем и способы их саморегуляции, можно предсказать возможные пути преобразования объекта исследования при изменении его внешней среды и внутренних условий. Воспроизведение в целостном виде строения и способов поведения биогеоценоза означает построение его динамической модели. А поскольку объект непрерывно изменяется, то необходимо изменение его модели, т. е. моделирование приобретает перманентный характер. Эти требования становятся неприменимыми для заповедников, ведущих биосферные исследования.

Непрерывно воспроизводимая (перманентная) модель, таким образом, отвечает тем задачам, которые в заповедниках выполнялись по такой обобщающей теме как «Летопись природы». Однако эта тема в рамках перманентного моделирования выступает на совершенно иной, современной основе. Причем дело не только в терминологии, что само по себе также важно, но в подходе к отбору материала, методике его анализа и обобщения. На первый план в модели выступают не внешние описания наиболее наглядных событий и явлений, что прежде всего предусматривает инструкция по составлению «Летописи природы», а связи и зависимость между компонентами природного комплекса, их динамика с детальной по времени и существу фиксацией состояния. При этом фенология любого биологического вида в модели этого вида воспроизводится даже более полно, чем в «Летописи природы».

Вершиной любого научного исследования является математическая формулировка законов организации и развития изучаемого объекта. Но и преждевременная попытка математизации недостаточно обдуманного и логически не упорядоченного материала ведет к бесполезной трате сил и времени. Прежде, чем обозначить математическим символом те или иные биологические явления или связи между ними, необходимо познать их сущность, качественную особенность и реальное содержание их взаимозависимости (функциональной связи). Поэтому модели математической должна предшествовать описательная (объяснительная) или иначе — вербальная модель.

Научный коллектив Кавказского заповедника, вступив на путь биосферных исследований, должен начать с создания такой описательной, вербальной модели наиболее типичных биогеоценозов Западного Кавказа с тем, чтобы в дальнейшем перейти к воспроизведению в математической форме и к созданию вербально-математической модели всего природного комплекса заповедника.

В целях получения нового материала для создания вербально-математической модели наиболее типичных лесных и горно-луговых биогеоценозов заповедника и осуществления мониторинга по Международной биосферной программе был разработан план научно-исследовательских работ Кавказского биосферного государственного заповедника на 1992—1995 гг..

В соответствии со сформулированной для коллектива КГБЗ научной проблемой «Разработка научных основ сохранения популяций, биогеоценозов и оптимизации экосистем Западного Кавказа» и необходимостью сосредоточения усилий на решении основной задачи, вытекает одна обобщенная тема: «Состав, структура, динамика и условия сохранения популяций и биогеоценозов Кавказского заповедника и Западного Кавказа (Летопись природы)». Эта тема включает все традиционные для Кавказского заповедника направления научных исследований, имеющих в основном мониторинговый характер, как процесс слежения за состоянием природного комплекса заповедника. Это — территория и его охрана, геоматематические факторы, почвы, флора, растительность, фауна и животный мир, фенетика, способы организации и обработки материала комплексного мониторинга и вербально-математическая модель биогеоценоза и экосистем стационара «Сенная — Бурьянистая — Джуга». Особенность плана НИР КГБЗ на 1992—1995 гг. заключается в том, что все разделы тем направлены на изучение не просто отдельных видов и факторов, а на их экологические связи в популяциях и биогеоценозах: во-вторых, исследования сориентированы на выявление механизмов сохранения соответствующих видов, популяций и биоценозов, т. е. тематика приведена в соответствие с основной научной проблемой заповедника, чего не было раньше. Конечно, и в прежних разработках проблема формулировалась также, но тематика разделов никак ей не соответствовала и получалось так, что проблема была сама по себе, а исследования шли сами по себе. Поворот к комплексному экологическому мониторингу требует не просто фиксации объекта, а поиск механизмов его саморегулирования и самосохранения.

Поиск таких механизмов, однако, также не является самоцелью, а необходим лишь для того, чтобы определить пути оптимизации внешних и внутренних условий охраняемого биогеоценоза, учитывая их изменения, имеющие антропогенный и, как правило, отрицательный для его сохранения характер. В этой связи в план НИР выделяется особый раздел



(подтема) — «Научно-обоснованные мероприятия по сохранению биогеоценозов и оптимизация экосистем заповедника». По существу, на уровне этой подтемы проверяется и реализуется эффективность всех других разделов темы, их значимость для сохранения природно-территориального комплекса заповедника. (По этой теме зав. лаб. В. В. Черпаковым разработана обширная программа). Именно поэтому здесь сконцентрировано много особо важных и довольно специфических проблем, имеющих однако значимость для большинства заповедников Российской Федерации.

#### **4. Природоохранная работа и ее научное обоснование.**

Успешное разрешение проблемы «Разработка научных основ сохранения популяций, биоценозов и оптимизация экосистем Западного Кавказа» в известной степени будет определяться практическим воплощением систем охраны в регионе Западного Кавказа и в частности состоянием и перспективами сохранения природно-территориального комплекса Кавказского заповедника, как ядра биосферного региона Западного Кавказа. Общая деградация экосистем региона, имеющие место нарушения вокруг самого КГБЗ и частично на его территории, требует необходимости пересмотра и принципов организации охраны заповедных и прилегающих территорий. Кроме того изменения и корректировки требует сложившаяся и не меняющаяся многие десятилетия система лесной охраны КГБЗ. В основу научно-организационного направления деятельности КГБЗ должны быть положены программные документы «Плана действий по биосферным заповедникам» (1984 г.) и «Дополнения» к нему (1986 г.) ЮНЕСКО.

Совершенствование системы сохранения ПТК КГБЗ должно строиться на ежегодно пополняемом банке данных о представительстве и состоянии популяций, экосистем и их компонентов с учетом социально-экономических и национально-демографических особенностей региона, анализом доминирующих нарушений популяций и экосистем, анализом эффективности деятельности лесничеств, кордонов и всей системы охраны.

В условиях новой, складывающейся вокруг заповедника политической, экономической и социальной ситуации важнейшим фактором устойчивости и стабильности функционирования заповедных экосистем становится прогнозирование региональной ситуации и непосредственное участие заповедника в региональном планировании в целях коррекции социально-экономических программ. Имеющаяся на сегодняшний день

ситуация свидетельствует об обострении и во многом непредсказуемости региональной обстановки. Назовем лишь наиболее крупные открытые проблемы:

1. Деятельность Сочинского ГПНП, проектирование Лагонакского ГПНП.

2. Деятельность охотхозяйств, охотобществ вокруг заповедника и пресс браконьерства.

3. Выпас скота на высокогорных пастбищах Лагонаки, Аишха, Бамбаки, Умпырский перевал и др.

4. Плавовый и «дикий» туризм, его обоснованность, экономика и регулирование.

5. Рубки главного пользования в Апшеронском, Гузерипильском ЛПХ, Псебайском, Мостовском и Бескесском ЛК.

6. Допустимые объемы хозяйственной деятельности внутри самого заповедника — например, мы не знаем, до каких пор можно будет вырубать пихту и бук на хозяйды — дрова, дрань, домики, мосты и т. п. и критерии выборок.

7. Несовершенство существующей охранной зоны и отсутствие научно-обоснованного функционального зонирования.

8. Отсутствие научного и экономического обоснования территории ПТК КГБЗ, минимальной и оптимальной его площади, исходя из структур популяций и экосистем.

9. Возвращение отторгнутых ранее территорий.

10. Документально правовое оформление территории и объектов ПТК КГБЗ как федеральной собственности, находящегося на территории двух краев и трех республик и примыкающего к внешней государственной границе СНГ.

11. Отсутствие научно обоснованных принципов и критериев нагрузок на работников государственной лесной охраны (инспекции).

12. Отсутствие научной оценки места гено- и ценофонда ПТК КГБЗ в биосферном регионе Западного Кавказа и разрешение многих научных теоретических и практических направлений, исходящих из этой проблемы.

13. Проблема заготовки дикорастущего растительного лекарственного сырья и роль заповедника.

14. Критерии эффективности деятельности лесной охраны для современных условий.

Главная стратегическая задача — практическое внедрение научно обоснованных рекомендаций по сохранению заповедника как единого целого природно-территориального комплекса, построенного на компромиссе между неприкосновенностью абиоты, биоты и спектром антропогенной деятельности внутри

территории и вокруг нее, исходя из специфичности региона, специфичности разных участков заповедника и его биосферных комплексов. Выделяются также этапные задачи, направленные на разрешение конкретных проблем и вопросов, которые могут быть сведены к следующим направлениям:

1. Картографическая информация — населенные пункты, тропы, дороги, домики, мосты, лесотехнические участки, кордоны, лесничества, экологические профили, стационары, пробные площади, места сезонных концентраций и миграционных путей животных, функциональное зонирование, солонцы: выпасы, вырубки, охотхозяйства и пр. для ПТК КГБЗ и примыкающих к границам территорий административных районов.

2. Аналитические материалы с выводами по разделам.

3. Прогностические материалы с рекомендациями по оптимизации функционирования и сохранения ПТК КГБЗ в регионе Западного Кавказа.

Предполагается, что весь комплекс работ, необходимых по теме, на 80—90% может быть решен силами научного отдела и отдела охраны (инспекционного), а также частично привлеченными специалистами. При этом выполняется принцип территориально-регионального подхода, т. е. сбор и анализ информации, прогноз и рекомендации распространяются не только на ПТК КГБЗ собственно, но и на прилегающие к заповеднику государственные образования и административные районы, на территории которых он расположен.

В результате выполнения работ по данному разделу должны быть получены:

1. Картосхемы масштабов 1:100 000 — 1:25 000 с нанесенными объектами;

2. Списки объектов и табличный материал;

3. Рекомендации по оптимизации:

а) территории заповедника;

б) кордонной сети;

в) функционального зонирования;

г) стратегии сохранения видов, популяций, экосистем, ландшафтов;

д) организации государственной инспекционной охраны;

е) режимов природопользования внутри ПТК КГБЗ;

ж) режимов природопользования в районах за пределами ПТК КГБЗ (лесопользование, туризм, сельское хозяйство и др. виды).

4. Концепция экологической и политической стратегии функционирования ПТК КГБЗ.

В целях охраны заповедника его территория подразделена на 6 отделов охраны, включающих 10 кордонов и 47 обходов. Имеется оперативная группа, базирующаяся при управлении в Адлере. Связь между отделами охраны, кордонами и управлением осуществляется по радио и телефону. Охрана осуществляется пеше, конно, автотранспортом и путем вертолетного патрулирования.

Эта система охраны создана еще в 20-е годы и с тех пор практически не менялась и потому принципиально устарела и не соответствует современным условиям существования ПТК заповедника.

Устарела, собственно, кордонная система, приспособленная лишь к пешему и конному способам осмотра территории. По по причине действия новых социально-экономических факторов, повышения жизненного уровня населения, который на кордоне обеспечить невозможно, кадровый состав лесной охраны сейчас оказывается случайным. На кордоне нет возможности обеспечить элементарные (по современным понятиям) условия быта: нет, за редким исключением, электричества, школ, лечебных учреждений и учреждений культуры, необеспеченность жильем в случае увольнения и др. Все это порождает высокую текучесть кадров и отсутствие профессионализма лесной охраны. Приходят люди, желающие быстро обогатиться или ищущие уединения сектанты: те и другие не заинтересованы в реальной охране заповедника, а контроль за их деятельностью чрезвычайно затруднен. Поэтому кордоны стали лишь базой отдыха для многочисленных гостей лесников и перевалочным пунктом браконьеров, местом откорма домашнего скота для продажи. Таким образом, охранять заповедник некому и некогда. Большинство лесников заповедника, несмотря на рост браконьерства, за много лет не задержали ни одного браконьера, а если и составили акт, то совсем безобидный — сбор грибов, рыбалка. В этих условиях кордоны для заповедника не только бесполезны, но и являются фактором, нарушающим режим заповедности.

Конечно, кроме кордонов есть еще оперативная группа, а также отдельные лесники — энтузиасты охраны заповедника. Но они малочисленны, плохо вооружены и технически не обеспечены, а поэтому не в состоянии сдержать натиска браконьерства, принимающего самые изощренные и зачастую — дикие формы (загон и расстрел животных в снеговых траншеях, охота с вертолета и др.).

Это значит, что изменить ситуацию может только коренная реорганизация охраны заповедника. Нынешнее преобразование лесной охраны в государственную инспекцию оказалось лишь простым переименованием старых форм охраны.

Таким образом, существующая ныне система охраны Кавказского биосферного государственного заповедника с размещением охраны по отдельным кордонам не соответствует современным задачам, статусу заповедника и является неэффективной по следующим причинам:

1. Отсутствие маневренности в охране территории, необходимость которой диктуется возросшей технической оснащённостью браконьеров.

2. Трудность обеспечения безопасности работников охраны в горных условиях.

3. Невозможность обеспечить современный уровень бытовых условий и культурного обеспечения работников охраны, проживающих на кордонах (медицинская помощь, школа, материально-техническое снабжение), что приводит к большой текучести кадров.

4. Трудность контроля за деятельностью оторванных на долгое время от центров управления работников инспекционной службы охраны (увеличение нарушений заповедного режима самими работниками инспекции по охране, проявления фактов нарушения трудовой дисциплины, правил общежития и др.).

5. Само нахождение кордонов на заповедной территории и их хозяйственная деятельность являются немаловажным фактором отрицательного воздействия, нарушающим естественный процесс в заповеднике.

В связи с вышеизложенным необходимо перейти к принципиально новым методам охраны заповедной территории: организации централизованных усадеб и введению режима непрерывного оперативного патрулирования.

Реорганизация форм и методов охраны предполагает осуществление следующих мероприятий:

а) Сосредоточение ныне разбросанных по заповеднику кордонов в благоустроенных поселках близ границ заповедника с поэтапным строительством жилья со всей необходимой инфраструктурой (в пос. Красная Поляна, Солох-Аул, корд. Карань, пос. Гузерипль, пос. Кировский).

б) Создание при отделах охраны (лесничествах) постоянных патрульных групп, ведущих непрерывное патрулирование по периметру заповедника и на его радикальных обходах.

в) Внедрение в систему охраны современных технических средств — мотодельтапланы, приборы охранной сигнализации, автомобилей, повышенной проходимости, переносными портативными радиостанциями, качественным табельным нарезным оружием.

г) Реорганизацию системы радиосвязи и создание системы хранения и автоматической записи информации.

д) Широкое применение авипатрулирования для охраны труднодоступных районов заповедника, оперативной переброски охранных групп при задержании браконьеров и проведении противопожарных мероприятий.

Выполнение изложенной выше программы позволит вернуть Кавказскому заповеднику наименование «образцовый», которым он был удостоен в 30-х годах, и быть подлинно природноохранным и научным учреждением международного уровня.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Аверин Ю. В., Насимович А. А. Птицы горной части Северо-Западного Кавказа. «Тр. КГЗ», 1938, I.
- Александров В. Н. Млекопитающие Кавказского заповедника. «Тр. КГЗ», 1965, 8.
- Александров В. Н. Численность оленей в Кавказском заповеднике и определяющие ее факторы. «Проблема охраны и рационального использования промысловых животных». М., 1968.
- Алтухов М. Д. Сравнительная характеристика хозяйственно используемых и заповедных высокогорных лугов Краснодарского края. «Охотничье хозяйство и заповедники СССР», 1964, № 1.
- Алтухов М. Д. Материалы по флоре Кавказского заповедника. «Тр. КГЗ», 1965, 8.
- Альпер В. Н. Список растений, собранных в Хостинской тисо-самшитовой роще в 1938 г. «Тр. КГЗ», 1960, 6.
- Васильева Л. Н. Изучение грибной флоры Кавказского заповедника. «Советская ботаника», 1936, № 4.
- Голофская К. Ю. Типы леса Кавказского заповедника и их классификация. «Лесная растительность и дендрофлора Кавказа», Махачкала, 1965.
- Голофская К. Ю. Смены растительности в лесном поясе Кавказского заповедника. Материалы по динамике растительного покрова. Владимир, 1968.
- Голофская К. Ю. Основы генетической классификации лесов Кавказского заповедника. «Совещание по классификации растительности. Ленинград, 1971, (Тез. докл.)». Л., 1971.
- Голофская К. Ю. Динамика растительности в верхнегорной ступени лесного пояса на Северо-Западном Кавказе. «V Всесоюзное совещание по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий, (Тез. докл.)». Л.-Баку, 1971.

- Дуров В. В. Использование кабаном растительных кормов на Северо-Западном Кавказе. «Роль животных в функционировании экосистем». М. Наука, 1975.
- Захаров С. А., Буш Н. А. Пятилетний план исследования Кавказского государственного заповедника в почвенном и ботанико-географическом отношении. «Тр. Сев.-Кав. ассоц. и.-и. ин-тов.» т. 2, № 81. 1929.
- Зонн С. В. Долина Загедан в верховьях Большой Лабы на Северном Кавказе (кр. физико-географический очерк). «Изв. вссес. геогр. об-ва», т. 78, № 4, 1946.
- Зонн С. В. Горно-лесные почвы Северо-Западного Кавказа. М.-Л., 1950.
- Калугин С. Г. К вопросу о восстановлении горных зубров на Северо-Западном Кавказе. «Проблема охраны и рационального использования промысловых животных». Москва, 1968.
- Калугин С. Г. Восстановление зубра на Северо-Западном Кавказе. «Тр. КГЗ», 1968, 10.
- Котов В. А. Вопросы размещения и перспективы роста численности популяции кубанского тура. «Проблема охраны и рационального использования промысловых животных», Москва, 1968.
- Котов В. А. Плотность населения высокогорных копытных Кавказского заповедника как показатель биологической продуктивности угодий. «Естественная производительность и продуктивность охотничьих угодий СССР». Киров, 1969, ч. II.
- Кудактин А. Н. Волк на Западном Кавказе. «Охота и охотничье хозяйство», 1977, № 9.
- Кудактин А. Н. Современное состояние ареала бурого медведя на Западном Кавказе. «Охрана редких видов животных». М., Миссельхоз, 1977.
- Кудактин А. Н. Территориальное размещение и структура популяции медведя на Западном Кавказе. «Экология, морфология, охрана медведей в СССР». М., 1981.
- Лазук П. Д. Типы леса Хостинской заповедной рощи. «Тр. КГЗ», 1969, 6.
- Немцев А. С. Динамика населения зубров Кавказского заповедника. «Экология горных млекопитающих». Свердловск, 1982.
- Немцев А. С. Морфо-экологические особенности черепа восстановленных горных зубров. «Экология горных млекопитающих». Свердловск, 1982.
- Прудия М. В. Эволюция популяций Кавказской пихты и восточного бука в связи с развитием колхидских и кубанских лесов. Автореферат диссертации на соиск. учен. степени доктора биол. наук. Тбилиси, 1984.
- Робинсон В. Н. Геологический обзор области триаса и палеозоя бассейна рек Лабы и Белой на Северном Кавказе. «Тр. Всесоюзн. геолог.-развед. объедин.» 1932, в. 226.
- Розмахов И. Г. Горно-луговые почвы Кавказского заповедника. «Рукопись, научн. фонд КГЗ», 1939.
- Розмахов И. Г. К проблеме минерального питания диких животных Кавказского заповедника. НМЗ, 1940, в. 7.
- Сахаров М. И. Типы леса Кавказского государственного заповедника в верховьях р. Мзымты. «Тр. КГЗ», 1939, 2.
- Семагина Р. Н. Взаимосвязь растительности высокогорных лугов с популяциями копытных животных заповедника. В сб. Экологические исследования в Кавказском биосферном заповеднике. Ростов, 1985.
- Соколов С. Я. Определитель наиболее распространенных типов леса Черноморского побережья. «Абхазия, геоботанич. и лесоводственный очерк. сер. закавказская». М.-Л., 1936, 19.



- Соснин Л. И. Типы леса Кавказского государственного заповедника, Тр. КГЗ, 1939.
- Тильба П. А. Численность некоторых редких видов птиц в кавказском заповеднике. Мат. 2 Всесоюз. семинара. Редкие животные и их охрана в СССР. М., 1977.
- Храмцова Н. Ф. Изменение строения и урожайности грузинско-мятликовых ассоциаций в горных условиях Северо-Западного Кавказа. «Тр. Тебердинского гос. заповедника», 1966, 5.
- Хуторцов И. И. Противозрозонные показатели бурых горно-лесных почв в басс. р. Кубани. «Проблемы горн. лесоводства на Северн. Кавказе. (Тез. докл. конф.)». Краснодар, 1967.
- Черпаков В. В., Циловани Г. А. Выявление патогенной микрофлоры основных лесобразующих видов. «Материалы докл. III научн. конф. микробиологов и вирусологов». Тбилиси, 1978.



# ОПЫТ МОДЕЛИРОВАНИЯ БУКОВО-ПИХТОВОГО ФИТОЦЕНОЗА КАВКАЗСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

М. И. Сетров, Н. Т. Тимухин.

## 1. Экосистемы пихты и бука как основные объекты моделирования.

Биосфера Земли представляет собой целостное и в определенном смысле непрерывное образование, поскольку между отдельными ее частями существует прямое или опосредованное взаимодействие. Но в этой непрерывности существуют различия в степени интенсивности связи между элементами биосферы, позволяющие выделять целые самостоятельные регионы исследования. Причем выделение по степени интенсивности взаимодействия возможно на любом уровне организации биосферы, вплоть до элементарных ценоэчек. Трудность здесь заключается в определении степени интенсивности связей. Другой сложностью является то, что степень взаимодействия между элементами ценоза оказывается различной на разных уровнях его организации.

Как неоднократно отмечалось исследователями, охрана территории заповедников неизбежно создает условие отчужденности ее сообщества от соседних ценозов, если даже сама граница заповедника проведена условно, без достаточного биоценологического обследования.

Фауна и флора заповедника отличаются более богатым видовым составом и количеством особей в популяциях, а, стало быть, и более интенсивным взаимодействием между ними, что и делает это сообщество более целостным и своеобразным, отличным от всех других. Поэтому в первом приближении под границами моделируемого ценоза может рассматриваться пространственная граница заповедника, хотя в действительности она всегда будет более «размытой» и нечеткой (миграция отдельных особей и популяций и т. п.).

Пространственная структура биоценоза носит, как правило, трехмерный характер, хотя она иногда изображается в одной какой-то плоскости, чаще всего вертикальной, когда отмечаются разные уровни ее стратификации. За основу при этом берется стратификация растительных сообществ вместе с почвой так, что выделяется: материнская порода; первичная

почва; гумус; подстилка; ярус мохово-лишайникового покрова; травянистый ярус; ярус полукустарников, кустарников и один-два древесных яруса. Почва, особенно гумус и подстилка, заполнена большим количеством микроорганизмов, беспозвоночных животных и корневой системой растений. Каждое высшее растение (обычно дерево или их группа) является ядром более или менее целостного образования, в которое входят популяции низших растений, микроорганизмов и отдельные животные. Такое ценотическое образование названо консорцией (Беклемишев, 1951; Раменский, 1952).

Горизонтальная структура (разрез) биоценоза имеет менее четкие границы и также в своей основе имеет «флористический» характер. В ценозе выделяются (по Ниценко, 1971) следующие единицы структурированности:

а) элементарной единицей признается отдельный растительный объект с покрывающими его эпифитами, т. е. консорция. Консорция таким образом оказывается наибольшей единицей в вертикальной структуре и наименьшей — в горизонтальной, является тем самым единой точкой отсчета, переходным звеном от одного структурного разреза к другому;

б) группы совместно выступающих видов, называемые юнионами (или свитами, ассоциациями);

в) одновысотные заросли, выступающие самостоятельно или в качестве этажей совместно с зарослями другой высоты, получившие наименование синузий;

г) фитоценоз, как однотипный по растительности участок, объединенный взаимовлиянием существующих на нем растений;

д) массивы растительности — участки сплошного растительного покрова, связанные «тканью» взаимовлияний от растения к растению.

Горные биоценозы имеют еще и «четвертое измерение» пространственной расчлененности — вертикальные климатические пояса с характерной для них растительностью и животным миром, различие которых и границы четко определяются высотой над уровнем моря и географическим распределением горных хребтов. Моделирование таких биоценозов особенно усложнено, но зато модель горной экосистемы становится особенно ценной.

Группы высокоподвижных видов связывают отдельные массивы растительности с их специфическими фито- и зооценозами (ландшафтные сообщества) в более крупные единицы — географические зоны, а те — в сообщества континентов,

океанов, морей и, наконец, в население биосферы — геометрию.

Таковые вертикальные и горизонтальные иерархии пространственной (экстенсивной) структуры живого населения Земли. Но сообщества любых иерархических уровней обладают и другим видом расчлененности, который, собственно, и определяет их богатство и разнообразие — генетической иерархией видов и их подразделений.

Знание основных структурных единиц сообщества имеет большое значение для моделирования, однако действительное изображение структуры можно дать лишь выявив связи между элементами ценоза. Собственно, и само их выделение, их границы и отчлененность определяется формой и силой связи между ними. Связи, объединяющие отдельные ценозы в единое целостное сообщество, многообразны, но главными из них являются вещественными — энергетические, информационные. Если связи устойчивы, повторяются, то они и составляют экстенсивную структуру экосистемы. Но устойчивость любых связей относительно: на всех уровнях биоценоза совершается изменение, имеющее различную причину и различный характер. Изменения эти, во-первых, обусловлены изменением абиогенных факторов внешней среды в течение суток (солнечная радиация, температура, механическая сила ветра и воды, химизм пород и атмосферы и т. д. и в течение земного года (суточные и сезонные изменения); во-вторых, внутренними процессами взаимодействия биогенных компонентов сообщества (мутационные процессы в популяции, их роста и дифференциации, отрицательное и положительное воздействие друг на друга и т. д.).

Суточные и сезонные изменения в той мере, в какой они повторяются, имеют циклический характер, а устойчивое соотношение отдельных состояний биоценоза является алгоритмом его циклического движения во времени, это его интенсивная временная структура. Однако повторяемость состояний относительно и каждый новый цикл хотя бы и незначительно отличается от всех предыдущих, а совокупность этих отличий в циклах составляет интенсивную структуру второго порядка. Такие изменения, будучи необратимыми, являются процессом развития сообщества.

Если главной определяющей причиной циклических изменений являются факторы внешней, абиотической среды, то необратимое (и, как правило, поступательное) движение био-

ценозов, т. е. их развитие, определяется внутренними причинами биологического характера.

Прогнозирование направленности развития того или иного биоценоза представляет чрезвычайно большой интерес. Однако для целей, которые стоят перед управлением заповедниками, в настоящее время более важным является познание механизмов регуляции циклических процессов, способов самосохранения заповедного биоценоза. В соответствии с этим и в разрабатываемой модели прежде всего необходимо воспроизвести его пространственную структуру, совмещенную с интенсивной структурой первого порядка. Для этих целей необходимо показать устойчивые взаимосвязи основных единиц ценоза, воспроизводимые в каждом суточном или годовом цикле. Из них, как уже отмечалось, главным являются трофические связи, определяющие основные направления потока вещества и энергии, проходящих через моделируемый биоценоз.

Трофические связи, как известно, подразделяются на прямые и косвенные. Прямые трофические связи существуют между так называемыми продуцентами, т. е. автотрофными организмами, продуцирующими органическое вещество и аккумулярованной в нем свободной энергией солида и консументами, гетеротрофными организмами, потребителями этого вещества и энергии.

В самом общем виде весь процесс преобразования вещества и энергии в биоценозе может быть описан в два этапа. На первом этапе необходимо показать продукционный процесс, совершаемый растительным покровом ценоза, ибо здесь находится причина и основание всех других процессов в экосистеме. Продукционный процесс состоит из трех основных физиологических процессов: фотосинтеза, дыхания и роста.

Листья (а отчасти и стебли), поглощая из атмосферы  $\text{CO}_2$  и получая через корневую систему воду и минеральные вещества, путем фотосинтеза связывают энергию солнечной радиации в форме синтезированного органического вещества (ассимилятов).

Дыхание обеспечивает различные биохимические процессы синтеза энергией, выделяемой в процессе окисления запасов других органических веществ организма. Это так называемое конструктивное дыхание. Другая часть обеспечивает энергией физиологические отправления отдельных органов растения.

Рост растения связан с увеличением числа клеток и размера его отдельных частей и общей высоты, а частично и с увеличением запаса ассимилятов, главным образом, в корневинах. Запасные ассимиляты используются для роста и физиологических нужд растения, когда для этого появляются необходимые (повысится температура, увеличится приток воды и т. д.).

Вторым этапом описания путей преобразования вещества и энергии в биоценозе является установление связи продукционного процесса его фитоценоза с механизмами их трансформации в других частях экосистемы.

Фитоценоз по существу является входом экосистемы, ее первым ассимилятором и накопителем, что и обуславливает его центральное положение в любом биоценозе. Но, возникнув здесь, поток вещества и энергии продолжает свой путь дальнейшей трансформации, частично возвращаясь к истоку и создавая таким образом их круговорот. Минеральные запасы в естественном изолированном биоценозе практически не изменяются.

После того, как выявлена структура биоценоза, связи его основных элементов, продуктивность, направление и сила потоков через биоценоз вещества и энергии, возникает вопрос, чем и каким способом обеспечивается устойчивость этих связей, продуктивность и направленность потоков. Если бы внешние и внутренние условия биоценоза оставались неизменными, то устойчивость экосистемы была бы обеспечена «автоматически». Но условия эти изменчивы, а между тем микросистема способна преодолевать самые различные воздействия, закономерно возвращаясь к совершенно определенному состоянию. После всякого нарушения устойчивости или даже уничтожения основной структуры биоценоза начинается период его восстановления. Через ряд промежуточных стадий, переходных ценозов, биоценоз приходит к своему прежнему состоянию нормальной зрелости и равновесия. Главное значение в механизмах его регуляций имеют наличные ресурсы и лимитирующие факторы. К наличным ресурсам относятся присутствие достаточных запасов воды, элементов минерального питания (соответствующие почвы) солнечной радиации, количества тепла и, наконец, вероятность интродукции заноса и миграции на территорию биоценоза, находящегося в состоянии сукцессии жизнеспособных организмов и семян подходящих видов. Лимитирующим же фактором будет отсутствие или недостаточное количество

одного или нескольких из отмеченных выше элементов необходимых ресурсов.

Отмеченные выше регуляционные отношения имеют динамический характер. Но не менее важное регуляционное значение имеют и сигнально-информационные отношения организмов в биоценозах. Способность некоторых растений выделять специальные вещества, подавляющие или активизирующие рост растений других, строго определенных видов, является, по-видимому, простейшей и наиболее непосредственной формой сигнального воздействия в «интересах» регуляции растительных сообществ (фитоценозов).

При совместном произрастании и в процессе формирования бук и пихта выступают как особое явление в лесном биоценозе. Любой биологический процесс в лесу реализуется в сложном и разнообразном взаимодействии растений, природных факторов, экологических условий.

Влияние одних растений на другие осуществляется через глубокое и разностороннее преобразование различных компонентов лесного биоценоза и основывается на изменении большого количества различных факторов и условий, влияющих на процесс естественного развития леса.

Значение как межвидовых, так и внутривидовых взаимоотношений у растений в лесных сообществах заключается прежде всего в том, что эти отношения выступают в роли одной из важнейших причин, определяющих видовой состав, численность популяций, стресс и продуктивность фитоценозов.

До сих пор многие формы взаимоотношений древесных растений еще недостаточно изучены, но расшифрованы их взаимодействия с позиции их значения для жизни самого фитоценоза. Мало еще изучена такая форма естественного взаимодействия растений, как буково-пихтовые леса Северо-Западного Кавказа в зависимости от их происхождения и истории развития.

Исследования лесов, проводившиеся со времен официального учреждения — заповедника — немногочисленны и отрывочны. А. И. Лесков (1932), освещая в статье «Верхний предел лесов в горах Западного Кавказа», привел несколько описаний лесных сообществ; С. Я. Соколов, давая определение типов леса для Абхазии, частично ссылался на материалы, касающиеся флоры исследуемого нами заповедника. (Имеется в виду его статья «Леса Кавказа и Крыма и породы, их образующие»). Л. И. Соснин (1936) провел ряд ре-

экспериментальных исследований в разных районах заповедника и предложил их описание в работе «Леса Кавказского заповедника».

Вопрос о границах смешанных лесов сложен. Причины сложности — природные условия (крутизна, мощность снегового покрова и т. п.) и приводящие факторы: заселенность районов, сельскохозяйственная деятельность их жителей в прошлом.

Известно, что в последней трети XIX века площадь нынешнего заповедника и прилегающих районов была заселена черкесами, которые занимались скотоводством и садоводством. Следы садоводства того далекого времени заметны во многих местах заповедника под названием «черкесские сады».

Аулы черкесов располагались по рекам Кише, Б. и М. Лабе, Мзымте и ее притокам. Плотность населения была значительной, в районе нынешней Красной Поляны числилось до 4000 жителей.

Огромное количество скота, выпояемого на альпийские пастбища, оказывало большое влияние на верхнюю границу леса. Кроме того, лес вырубали для расширения пастбищ, для построек жилища и топлива. Более всего страдали от выпаса леса южного склона, быстрее освобождающиеся от снега. Значительную роль в уничтожении леса играли пожары, рубки леса.

Рубка производилась и после выселения черкесов вплоть до 1914 года, причем более всего вырубалась пихта.

Однако следует отметить, что общая площадь лесов, где велась рубка, относительно невелика: она составляет не более 10—15% площади лесов заповедника.

Динамику буково-пихтовых лесов определяют следующие моменты: сопряженность двух ценоареалов бука и пихты и сходность их важнейших биоэкологических свойств: например, высокая продолжительность их жизни (более 500 лет), теневыносливость, способность прироста после длительного угнетения под пологом.

Формирование типов смешанных лесов из пихты и бука происходит в основном в определенных почвенно-климатических условиях.

Климат по термическому режиму — умеренный и относительно умеренный, по влажности — от влажного до очень влажного. В горных условиях исследуемого района, как показали полевые исследования и литературные источники,



формируются в зависимости от экспозиции и крутизны склонов эдатопы, в основном Д<sub>3</sub>, С<sub>3</sub>, частично Д<sub>4</sub>, С<sub>4</sub>, С<sub>5</sub>. Отсутствие корреляции между влажностью климата и влажностью формируемых эдатопов объясняется тем, что при большом количестве осадков в горах большая часть их стекает и не участвует в формировании гигротопы (Воробьев, 1967). Влияет низкая влагоудерживающая способность почв из-за наличия большого количества скелетов.

Континентальность климата при изменении высоты над уровнем моря от 800 до 1900 м практически не изменяется. Разница между самым холодным и самым теплым месяцами составляет 20°, что равняется климату IV.

Как уже отмечалось выше, смешанные леса из пихты и бука независимо от высоты над уровнем моря и экспозиции склонов произрастают на бурых горно-лесных почвах, сложенных на глинистом сланце и песчанике. Они характеризуются суглинистым и глинистым механическим составом, сильно мелкоскелетны (скелет 50—80%), структура нечетко комковато-пороховидная, рыхло и нормально уплотнены, хорошо аэрируются, неоглеены, т. е. обладают хорошими водо-физическими свойствами, если не считать небольшую влагоудерживающую способность из-за преобладания скелета, водный режим промывной, реакция сильно-кислая (РН 4,5), содержание гумуса 5—19%, по содержанию легкорастворимых форм фосфора низко обеспечены, зато содержат большее количество обменного калия. По своим механическим, физическим и химическим свойствам — бурые лесные почвы под смешанными лесами из пихты и бука в зависимости от экспозиции склонов можно отнести к относительно богатым почвам по их плодородию.

Помимо значения лесов Северо-Западного Кавказа, и в особенности Кавказского заповедника как хранилища генофонда реликтовых и эндемичных видов, включая и дикие сородичи культурных растений, в последние десятилетия в связи с проводимыми интенсивными рубками остро встала проблема сохранения основных лесобразующих пород. Особенно таких, как бук и пихта. В частности, это проявилось в обеднении генофонда популяций этих пород в лесах Северо-Западного Кавказа, не позволяющем в полной мере решить задачу выбора лесных генетических резерватов, плюсовых популяций и деревьев, постоянных лесосеменных участков, не прибегая с этой целью к природным ресурсам заповедников региона. Однако до сих пор не сделана соответствующая



оценка лесов Кавказского и других заповедников Западного Кавказа, хотя леса гослесфонда с целью оценки оптимально продуктивных насаждений подвергались более тщательному изучению, что отражено в работах (Орлов, 1951; Весслов, 1973; Тугуши, 1980 и др.).

С целью оценки оптимально продуктивных насаждений пихты и бука иами в 1971—1991 гг. предпринято выявление оптимально продуктивных насаждений в Кавказском заповеднике и на сопредельной территории.

Выбору участков и закладке пробных площадей предшествовали изучение лесоустроительных материалов и реконструкторные обследования основных лесных массивов по трем меридионально пересекающим Главный Кавказский хребет высотнo-экологическим профилям: Западному, Центральному и Восточному. При этом в натуре подбирались насаждения основных пород по возможности высокой продуктивности, что в конечном итоге позволило при достаточно большом количестве пробных насаждений (41) отобрать наилучшие — оптимально продуктивные. В отдельных случаях использованы постоянные пробы, заложенные лесоустройством (1961), а также предшествующими исследователями заповедника (Герасимов, 1948) и сопредельной территории (Весслов, 1973). Так, эмпирическим путем по всем ступеням лесного пояса (нижне-, средне- и верхнегорный) выявлены оптимально продуктивные насаждения, а детальная характеристика их лесорастительных условий, изучение пространственной структуры позволяют оценить факторы, определяющие продуктивность. На соответствующих высотных отметках гор определены крутизна, экспозиция склона, описаны почвы, условия увлажнения, определяющие формирование насаждений того или иного фитоценоотического состава их популяций, а также различной возрастной и пространственной структуры. Закладка и описание пробных площадей выполнены по методике МБП (Ньюболд, 1971), но таксация древостоя проведена с картированием всех деревьев основного яруса на всех пробах, а подрост и подлесок на учетных площадках 10 × 10 м в количестве 4—6 шт. на пробе. Это позволило получить сведения о пространственной структуре древостоев и подраста. Пространственная структура охарактеризована распределением деревьев по классам плотности (в точке стояния каждого дерева, по Плотникову (1979). Классы плотности определены по числу деревьев в круге, равновеликом площади, приходящейся на одно дерево в древостое. Эта сред-

няя круговая площадка определялась делением общей площади пробы на число деревьев в ней.

Наиболее продуктивные насаждения основных пород имеют относительно небольшое участие в сложении лесного фонда заповедника, при этом различается доля высокопродуктивных древостоев в пределах пород, а также их распределение по провинциям. Запасы пихтовых насаждений оптимальной продуктивности (600 тыс. м<sup>3</sup>) составляют общих запасов пихтарников лишь 0,1%, при этом наиболее продуктивные насаждения пихты как и сосны приурочены к Кубанской фитогеографической провинции. Буковые древостой высокой продуктивности (225 тыс. м<sup>3</sup> — 1,1% запаса буковых лесов) в одинаковом количестве представлены в обеих провинциях. Еловые древостой с высокими запасами (227 тыс. м<sup>3</sup> — 11,7% запасов ельников) распространены в Восточной части Кубанской провинции, каштановые и тисовые древостой характерны для южной (Колхидской) части заповедника. Анализ основных показателей наиболее продуктивных насаждений показывает следующее.

Во-первых, в Колхидских лесах они превосходят средние по заповеднику на 15—60% и средние по Краснодарскому краю на 106—186%). По Кубанским лесам (т. е. по Северному макросклону Главного Кавказского хребта) эти показатели несколько меньше, они составляют соответственно 5—43% и 88 и 154%. Таким образом, Кубанские леса заповедника ближе по своим показателям к средним по краю, что вполне объяснимо их большей площадью и поэтому представительностью в крае, нежели колхидские, более оригинальные не только в крае, но и на Кавказе.

Во-вторых, заметно значительное превосходство наиболее продуктивных насаждений заповедника по запасу над средними по Краснодарскому краю, что показывает их важную роль среди лесных ресурсов края. Средние запасы по заповеднику почти в 2 раза выше таковых по краю, поэтому далеко не оптимальные насаждения в заповеднике оказываются значительно продуктивнее средних по краю. Леса заповедника поэтому могут рассматриваться как оптимально продуктивные для лесов Краснодарского края.

Продуктивность является результирующим показателем жизненных возможностей фитоценозов. Этот показатель именно фитоценотический, а не видовой, поскольку только в ценозе виды, в данном случае пихта и бук, могут полностью реализовать свой биологический потенциал. Важность этого

показателя обуславливает потребность более глубоко исследовать не только сам уровень продуктивности, но и его определяющим. Это тем более важно, что, несмотря на обилие работ по продуктивности смешанных лесов, мало кто из авторов пытается вылепить действительные причины уровня — есть лишь отдельные замечания или указания на какой-то один или два фактора. Так, Соснин Л. И. (1940) говорит о разреженности смешанного леса, что способствует большей усвояемости солнечной радиации. Веселов (1973) определяет частью причину высокой продуктивности смешанных лесов из пихты и бука лучшим усвоением осадков и большей увлажненности этих лесов. Сабан А. Я. (1982) фактором, способствующим продуктивности пихтово-буковых лесов, считает наличие в них более глубокого снегового покрова и, как следствие, более низкую промерзасемость почв под их пологом.

Все эти причины действительно являются определяющими продуктивность смешанных лесов из пихты и бука. Только действуют они не порознь, а как единый экологический фактор. Но при этом, конечно, возникает вопрос: почему же эти причины, с особой силой проявляющиеся в чистых лиственных лесах, в том числе, в буковых, не дают нам такого эффекта? Очевидно, причина заключается прежде всего в биологических свойствах самой пихты как древесной породы. Действительно, пихта и в чистых насаждениях превосходит по продуктивности и семяношению бук и другие лиственные (да и хвойные) породы. В этом случае под сплошным ее пологом, где мало света, а реакция почвы под гнетом слоя опавшей хвои кислая, возобновление ее идет с большим трудом, а подрост находится в угнетенном состоянии и, как бы ждет, когда старшие, упав, освободят им место. Но в образовавшемся при падении перестойных деревьев пихты окна устремляется быстро растущий подрост бука, затеняющий, конечно, подрост пихты, но все же пропускающий гораздо больше света, чем старые пихты. Это для молодых относительно теплолюбивых пихт как раз и является оптимумом для быстрого роста, и они в конечном счете обгоняют в росте буковые насаждения и сами начинают их затенять и угнетать. Происходит изменение соотношения пород в насаждениях. Таким образом, пихта отпадом перезревших деревьев сама создает себе условия лучшей освещенности, увлажнения и возобновления. А бук способствует ей в этом.

## 2. Вербально-математическое моделирование заповедного фитоценоза.

Вершиной любого научного исследования является математическая формулировка законов организации и развития изучаемого объекта. Но известно такое, что и преждевременная попытка математизации не приносит ничего, кроме конфуза и разочарования. Прежде, чем обозначить символом те или иные биологические явления или связи между ними мы должны узнать их сущность, качественную особенность и реальное содержание их взаимозависимости (функциональной связи). Это справедливо и для моделирования биоценозов. Известный эколог биоценозов В. В. Меньшуткин справедливо пишет, что «без чистого и ясного понимания того, какое биологическое содержание вкладывается в каждый термин математической модели, невозможно толкование результатов исследования модели» (Меньшуткин, 1974, с. 34). Иначе говоря, математической модели должна предшествовать модель описательная, а ее элементами являются структурный, динамический и регуляционный аспекты организации моделируемой системы.

От первых математических моделей, воспроизводящих простейшую экосистему, а, точнее, ее один элемент, одно отношение «хищник — жертва», выполненную А. Лотка (1925) и В. Вольтерра (1931), моделирование в экологии прошло большой путь, хотя до сих пор еще не создано такой математической модели, которая охватывала бы все стороны всех элементов экосистемы.

Следует сказать, что отношение «хищник — жертва» является в любом достаточно сложном биоценозе определяющим, доминирующим и многие другие отношения, например, паразитизм, а также могут быть сведены к этому отношению, поэтому понятно внимание к нему всех исследователей, пытающихся моделировать экосистему.

Модель Вольтера (1931) состоит всего из двух уравнений, интегрирование которой и приводит к формуле поведения экосистемы,

Для изображения более сложного случая Д. Гарфинкель (1964) развил эту модель, увеличив число взаимодействующих трофических звеньев — теперь уже экосистема описывалась несколькими дифференциальными уравнениями, интегрирование которых привело к необходимости использования ЭВМ. К. Холлич (1966) еще более усложнил модель, вос-

произведя не просто некоторое число трофических звеньев, а иерархию трофических уровней, используя при этом наряду с детерминистским аппаратом и аппарат теории вероятностей.

Проблема моделирования обычными математическими средствами заключается в том, что дифференциальное уравнение может включать лишь ограниченное число переменных, в то время, как в реальной экосистеме во взаимосвязи находятся огромное число процессов и свойств, подлежащих моделированию. Выход здесь возможен через обобщение некоторого ансамбля переменных и сведению их к значению одной или нескольких переменных; а также за счет поэтапности моделирования отдельных структурных уровней экосистем строго в соответствии с их иерархией, так что выход модели структурной единицы рассматривается в качестве одной переменной для модели более высокого порядка и т. д. Этот процесс, однако, очень трудоемкий и здесь решить проблему может лишь использование ЭВМ. Но для ЭВМ математическая модель должна быть представлена в виде программ, для чего требуется большая работа по перекодировке математической символики на язык той или иной системы ЭВМ.

Подобная попытка интерпретировать основные понятия экологии была сделана В. В. Меньшуткиным (1974). Она вышаташена применительно к водным экологическим системам, однако поскольку в самой терминологии и математической символике, предложенных В. В. Меньшуткиным, специфика этих экосистем не отражена, то они (терминология и символика) могут быть использованы и для моделирования биоценозов любого другого характера.

Дальнейшая доработка математической модели этого типа должна (и будет) заключаться в уточнении трактовки отдельных «элементов» биоценоза и биологического толкования вводимых терминов, более фундаментального обоснования (опять-таки с точки зрения биологии) вводимых правил преобразования и переходов регуляции биоценоза. Последняя задача особенно важна и для ее решения могут быть использованы уже имеющиеся работы по управлению биоценозами (Уатт, 1971 и др.), хотя здесь еще предстоит большой объем теоретических исследований, рассчитанных не на месяцы, а на годы. Но значимость их столь велика, а потребность настолько назрела, что любая потеря времени, пассивность была бы непростительна.

Учитывая недостатки варианта модели, предлагаемой Дж. Тернер (1983), А. С. Алексеевым и А. Д. Коркешко (1985) и многими другими авторами, необходимо, не исключая возможности и необходимости воспроизведения биогеоценоза заповедника в такой форме, дополнить его другим способом воспроизведения. Здесь наиболее подходящим, по-видимому, будет матричный вид модели, являющийся формой перехода от модели вербальной к математической (см. Сетров, 1978). Она позволяет показать количественное отношение всех (а не части) показателей и может служить макетом математической модели в ее полном виде. Кроме того, четко разграничивая отдельные экологические показатели и сами биологические виды, которым эти показатели принадлежат, матрица как макет будущей модели может выступать и программой работы над материалом, планом сбора самого материала. Это становится возможным потому, что каждый разработчик модели по матрице может четко представить не только объем и содержание необходимого для модели материала в рамках изучаемого им элемента биогеоценоза, но связь экологических показателей этого элемента с показателями других элементов экосистемы.

Макет модели биогеоценоза является общим абрисом его структуры, динамики и регуляционных механизмов в их единстве. Программный характер макета заключается в том, что он в общем виде воспроизводит основные элементы будущей модели в той последовательности, в какой они должны включаться в модель в процессе ее формирования. Макет также позволяет видеть фактическую взаимосвязь элементов модели, а, следовательно, связь и взаимозависимость деятельности разработчиков модели. Поэтому, если в предыдущем разделе отражены существенные научно-методологические основы создания модели, обоснования возможности ее разработки с позиций современной науки, то в макете модели выражается общий способ ее воспроизведения и направленность деятельности ее создателей.

Любое описание объекта может рассматриваться как его модель. Это значит, что «Летопись природы», сводки данных, путеводитель, туристский проспект с картой являются описательной моделью заповедника. Однако недостатком всех этих описаний является, во-первых, их односторонний, ограниченный характер; во-вторых, и это самое главное, — то, что от этих описаний нельзя сделать перехода к формализованному способу воспроизведения объекта, а между тем, именно та-



кая форма его отражения и является конечной целью научного исследования. Поэтому, прежде, чем создать математическую модель биогеоценоза заповедника, необходимо создать его описательный (феноменологический) аналог. Действительная описательная модель должна по своей терминологии, составу и структуре соответствовать содержанию модели математической.

Традиционное описание биогеоценоза заповедника обычно начинается с рассмотрения его геохимического и климатического компонентов, далее состава флоры, фауны и некоторых элементов экологии растений и животных. Такая последовательность изложения материала оправдана, поскольку исходит из интуитивного представления о степени определяющего влияния каждого предыдущего (в изложении) компонента на самопроисхождение и форму последующего. Она соответствует и логике познавательного процесса, идущего от простых, исходных, неразвитых состояний объекта к более богатым по содержанию, более сложным и высоко организованным его формам.

Беда, однако, в том, что, будучи воспринимаемы лишь интуитивно, несознательно, логика изложения имеющихся знаний о биогеоценозе (об этом свидетельствует то, что ее никто не обосновывает) оказывается непоследовательной: часто один компонент «заскакивает» за другой, последовательность, а часто и само наличие обратного влияния и их друг на друга не учитывается. Иначе говоря, изложение оказывается несистемным. Однако такой способ изложения материала, даже если он и применяется последовательно, системно, не годится для построения модели объекта. Он естественен: лишь на уровне первоначального накопления знаний в рамках чистой индукции и описательного метода, а при переходе к методу моделирования, призванному способствовать выявлению законов организации объекта исследования, этот способ изложения материала теряет свой смысл.

Дело в том, что обычные описания заповедных территорий по своему назначению являются более или менее полной сводкой знаний о состоянии заповедника, «энциклопедией» фактов, полученных всеми возможными способами. А цель описательной модели состоит в изложении тех фактов, которые, во-первых, могут быть формализованы, и, во-вторых, отражают закономерности строения и функционирования биоценоза как системы. Такой подход и является системно-организационным методом исследования. Конечным результатом



его применения является создание целостной теоретической модели объекта, объединяющей не все факты об объекте моделирования, а лишь те, что соответствуют важнейшей функции самого объекта (объективный момент модели) и нашему практическому интересу к этой его функции (субъективный момент модели). Поэтому и последовательность изложения материала в описательной модели заповедника будет иная, нежели в его обычных описаниях (летописи природы, проспекты, путеводители, «труды» и т. д.).

Описательная модель заповедника должна воспроизвести его состав, структуру и их функционирование в форме, дающей возможность перейти от биологических знаний к модели математической. Последняя, будучи опосредованной описательной моделью, отражает реальное состояние и тенденции развития биогеоценоза заповедника, дает возможность более эффективно управлять им, т. е. реализовать наши собственные цели относительно данного объекта природы. Этой целью является сохранение заповедной территории, ее минеральных богатств, фауны и флоры.

Ясно, что эти цели отличаются или даже противоположны тем, которые мы ставим в своей сельскохозяйственной и лесохозяйственной деятельности. Задача, собственно, заключается в том, чтобы нейтрализовать антропогенные факторы внешнего воздействия на заповедную территорию. Такая деятельность, строго говоря, является не управлением, а регуляцией объекта, причем не столько его самого, сколько его внешней среды.

Теоретическое воспроизведение (моделирование) социального объекта или ее конструирование начинается с выяснения цели, которая поставлена перед нами, людьми, или той объективной функцией, которую она выполняет (или должна выполнить), в социальной системе более высокого порядка. Это относится и к заповеднику как социальному учреждению: его функция обычно более или менее точно определена. Сложнее дело обстоит с объективной функцией биогеоценоза. Считается, что его «задача» — быть эталоном данного природного комплекса. Но все это не только задача, которую мы ему приписываем и хотим, чтобы он выполнял, а не объективная функция данного биоценоза в биосфере Земли. Модель биогеоценоза заповедника может быть правильно построена только в том случае, если цели создания заповедника будут отражать объективное положение вещей, а не просто наши субъективные желания.

Эталон, как это уже отмечалось, неизменен и служит мерой чему-то. Заповедный биогеоценоз как живой объект не прерывно развивается и не может быть меркой ни для агроценоза, ни для любых других территорий, где осуществляется хозяйственная деятельность людей, именно потому, что, благодаря исключения его из хозяйственного пользования, он принципиально отличается от них, в чем и заключается его ценность. Объективная же функция любого естественного, в том числе и заповедного биоценоза заключается в его самосохранении и саморазвитии, что служит функции сохранения и саморазвития всей биосферы в целом. И пока человек в своем существовании зависит от устойчивости основных характеристик биосферы, он должен всеми средствами их поддерживать, а путь к этому — охрана природы, в том числе — исключение из хозяйственной деятельности еще нетронутых территорий, т. е. организация заповедников. Это позволяет использовать и другие качества объектов природы, например, их эстетическую функцию или сохранность богатства генофонда основных видов растений и животных.

Итак, основная функция биогеоценоза заповедника — поддержание через собственное сохранение и саморазвитие, сохранение и естественный характер развития биосферы. При этом следует напомнить, что прогрессивное развитие биосферы также служит ее самосохранению. Ведь вероятность гибели живого тем меньше, чем совершеннее внутренняя организация всех видов форм существования — от организма до биоценоза и биосферы в целом. В увеличении устойчивости биосферы через совершенствование ее форм и заключается функция прогресса самой жизни.

Моделирование позволяет выделить и воспроизвести только существенные факторы и связи между ними. Такая задача определяется не только главной целью построения модели — воспроизведения определяющих механизмов саморегуляции биогеоценоза в интересах управления ими на научной основе, но и ограниченными возможностями современных математических средств, не позволяющих единой формулой увязать все различные элементы такой сверхсложной системы как биогеоценоз. Однако, видя такого рода сложности, было бы неправильным считать задачу построения математической модели сложной экосистемы невыполнимой. Крупнейший эколог из США Ю. Одум, отмечая среди биологов наличие такого рода сомнений, справедливо указывает, что «информация об относительно небольшом числе переменных может послужить до

статочной основой для построения эффективных моделей, поскольку каждое явление в значительной степени управляется или контролируется «ключевыми» или «интегрирующими» факторами» (Одум, 1975, с. 14). Стало быть, задачей описательной модели является не отображение всех имеющихся о биоценозе сведений, а воспроизведение определяющих, ключевых факторов.

Необходимость отображения в модели связей и зависимостей между отдельными компонентами биогеоценоза и математического их воспроизведения с неизбежностью приводит к матричной форме упорядочивания всех его показателей. Общая матрица (табл. 1) является макетом модели всего биогеоценоза, но состоит она из элементов (которые представляют из себя «мини-матрицы»), отражающих отдельные показатели в их связи друг с другом (табл. 2, в приложении).

Общая матрица-макет модели состоит из биоэкологических показателей и наименований тех факторов моделируемого биогеоценоза, которым эти показатели принадлежат. Биоэкологические показатели подразделены на группы, каждая группа показателей в совокупности отражает определенный аспект организации биогеоценоза: топологический, структурный, вещественно-энергетический, динамико-поведенческий и регуляционно-лимитирующий. Каждый вид образует строку матрицы (m). Каждая строка (вид) имеет свой индекс (номер). Биоэкологические показатели образуют столбцы матрицы (n), также имеющие свой индекс (номер). Пересечение строки и столбца (m/n) образует квадрант матрицы или ее элемент.

Практически, квадрант в матрице-модели биогеоценоза отражает прежде всего величину биоэкологического показателя соответствующего вида. Но сам по себе показатель, сколь бы точно он ни был определен, не имеет еще биоэкологической ценности. Только будучи приведен в отношении к другим показателям он становится эвристически (по отношению к целям модели) значимым. Некоторые показатели сами являются отношением, т. е. выражают ту или иную форму связи. Но в самом по себе показателе, если даже он носит сугубо экологический характер, еще нет указания, с каким другим фактором или каким другим элементом биоценоза он связан. Поэтому для установления направления связи необходимо квадрант (элемент) матрицы развернуть в «подматрицу» или, иначе, мини-матрицу.

Поскольку любой квадрант матрицы обозначается через индекс строки ( $m$ ) и столбца ( $n$ ), то отношение определенного показателя ( $n$ ) данного вида ( $m$ ) к любому другому (или идентичному показателю иного биологического вида) может быть отражено через их обозначение в данном квадранте в указание в принятой форме на силу (степень) формы связи. Совокупность упорядоченных обозначений такого рода и будет составлять мини-матрицу. Практически все показатели биогеоценоза изменяются в течение года и это также должно быть отражено в модели. Поэтому строка мини-матрицы заполняется номером одного из показателей ( $m/n$ ), а столбец — обозначением единицы времени изучаемого периода (месяц, год, десятилетие). Квадрант мини-матрицы отражает степень (силу) связи в условных унифицированных единицах или процентах.

Каждый вид (фактор) в соответствии с предлагаемой моделью несет не более 37 биоэкологических показателей, а стало быть, и такое количество мини-матриц, которые в совокупности будут составлять его единую экологическую модель. В свою очередь, совокупность этих моделей отдельных видов составляют модель (супермодель) всего исследуемого биогеоценоза. Идеалом такой модели было бы воспроизведение в динамике поведения каждого вида, включенного в биогеоценоз. Этот идеал пока недостижим, а для тех целей, которые сейчас ставятся перед модельным воспроизведением биогеоценоза, абсолютная полнота и не требуется. Необходимо показать взаимосвязи лишь тех видов, которые определяют устойчивость и динамику экосистемы.

Экологический «вес» того или иного вида, а, стало быть, и вопрос о включении его в модель предварительно определяется на основе эмпирических данных и теоретических предположений, имеющих в литературе и в материалах зооветеринара. Причем в процессе экологического исследования моделируемого биоценоза неизбежно будет меняться представление о значении в нем отдельных видов и поэтому одни из них будут выпадать, а другие включаться в предварительно составленную номенклатуру модели. То же самое относится и к отдельным биоэкологическим показателям, поскольку не все они присущи отдельным видам, а необходимость их использования в модели будет уточняться в процессе ее практической разработки. Поэтому, несмотря на кажущуюся необъятность количества факторов модели, их число в общем-то ограничено и каждый участник разработки модели может

## МАКЕТ-МАТРИЦА МОДЕЛИ БИОГЕОЦЕНОЗА

№№ фактора	Состав (факторы) биогеоценоза	Экологические показатели									
		Топология					Состав				
		ареал в га	высотный пояс в м, у. м.	ярус	экспозиция склона	крутизна скло- на в град	число особей (покрытые)	Возраст (лет)	плотность популяции	бонитет	полнота
1	Пихта кавказская	1,0	1200	I	C-3	40	484	300	484	I	1,0
2	Бук восточный	1,0	1200	I	C-3	40	214	220	214	I	1,0
3	Подрост пихты	1,0	1200	IV	C-3	40	1940	37	1940		
4	Подрост бука	1,0	1200	V	C-3	40	4460	29	4460		
5	Падуб узколистый	1,0	1200	IV	C-3	40	2500		2500		
6	Бересклет широколистный	1,0	1200	IV	C-3	40	200		200		
7	Черника кавказская	1,0	1200	IV	C-3	40	700		700		
8	Овсяница горная	1,0	1200		C-3	40	50%		50%		
9	Ежевика	1,0	1200		C-3	40	35%		35%		
10	Папоротник	1,0	1200		C-3	40	10%		10%		
11	Кислица	1,0	1200		C-3	40	3%		3%		
12	Подмаренник	1,0	1200		C-3	40	2%		2%		
13	Копытные	1,0	1200								
14	Хищники	1,0	1200								
15	Насекомые	1,0	1200								
16	Микроорганизмы	1,0	1200								
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10

Таблица 1

Диаметр дна метра в см средняя высо- та в м	Энергетика						Динам скорость прутооборота	Регуляционно- лимитирующие				Биоценологические связи					
	сумма площади сечений в м <sup>2</sup> /га	биомасса в т/га	ход естествен возобновления	завис ступень, древес м <sup>3</sup> /га	осади в мм	влажность в %		солн, радиация в ккал см <sup>2</sup> мин	темпер, вода в град.	свежий покров в см	ислотность почвы (рН)	конкуренция	хищничество	паразитизм	протоко- операция	мутуализм	
45,9	38,1	77,8	4320	1940	1222	320	843	78	730	7,4	65	4,0					
28,8	28,1	14,0	1080	4160	258	280	843	78	730	7,4	65	4,0					
14,5	0,62		00			320	843	78	730	7,4	65	4,0					
7,5	0,58		30			280	843	78	730	7,4	65	4,0					
0,4	0,45		1,2				843	78	730	7,4	65	4,0					
0,7	0,9		2,1				843	78	730	7,4	65	4,0					
1,0	1,2		0,8				843	78	730	7,4	65	4,0					
			6,0				843	78	730	7,4	65	4,0					
			4,1				843	78	730	7,4	65	4,0					
			1,2				843	78	730	7,4	65	4,0					
			0,37				843	78	730	7,4	65	4,0					
			0,24				843	78	730	7,4	65	4,0					
11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28

сам определить границы материала (а, стало быть, количество соответствующих видов и их признаков), которые он может исследовать в планируемый срок.

В качестве примера здесь представлен макет-матрица вербально-математической модели одной из пробных площадей (№ 1), заложенных Герасимовым в 1948 г. Матрица (см. таблицу 2) отражает соотношение фитоценоза в настоящее время (1991 г.), причем показатели основных его элементов имеют не только лесоводческий, но и экологический характер. Ее строение позволяет включать в модель не только фитоценопотические, но и любые другие факторы и показатели экосистемы.

Динамика и взаимосвязи факторов и показателей вербально-математической модели раскрываются, как это уже говорилось, в подматрицах, являющихся элементами макет-матрицы (ее квадрантом). В качестве примера приводится матрица (подматрица) важнейших показателей состояния фитоценоза — динамика роста биомассы за 50 лет. В отличие от обычного графика, матрица раскрывает все важнейшие факторы и их показатели, определявшие динамику роста за паса стволовой древесины в течение 50 лет (время наблюдения за пробной площадью). Численные выражения всех показателей и их динамики позволяют на этой основе построить математическую модель, что осуществляется путем подбора соответствующего математического аппарата. Мы такой цели в данной работе не ставили, однако возможность ее реализации очевидна, поскольку концептуальная вербальная часть модели имеет законченный вид, а все показатели — численно определены.

## ЛИТЕРАТУРА

- Беклемишев В. П. О классификации биоэкологических (симфизиологических) связей. — Бюлл. МОИП, отд. биол., 1951, т. 61, вып. 5.
- Весслов Н. В. Смешанные леса из пихты и бука на Северном Кавказе и их биологическая продуктивность. Краснодарское кн. изд-во, 1973, 211 с.
- Воробьев Д. В. Лесотипологическая классификация климатов. Высотнопоясные и высотно-экспозиционные климаты гор. — Лесотипологические исследования. Тр. ХСХИ, т. I XIII (с). Киев, «Урожай», 1967, с. 10—21.
- Горфинкель Д. Метод моделирования на вычислительных машинах в биологии и экологии. — В кн.: Теоретическая и математическая биология. М., 1968.
- Герасимов М. В. Кавказская пихта. М.-Л., Гослестехиздат, 1948, 176 с.
- Лесков А. И. Верхний предел леса в лесах Западного Кавказа. Ботан. журн. СССР, 1932, т. 17, № 2, с. 227—259.



- Меньшуткин В. В. Теоретические основы математического моделирования водных экологических систем. Журн. общ. биол., 1974, т. 35, № 1.
- Нищенко А. А. Растительная ассоциация и растительное сообщество как первичные объекты геоботанического исследования. Л., Наука, 1971.
- Орлов С. Я. Темнохвойные леса Северного Кавказа, М., изд-во АН СССР, 1951, 256 с.
- Одум Ю. Основы экологии. М., 1975.
- Плотников В. В. Эволюция структуры растительных сообществ. М., 1973.
- Раменский Л. Г. О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники. — Ботан. журн., 1952, т. 37, № 2.
- Сабан А. Я. Экология горных лесов. М., 1982.
- Сетров М. И. Системно-организационное моделирование заповедных биогеоценозов. (Сб.: «Методологические проблемы организации биосистем»), Л., Наука, 1978, с. 140—180.
- Тутуши И. Л. Лесоведение, 1980.
- Уатт К. Экология и управление природными ресурсами. М., 1971.

# ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ, ПУТИ ИССЛЕДОВАНИЯ ПРОБЛЕМ ИХ ОРГАНИЗАЦИИ И ЭВОЛЮЦИИ

М. В. Придня

## Эволюция популяций растений и развитие лесных биогеоценозов

Современные формы преобразования биогеоценотического покрова, в особенности лесов, не только изменяют направление их развития, но и ведут к изменению темпов и форм эволюции биологических видов и экосистем. Поэтому для теоретического обоснования сохранения и рационального использования биологических ресурсов, наряду с изучением динамики биогеоценозов, необходимы исследования эволюции популяций их видов, сопряженные с развитием ценозов. Задачи по сохранению биологических макросистем и управлению ими, в частности для лесных биогеоценозов, органически связаны с актуальными проблемами выявления и сохранения генофондов биологических видов и естественного эволюционного процесса. В конечном итоге суть проблемы сводится к выявлению причин и механизмов эволюционных преобразований популяций в ходе естественно-исторического развития (динамики) экосистем. Синтез знаний об эволюции популяций и о динамике экосистем ведет к познанию эволюции экосистем. Основными средствами решения проблемы является использование современного арсенала биолого-популяционных методов, в особенности феноэко-популяционных подходов к анализу развития биотических сообществ, содержащих информацию об их истории в форме ценоценотических, флористических и фаунистических элементов различного геологического возраста.

Ключевыми в решении этой проблемы являются лесные биогеоценозы с третичными реликтами в качестве эдификаторов: кавказской пихтой, восточным буком, ягодным тисом, образующими леса Кавказа, особенно в Колхидском третичном реликтовом центре глобального значения. Материалы по истории реликтовой растительности (Малеев, 1941; Горчаковский, 1969; Зозулин, 1970; Долуханов, 1980) дают исходные ориентиры появления соответствующих элементов, дошедших

до наших дней. Выявление фенотипов в современных популяциях и установление сходства их с фенотипами палеоботанических остатков современных или родственных им вымерших видов (палеофены) существенно расширяют возможности исследования эволюции и ее прогнозирования.

Эволюционные аспекты исследования развития лесных экосистем приобрели особую актуальность в связи с задачами контроля их эколого-эволюционных преобразований, чему должен служить организуемый в глобальной сети биосферных заповедников биологический мониторинг.

Основы современного эволюционного учения — синтетической теории эволюции — были заложены благодаря синтезу классической генетики и дарвинизма, начатому С. С. Четвериковым (1926) и продолжавшемуся работами выдающихся отечественных и зарубежных биологов-эволюционистов. Видная роль в формировании синтетической теории эволюции принадлежит Ф. Г. Добржанскому (1937), обобщившему материалы многих советских биологов о генетической природе внутривидовой, в особенности географической изменчивости. Однако еще задолго до становления основных концепций современного эволюционного учения были начаты близкие по сути исследования природных популяций травянистых растений, названные генэкологией.

К 1965 году был подведен их 40-летний итог (Heslop-Harrison, 1965). Однако история генэкологии лесных древесных исчисляется двухсотлетним периодом (Langlet, 1970), к которому относится работа П. Матью, обнаружившего действие естественного отбора в лесных популяциях. К началу периода создания синтетической теории эволюции относятся исследования структуры популяций травянистых растений.

Истоки учения о популяциях иногда связывают с именем В. Йогансена, доказавшего неэффективность отбора в чистых линиях (Johansen, 1903; Йогансен, 1933) — в потомстве отдельных самоопыляющихся растений, состоящем из гомозиготных особей. Учению о популяциях уделено внимание в работе А. К. Скворцова (1967), посвященной истории представлений о виде, на популяционной основе зиждется биологическая концепция вида. К наиболее острым современным проблемам популяционной биологии относится определение объема и границ природных популяций и изучение популяционной структуры важнейших видов, включая анализ взаимо-

действия популяционно-генетических и биогеоценотических процессов.

Экологогеографический этап, вскрывший неразрывную связь вида с условиями существования, создал реальную основу для широкого и плодотворного изучения внутренней структуры вида, которое получило развитие на следующем этапе — популяционного исследования вида (Скворцов, 1967). Подчеркивая справедливость противопоставления Э. Майром (Maug, 1963) типологической и популяционной концепции вида, А. К. Скворцов (1967) указывает, вопреки мнению Э. Майра (1963), что систематика в своей методологии не была типологической до 30-х годов нашего века: и С. И. Коржинский (1893), и В. Л. Комаров (1901) мыслили вполне «популяционно». Популяционная концепция вида возникла значительно раньше, чем генетика смогла сделать существенный положительный вклад в понимание вида. Термин «популяция» появился впервые не у В. Иогансена, он встречается в работе (Romanès, 1892), опубликованной до «рождения» генетики. Популяционное понимание вида берет начало от передовых натуралистов и систематиков. Важнейшие новые черты, вынесенные генетическим этапом его изучения, сводятся к следующему. В условиях панмиксии, благодаря генетическим рекомбинациям, мутациям и естественному отбору, создается широкая возможность внутривидовой изменчивости, индивидуальной и популяционной. Большой запас изменчивости представляет собой рецессивные гены в гетерозиготном состоянии. Это огромное наличное и потенциальное генотипическое многообразие популяций интегрируется в единый генофонд вида. Панмиксия — основа широкой пластичности и основа целостного вида. Разрыв ее означает разрыв генофонда вида на изолированные фрагменты, что в масштабах геологического времени приводит к формированию нескольких самостоятельных видов.

Изложенное показывает почти тождество полученных на этом этапе представлений о видообразовании с основными моментами учения о микроэволюции. Эволюционные факторы, оказывающие давление на популяции, по основному характеру действия относятся к трем группам (Тимофеев-Ресовский, 1958; Тимофеев-Ресовский и др., 1973): а) «поставщики» эволюционного материала — мутационный процесс и популяционные волны; б) изоляция, сохраняющая и усиливающая различия между популяциями; в) естественный от-

бор — основной «творческий» фактор, вызывающий усложнение онтогенеза и эволюционный прогресс.

Весьма сходны представления о виде и видообразовании генетического этапа с сущностью биологической концепции вида. Однако то, что в представлении генетического этапа исследования вида и биологической концепции его считается нарушением основы существования вида — отклонение от нормального полового процесса, еще сравнительно недавно отставалось как особое прогрессивное направление эволюции: апомиктическое размножение растений (Хохлов, 1976), вопреки более раннему мнению об этом явлении как «тупике» эволюции (Stebbins, 1950). В последнее время суждения о роли апомиксиса в эволюции становятся менее категоричными (Петров, 1964; Мюнтцинг, 1967; Завадский, 1966), отмечается неоднородность явлений апомиксиса, в связи с чем у апомикатических видов вскрыты различные пути эволюции: они могут эволюционировать или гаснуть и отмирать. Путь прогрессивной эволюции способов размножения не в переходе от амфиксиса к апомиксису, а в развитии целой системы способов размножения, включая ксеногамию и апомиксис (Завадский, 1966).

Идеи исторического развития биотических сообществ, называемого часто «эволюцией» сообществ, и эволюции видов в ходе этого процесса интересовали многих отечественных лесоводов и геоботаников: И. П. Пачоского, Г. Ф. Морозова, В. Н. Сукачева, В. В. Алехина и др. Так, явлениям смен пород в лесах уделено внимание многими лесоводами, примером классических смен могут быть обобщения Г. Ф. Морозова, (1926), указавшего среди факторов «смен пород» борьбу за существование, а в числе факторов лесообразовательного процесса — естественный отбор. В ранних исследованиях В. Н. Сукачева (1912, 1915) встречаются представления о сущности генетических классификаций сообществ. В тот же период были сформулированы представления о стадиях исторического процесса изменения растительного покрова на пространствах от Сиваша до лесной полосы севера Херсонской губернии. Предложена концепция генетической классификации растительных сообществ, в которой отражались связи развития конкретных сообществ с их историческим развитием (Пачоский, 1915).

В ряде работ того периода (Пачоский, 1915; Алехин, 1922) не было четкого разделения понятий об историческом

развитии и эволюции сообществ, хотя отдельные термины, впоследствии принятые в качестве основных понятий, раскрывающих суть эволюционного учения (например, «волны жизни» и «популяция»), уже тогда стали употребляться (Дохман, 1973).

Исследования Г. Ф. Морозова (1926) о естественном отборе и борьбе за существование не только отвечают состоянию эволюционной теории его времени, но имеют значение и для самой теории эволюции, поскольку в период ее кризиса он стремился подвести фактическую основу под центральное положение дарвинизма (Галл, 1976). Г. Ф. Морозовым (1926) намечен более ясный подход к проблеме, однако формулировка ее еще остается на уровне взаимоотношения пород (членов) в сообществе, но не индивидов в популяции, прямых указаний на явления микроэволюции еще нет. Факты дифференциации и самопозреживания деревьев, в том числе и в чистых древостоях, часто приводятся как доказательство борьбы за существование и естественного отбора. Им открыты закономерности связи элиминации с теневыносливостью, но конкретные механизмы действия естественного отбора оставались нерасшифрованными, в частности, потому, что не было известно, благодаря каким преимуществам выживают фенотипы в популяции, какие биоэкологические эффекты этому способствуют и какие соотношения свойств генотипов и экологического их положения обеспечивают успех в борьбе за существование.

Оригинальные поиски путей решения проблемы предприняты в работах А. И. Лескова (1943) и особенно Е. Н. Синской (1933, 1948), посвященных историческому развитию западнокавказских лесов. Однако проблема не была решена ни построением классификационной схемы пихтовых лесов (Лесков, 1943), основанной на представлении о совместной эволюции ассоциаций и их эдификаторов, ни гипотезой о расчленении в ходе развития сложного третичного колхидского леса на более простые монодоминантные сообщества (Синская, 1933, 1948). Наметился переход от отождествления процесса развития растительности и эволюции к несводимости эволюции фитоценозов к закономерностям формообразования (Синская, 1948).

Б. Н. Сукачев (1944) подчеркнул недопустимость отождествления эволюции растений и развития биоценозов в работах Е. Н. Синской (1948) и А. И. Лескова (1943), показавших сложность и многогранность проблемы. Достижение

Е. Н. Синской (1948, 1963) в понимании диалектического взаимоотношения инициальных стадий развития фитоценоза из дифференцирующейся популяции и особенно постановка проблемы динамики популяции высших растений в биоценозах, на наш взгляд; должным образом еще не оценены и намеченная ею программа действий по проблеме до сих пор реализована не полностью. Сложность и острота современных проблем популяционной биологии растений очевидны (Мамаев, Семериков, 1984).

С критической точки зрения на мезофиально-лесной комплексе Закавказья как на третичный флористический и цено-тический комплекс (сложившейся благодаря работам Н. И. Кузнецова (1891, 1909) выступил В. Б. Сочава (1949). Возражая многим авторам по вопросу третичного происхождения буковых лесов с третичным вечнозеленым подлеском, он высказал новые соображения о генетических связях *Fagus orientalis* Lipsky и *Fagus sylvatica* L. Восточный бук рассматривается (Вульф, 1935) как древняя третичная форма, позднее давняя начало европейскому *F. sylvatica*, распространившемуся в Западной Европе уже в последледниковое время. Хотя такие генетические связи между этими видами логически увязываются с представлениями о древности кавказских фитоценозов и молодости европейских, однако В. Б. Сочава (1949) не считал их доказанными, полагая, что оба вида имеют независимо друг от друга третичный возраст. Их рассматривают как климатипы (Синская, 1933), дифференциация которых началась в раннюю фазу истории бука в Западной Европе. Третичный возраст европейского бука вытекает из палеоботанических данных (Шварева, 1964). На основе личных исследований динамики лесов во многих регионах Кавказа, в особенности в колхидских и кубанских лесах, а также литературных источников, принимая во внимание оледенение, тесно связанное с орогенетической фазой развития Кавказских гор. В. Б. Сочава (1949) отмечал, что история буковых лесов как структурного фитоценологического типа Кавказа приходится на четвертичный период. При этом подчеркивалось, что флорогенез и ценогенез несомненно сопряжены, но тем не менее, они представляют самостоятельные процессы. В результате элемент третичной флоры восточный бук образует фитоценозы лишь плейстоценового и более холодного периода.

Между тем отстаивается точка зрения о существовании третичных реликтовых сообществ, например, на Балканах, где



леса признаются более молодыми по сравнению с лесами Кавказа (Мишнич, 1974). Подчеркивая наиболее древний характер смешанных лиственных-хвойных лесов Кавказа, считая их близкими к третичным лесам, автор отмечает, что многие эдификаторы этих смешанных лесов являются третичными реликтами. Многочисленные вечнозеленые виды и их жизнеспособность указывают на более древний возраст этих лесов по сравнению с балканскими, по его мнению, ключ для решения вопросов о происхождении флоры и растительности Балканского полуострова необходимо искать на Кавказе. История лесов этих стран и эволюция их видов имеют общие корни как стран, принадлежащих Средиземноморью. Леса Западного Кавказа, в свою очередь, входя в Эвксиинскую фитогеографическую провинцию (Малеев, 1940; Тахтаджян, 1978), требуют совместного с последними анализа.

Дальнейшее углубление представлений о связи естественно-исторического развития фитоценозов и эволюции органических форм сделано В. Н. Сучковым (1942, 1944, 1964).

Выработка взаимосвязей между растениями в фитоценозе, а также между организмами в биогеоценозах, согласно В. Н. Сукачеву (1944, 1964), происходит в процессах — филоценогенезиса, селектоценогенезиса и сингенезиса. Филоценогенезис — следствие совместной эволюции видов в фитоценозах данного типа, когда виды изменяются и приспосабливаются к среде, создаваемой всей совокупностью населения данного биоценоза и в первую очередь его эдификаторами. Селектоценогенезис — это процесс, когда при расселении встречаются друг с другом виды с уже готовыми экологическими и фитоценоотическими особенностями. Борьба за существование ведет лишь к отбору тех видов, которые случайно оказываются наиболее приспособленными к комплексу условий данной ассоциации.

В отдельных случаях оба эти процесса протекают одновременно или селектоценогенезис может переходить в филоценогенезис. В совокупности оба эти процесса образуют ценогенезис ассоциаций.

Сингенезис — это формирование на данном конкретном участке земли покрова из растений и животных как части биосферы. В сингенезисе выработка взаимоотношений между организмами идет как бы по проторенной ценогенезисом дорожке и гораздо скорее. Соответственно этим двум типам генезиса в биоценоотическая классификация может быть двоякого рода: ценогенетическая классификация типов биоценозов и

сигнетическая классификация биосферического покрова Земли. Из этого подчеркнем следующие моменты. О явлениях филоценогенезиса и селектоценогенезиса, включающих в себя результаты эволюции видов и более высокого ранга таксонов и не отражающих достаточно полно эволюцию популяций, можно судить по современной растительности. В процессе сингенезиса используются выработанные в ходе ценогенезиса результаты взаимоотношений форм в ценозе.

В последние десятилетия получают дальнейшее развитие исследования микроэволюции на основе феноетики популяций на ботанических и зоологических объектах — результаты их обсуждены на Всесоюзных совещаниях (Саратов, 1976; Москва, 1979). Подведены первые итоги исследований и намечены перспективы (Яблоков, 1980). Показано (Sokal, Crovello, 1970), что биологическая концепция вида в значительной степени является феноетической концепцией. Анализируя классическое определение биологического вида Э. Майра (Maui, 1957) как группы реально или потенциально скрещивающихся популяций, которые репродуктивно изолированы от других подобных групп, авторы приходят к следующим выводам. Беспристрастное описание многообразия эволюционных моделей, реально существующих в природе, и процессов, влекущих за собой различные изменения популяционной структуры, будет способствовать выяснению причин эволюции. Охарактеризованный по фенотипам вид, определение которого может быть улучшено с помощью нумерической таксономии, является подходящей концепцией для соотношения с таксономической категорией «вид». Местная или конкретная популяция является самой ценной единицей для эволюционного исследования.

Однако биологической концепцией вида не исчерпывается все многообразие эволюционных механизмов, в частности, ею не охватываются явления интрогрессивной гибридации видов, широко распространенные среди древесных растений (пихт, елей, лиственниц) и не ограничивающиеся межвидовой гибридацией (Бобров, 1972).

В связи с изложенным, подчеркнем два момента. В тех таксонах, где имеют место нарушения нормального полового процесса, для определения вида остаются феноетические критерии, а само понятие вида приобретает нередко типологический характер. И в случаях нормальных сексуальных таксонов в биологической концепции вида большинство ступеней при определении вида является в большей степени или пол-

ностью фенетическими. Даже в тех группах растений, где применялись для целей систематически немногочисленные скрещивания, основными критериями вида остаются фенетические, поскольку они базируются на фенетических выводах.

Наряду с биосистематикой, эволюционным учением, где популяция призвана в качестве биологической природной структуры и является объектом исследования этих научных дисциплин, роль исследований структуры природных популяций в последние десятилетия заметно усиливается в ботанической географии и флорогенетических исследованиях, в фитоценологии и биогеоценологии, в популяционной генетике растений, в эволюционной морфологии и морфогенетике. В связи с этим синтез представлений о популяции, сложившийся в разных отраслях биологии, выдвигается в качестве важнейшей предпосылки формирования популяционной биологии. В качестве ведущей проблемы в этом аспекте мы считаем современный синтез представлений об эволюции популяций растений в ходе исторического развития биогеоценозов.

До настоящего времени во многих эколого-популяционных исследованиях еще не удается избежать рокового упущения из вида борьбы за существование и естественного отбора, о которых предупреждал Ч. Дарвин (1952). Напомним, что именно леса сосны обыкновенной в Шотландии служили в качестве модельных для открытия принципа естественного отбора (Matthew, 1831), позднее обоснованного Ч. Дарвиным как всеобщий закон эволюции органического мира. Другим важным моментом исследования П. Матью (1831) является предвосхищение современной проблемы обеднения генофонда популяций в результате антропогенных воздействий, в частности, рубок леса.

Возвращаясь к вопросу дифференциации понятия эволюции, отметим, что довольно часто понятие эволюции используется и по отношению к биогеоценозам. В последние два десятилетия термин эволюция часто применяется по отношению к биологическим макросистемам всех рангов вплоть до биосферы (Тимофеев-Ресовский, 1975; Кашмилов, 1974) что осложняет вычленение собственно эволюционных процессов в ходе преобразования различных макросистем и затрудняет анализ динамики или естественного исторического развития самих рассматриваемых систем. В экосистемах происходят эволюционные преобразования популяций, а не только сукцессии ценозов (Гиляров, 1979; Быков 1980). Сущность проблемы заключается в синтезе представлений и сведений о

явлениях микроэволюции и о динамике биогеоценозов, во вскрытии конкретных механизмов преобразования структуры популяций на фоне развития конкретных ценозов в обозримом временном масштабе и на этой основе найти пути исследования эволюции экосистем.

За отбором признается определенная роль в формировании такого состава популяций, который может и не повышать шансы на выживание, но давать возможность ей идти в ногу с постоянно изменяющейся средой динамичных ценозов. Состав фенотипов, характеризующий феноблик популяций, обуславливается как относительно простыми признаками (фенами), так и сложными морфофизиологическими признаками и функциональными свойствами.

В качестве объектов исследования выбраны исключительно ценные и информативные в научном отношении леса колхидского третичного реликтового центра, весьма значимые, как средообразующие в растительном покрове Западного Кавказа. Это наиболее древние по происхождению, многовидовые по составу и сложные по структуре леса. Представляет интерес исследование ценозов с доминированием основных эдификаторов — бука или пихты, а также различное участие их в смешанных буково-пихтовых сообществах, где названные виды попеременно выступают в роли доминанта. Выбор их, наряду с общеэкологической значимостью и с учетом важного лесоводственного значения, обусловлен также тем, что на их примере уже выполнены важные для решения поставленной проблемы исследования, и изучением этих лесов предусматривается сохранить преемственность исследований в регионе, что особенно важно в биосферном заповеднике. Отдельные виды представлены уникальными популяциями, вопрос сохранения которых от нарастающего антропогенного влияния чрезвычайно остро стоит еще с 20-х годов, это относится к тису ягодному, самшиту колхидскому, каштану благородному и др.

Принципы лесотипологического направления Б. А. Иваневича — Б. П. Колесникова весьма информативны для исследования сложных многовидовых лесов Колхиды и Талыша.

Существенным моментом в выборе объектов работы и предпосылкой решения поставленной проблемы явилось условие заповедности этих, по существу, девственных лесов. Это позволяет выявить наиболее важные черты лесообразовательного процесса (сукцессионных смен) и доступные эта-

пы эволюции популяций в наиболее чистом их виде. В конечном итоге этим путем представляется возможным определить «нулевые точки» отсчета для организуемого биомониторинга эволюции популяций основных лесообразующих видов и популяционных экосистем.

Бсккрытие естественного хода сукцессионных и микроэволюционных процессов необходимо для построения теории организации систем особо охраняемых природных территорий, за основу формирования такой теории иногда принимается оценка естественности сукцессионных изменений в ландшафтах, но этого, на наш взгляд, недостаточно.

Цель работы — изучение эволюционных преобразований популяций основных реликтовых лесообразователей (микроэволюции) в ходе развития колхидских и кубанских буково-пихтовых лесов (Западный Кавказ) на основе синтеза представлений об этих явлениях и фактических материалов, их характеризующих, выработки путей исследования эволюции экосистем.

Это направление работы имеет значение для разработки принципов организации системы особо охраняемых природных территорий Западного Кавказа и выявления общей естественно-исторической основы для ее формирования. В частности, результаты исследований позволят углубить представления о взаимоотношении лесов Кубанской и Колхидской фитогеографических провинций, о связях их с Эвксинской фитогеографической провинцией.

Исследования фенотипической структуры популяций (распространение адаптивно-ценных фенотипов, корреляции признаков биопродуктивности с фенами и др.) открывает возможности выбора направления селекции лесоводственно важных видов, поиска путей ранней диагностики роста, повышения продуктивности, разработки лесосеменного районирования, выработки системы сохранения генофондов популяций.

### **Выявление фенов и фенотипов основных лесообразующих видов**

В поиске новых путей оценки генотипической структуры популяций особую ценность приобретает метод качественных морфологических признаков — маркеров. Он основан на использовании коррелятивных систем организмов. Решающую роль в выборе нашего пути поиска фенов сыграл закон гомо-

логических рядов в наследственной изменчивости (Вавилов, 1920, 1968). Современные данные молекулярной биологии показывают, что гомологическая изменчивость проявляется в сложной цепи реализации наследственной информации от гена к признаку (Медников, 1975, 1980). Это дает основание принять следующие методологические подходы. 1. Особую ценность в качестве фенотипов для изучения микроэволюции имеют филогенетические признаки. 2. Фенотипические признаки, характер генетической детерминированности которых на данном этапе пока не установлен, имеют важное самостоятельное значение. Они являются исходным материалом для формирования фенетики популяций и выявления радикалов фенотипов вида (Вавилов, 1968; Синская, 1948; Тимофеев-Ресовский, 1969, 1973; Яблоков, 1980). Максимальному охвату широкого спектра морфофизиологических признаков, заведомо свободных от каких-либо априорных точек зрения (Тимофеев-Ресовский и др., 1973), мы предпочли выбор филогенетических признаков.

В качестве основы разложения фенотипической системы принимаются функциональные зависимости, при таком подходе фенетика популяций становится их генетикой (Роне, 1978; Скворцов, 1982). Визуальная предварительная оценка и измерение ряда признаков — высоты, диаметра, ширины и протяженности кроны, побегопроизводительной способности, продолжительности жизни хвои осевого и боковых побегов, формы семенных и кроющих чешуй (всего более 20 признаков) — показали различия роста цельнолистных и выемчатолистных особей пихты, определенных по хвое осевого побега. Это в совокупности с фактами существования среди рода *Abies* вида только с цельной хвоей (*A. holophylla* Maxim), а также форм с заостренной и выемчатой в пределах других видов (*A. alba* Mill, *A. Nordmanniana* (Stev.) Spach), обусловило использование этих признаков в качестве фенотипов. Эти формы обнаружены во всех возрастных группах, от однолетних сеянцев до спелых деревьев. Раздвоенный кончик хвои рассматривается как след древней дихотомии, в заостренный — эволюционно прогрессивный или продвинутый (Машенко, 1964). Соответственно проявляется их соотношение и среди современных видов. Виды с широкими экологическими и биоценотическими ареалами (*A. alba*, *A. Nordmanniana*, *A. sibirica* Ldb.), формирующие преимущественно горные леса, представлены популяциями не менее, чем с двумя фенотипами — цельнолиственными и выемчатолиственными. Виды с



узким ареалом характеризуются преобладанием одного фенотипа.

Для анализа фенотипической структуры популяций бука взяты альтернативные пары филогенетических признаков дифференцирующих современные виды. Из вегетативной сферы взяты типы выхода жилок в край листа: брохиодромный и краспедодромный (Колаковский, 1960). Краспедодромность (Cooper, Mercer, 1977) специфична для американского бука (*F. grandifolia*). Из генеративной сферы взяты типы придаточных образований у основания кувулы (плюски): пластинчатые с заметным жилкованием прилистники (лопастчатые, ланцетные или ложковидные) или шиловидные образования без расширений и жилкования. Эти признаки считаются разделительными между буком восточным и буком европейским.

Анализ материала позволил рассматривать в качестве фенотипов типы околоцветников тычиночных цветков. Изучение этих признаков приводит к заключению об их значительной изменчивости, вопреки мнению В. Е. Вульфа (1935). Различия околоцветников тычиночных цветков носят альтернативный характер. Зубчатость четко отличается от рассеченности (лопастности). Зубчатая или мелковыемчатая трубка околоцветника более свойственна для восточного бука, а глубоко-рассеченная или лопастная — для европейского (Сукачев 1934), (Вульф, 1935). Эти признаки в совокупности с другими (прилистники у кувул, число пар жилок и др.) используются в систематике как дифференцирующие, ими обуславливается корректность систематики *F. orientalis* и *F. sylvatica* L., хотя и высказывались сомнения в этом (Гребенщиков, 1938).

Общие характеристики растений даны с учетом описанных признаков. Признаки листьев взяты с учетом физиологического и таксономического значений: число пар боковых жилок, длина, ширина, удаленность максимальной ширины от основания и др. В качестве индексов площади листа использовано произведение длины его на ширину, а также отношение этого признака к числу пар жилок, т. е. определенная площадь, приходящаяся на пару жилок (удельная площадь). Этим осуществлена преемственность исследований на конкретных объектах (Сахаров, 1939). Сочетание у особей трех пар фенотипов дает 8 фенотипов. Из них 4 с брохиодромными листьями: плюска восточного бука — зубчатый околоцветник, плюска европейского бука — зубчатый околоцвет-



ник, плюска европейского бука — лопастный околоцветник, аналогичны 4 с краспедодромными листьями).

### Семья в биоэкологической структуре популяции и биогеоценоза

Под семьей древесного растения нами понимается совокупность близкородственных особей, состоящая из родителей (или, возможно, одного из них) и всех генераций потомства, имеющих общее происхождение и существующих в популяции в течение периода, не менее продолжительности жизни материнского поколения. Семьи образуются древесными растениями, размножающимися половым путем, однако, обнаружить их в популяциях нелегко, сделать это удастся за пределами ценоареала вида в сообществах других лесообразователей или на свободных от леса территориях. Природный феномен поселения семьи в группе смежных биогеоценозов позволил вскрыть ценозоспецифичное преобразование ее фенотипического состава, что в комплексе неодинаковой селективной ценностью фенотипов ведет к микроэволюции. Даны характеристики семей и фитоценозов, ими заселяемых. Три из них расположены в полосе широколиственных лесов среднегорья в бассейне р. Шахе.

Семья 1 (площадь 1 га) произрастает в букняке колхидском (табл. 3), расположенном на южном склоне отрога г. Фишт. От нижней границы ценоареала пихты она отстоит на расстоянии 1000 и расположена ниже нее на 100 м.

Семья 2 на южном склоне подножия г. Хуко занимает участки (2,5 га) водосборов двух ручьев в водораздельную площадку между ними на высоте 690 м. От пихтового массива расположена на расстоянии 2,5 км и на 400 м ниже.

Семья 3 (0,05 га) находится на крутом склоне в спелом каштано-букняке колхидском на высоте 600 м в 1,5 км от основного массива пихты и ниже его на 490 м.

Для анализа территориальных соотношений ареала популяции и территории биогеоценоза использованы следующие предпосылки. Семья — субпопуляционная структура. Совокупность близкородственных семей (групп родственных между собой генотипов) и отдельных, в том числе временно не репродуцирующих индивидов, образует популяцию. Ареал семьи, как правило, меньше его у популяции.

## СООТНОШЕНИЕ ФЕНОТИПОВ СЕМЕЙ ПИХТЫ В РАЗНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗАХ

№№ семей	№№ пробных площадей	Элементы рельефа, высота м Н У. М.	Экспозиция, крутизна склона, град.	Типы биогеоценозов	Состав древостоя	Состав подроста	Соотношение фенотипов (цельности: выемчатые)	
							числен особей	%
1	19	Ровный; склон 1000	Ю-В 20	Букняк колхидский	4Б 3Г 2Д 1 Кш ед. П	10П ед. В	415:1000	29:71
2	4А	Эродированный склон 590	Ю-ЮВ 18	Каштанодубняк лещиновый	4Д 3Кш 2Г 1 Грш ед. Б	9Г 1Б ед. П	20:20	50:50
▶	4Б	Ровный склон	В-ЮВ 20	Дубо-каштанник орияковый	5Кш 3Д 2Г ед. Б	8Б 2Г ед. П	44:26	63:37
▶	4В	Водораздельный уступ	Ю 10	Дубо-грабовник колхидский	5Г 2Д 2Грш 1 Кш ед. Л. Б	8 П 1Б 1Г.Л. Кш, ед. Грш	357:743	33:67
▶	4Г	Выпуклый склон	В-ЮВ 30	Грабо-дубняк овсянцевый	4Д 3Г 2Б 1Грш	8Б 2Г ед. 11	13:5	72:28
3	3А	Эродиро-ванный склон, 500	В 35	Грабо-каштанник колхидский	Итого по семье 2:		434:794	35:65
					5 Кш 5Г	3Б 3Кш 2П 2Г, ед. Чрш. Д	73:64	53:47
					Всего:		913:1867	33:67

Феномен поселения изолированной семьи на территории четырех фитоценозов (табл. 3, рис. 1) служил моделью для решения задач этой части работы. Фитоценозы различают по экспозиции и крутизне склонов, почвам, составу древостоя, подроста и других ярусов растительности. Следовательно, они относятся к различным биогеоценозам. Часть пихтовой семьи входит в состав дубограбовника колхидского (В).

Материнская пихта, с диаметром у основания 150 см и высотой 38 м, составляет 10% надземной фитомассы древостоя. Семья формирует основную долю подроста материнского сообщества (80%), создавая предпосылки для смены эдификаторов. В этом биогеоценозе (В) сосредоточена подавляющая часть особей всех возрастных генераций (88%). Остальные поселились в смежных сообществах: в каштано-букняке лещиновом (А) — 3%, в дубо-каштаннике орляковым (Б) — 7%, в грабо-дубняке овсянцевом (Г) — 2% от общей численности семьи. Отдельная семья дает существенный вклад в фитоценоз исходного биогеоценоза, однако в целом ею «охвачены» четыре сообщества. Перекрывание ареалом семьи группы биогеоценозов — не случайность. Очевидно, популяция тем более способна занимать несколько биогеоценозов.

Превышение ареала популяции над территорией биогеоценоза характерно и для других третичных реликтов. Так, в Хостивском заповедном участке третичного колхидского леса популяция тиса ягодного охватывает тисовник и букняк лавровилицевый и др. сообщества, а популяция самшита — самшитники моховой и сложный. Популяция сосны пицундской включает в свой ареал три группы биогеоценозов: сосняки прибрежные, грабниниковые и сложные. Подобные закономерности обнаружены у многих видов с изолированными участками ареалов: у каштана в Бабук-Аульской котловине, у ели восточной в бассейне р. Тихой. Популяции основных лесобразующих видов страны превосходят по объему их внутриценозные группировки (Мамасв, 1967), однако и население вида в пределах биогеоценоза (ценопопуляция) обладает специфическим фенотипическим свойством. Таким образом, ценопопуляция — реальная структурная единица популяции, элемент ее биоэкологической структуры.

Представители семьи, являясь потомством одной особи, а вследствие этого обладая некоторой генетической однородностью, в разных, хотя и смежных, биогеоценозах образовали различные по генотипическому составу, плотности и биомассе совокупности особей (табл. 4, рис. 2). Таким образом,

## ЭФФЕКТЫ ВЫХОДА СЕМЕЙ ЗА ПРЕДЕЛЫ БИОЭКОЛОГИЧЕСКИХ СТРУКТУР

Таблица 4

Вид, семья, высота над ур. м., № пробной площадки	Биоэкологические структуры		Пределы перемещения: растосты, км превышение, м	Эффекты	
	преодолеваемые семьи	поселения семьи		динамические	эколого-популяционные и микроэволюционные
Пихта кавказская, семья вблизи ареала популяции, 1000 (19)	Популяция, бгц, формация	Формация широколиственных лесов среднегорья, бгц: грабобушняк колхидский	0,75	Смена фитоценоза и формации (широколиственной на пихтово-широколиственную)	Расширение экологической ниши (1) репродукция близкородственных фенотипов (2); усложнение экологической и генотипической структуры популяции (3)
			100		
Пихта кавказская, семья изолированная, 600, (3А)	Популяция, бгц, формация, ступень лесного пояса	Формация широколиственных лесов низнегорья	2,0	»	1-3
			500		
Пихта кавказская, семья изолированная, 650, (4)	»	Формация широколиственных лесов низнегорья, 4 бгц	2,0	»	1-3
			450		
Ель восточная, семья изолированная, 1000 (Соснии, 1949)	Популяция, бгц, формация	Формация буковых среднегорных лесов; бгц: ельник овсянцевый	22,0	Смена фитоценоза формации (буковой на еловую)	1-3
			—		
Ель восточная, семья изолированная, 900, (Соснии, 1949)	»	Формация среднегорных буковых; бгц — бушняк колхидско-кустарниковый	44,5	Смена фитоценоза и формации (буковой на буково-еловую)	1-3
			700		
Сосна крымско-августовая, семья вблизи ареала, 2050 (5В)	бгц, формация	Формация: березово-сосновые субальпийско-разнотравные леса; бгц — сосняк субальпийско-высокотравный	0,5 100	Смена фитоценоза и формации (пихтово-сосновой на сосново-березовую)	1-3

лесообразовательный процесс в разных биогеоценозах в течение короткого отрезка времени (40 лет), не превышающего даже продолжительности жизни одного поколения пихты, дифференцированно действует на состав семьи и популяции пихты Нордманна.

Объяснить различия соотношений генотипов в разных ценозах правомочно действием «принципа основателя» как возможного варианта «дрейфа генов», поскольку, действительно условия расселения разных генотипов в различные биогеоценозы в сложных условиях рельефа неодинаковы. Однако нет оснований отвергать и действие избирательной элиминации как формы естественного отбора, так как рассматриваемые генотипы обладают различной выживаемостью, а именно цельнолистные более жизнестойки. Скорее всего мы имеем дело с действием естественного отбора в кооперации с «дрейфом генов», как это показано на популяциях видов, быстро сменяющих свои поколения (Дубинин, 1966; Новоженев, 1970). Приведенный пример показывает, что амплитуда изменчивости долей состава семьи в этом случае довольно высока, но в связи с тем, что сравнительно небольшое число особей семьи попало за пределы исходного ценоза, общее соотношение генотипов семьи оказалось почти таким же, как и в исходном (35:65). В целом факты различия состава семьи по биогеоценозам свидетельствуют о преобразовании ее генотипической структуры в ходе расселения в смежные биогеоценозы, взаимоположение которых определяется сложным рельефом.

Селективное преимущество цельнолистного фенотипа обусловлено корреляциями: формирование его хвои имеет прямую связь с быстротой роста, темпом побегообразования и продолжительностью жизни хвои. Генетическая обусловленность роста этого фенотипа подтверждается его устойчивостью в экологически контрастных природных семьях, популяциях и в интродукции. Соответствие фенотипа генотипу подтверждается проявлением закона гомологической изменчивости. Популяции кавказской и белой пихты имеют общие гомологические фены и сходные фенотипы. По ряду признаков роста альтернативные фенотипы обоих видов различаются достоверно. Родство и общность происхождения семей и популяций приводят к заключению о фитоценозе как о системе, связанной семейными и популяционными синузиями доминантов (и других элементов).

## Эколого-эволюционные факторы динамики биогеоценозов

Синтез динамических и эколого-эволюционных аспектов развития леса существенно расширяет и углубляет представление о фитоценозе как о ведущем компоненте лесного биогеоценоза, который в свою очередь признается этапом исторического развития биогеоценотического покрова. Обусловливается это положение прежде всего тем, что обмен генетической информацией между индивидами в ценозе (в группе ценопопуляций одного вида) происходит на большем протяжении его, нежели размеры филогенных полей особей. Иллюстрацией и доказательством существенности вклада популяционно-биологических данных в углубление концепции фитоценологии и понятия фитоценоза являются приводимые выше данные о семьях как ценоценологических и популяционно-биологических образованиях, а также принятие во внимание того факта, что и семья, и любая местная (или конкретная) популяция по существу выступают в роли прообраза фитоценоза. Об этом же свидетельствуют материалы о фенотипическом составе семей и популяций: фенотип «Ц» выполняет роль доминанта, а фенотип «В» — подчиненного яруса. Кроме того, сходность роли одноименных фенотипов в популяции и семье, а также соизмеримость изменчивости многих морфологических показателей у них подтверждают этот вывод. Фенотипическое богатство семей соизмеримо с таковыми популяциями, выборки из которых взяты и анализированы из разных ступеней лесного и субальпийского поясов. Численность, состояние, возрастная и пространственная структура семей кавказской пихты позволяет рассчитывать на смену эдификатора фитоценоза (и даже растительной формации). Семьи играют существенную роль в экспансии популяции за пределы современного ценоареала, в восстановлении ее исходных позиций, а также, что особенно важно, в возможном изменении хода развития растительности не только в сторону смены эдификатора и доминанта фитоценоза, но даже и формации широколиственного колхидского леса на смешанный пихтово-широколиственный.

Наряду с семейными характерны значительные популяционные сучузии кавказской пихты на южных склонах г. Хуко, отрогов г. Фишт, хребта Псехоко, г. Аишха и на других участках южного макросклона Главного Кавказского хребта, что свидетельствует о современном расширении ареала пихты в

нижних ступенях лесного пояса посредством поселения семей. Это же наблюдается и в Кубанской провинции. Следует подчеркнуть, что именно семьи — однородные биоструктуры — участвуют в расселении популяции и вида, «завоевая» пространство. В свою очередь, семья пихты, попав в обстановку отсутствия влияния материнского полога в сообществе сопутствующих видов, реализует возможности достижения определенной численности потомства и проявления его изменчивости. Попадая в иные условия развития (размножение, расселение и выживаемость), где проявляет себя отбор, семьи характеризуют не общую совокупность потомства популяции, а специфические изолированные элементы ее. Эти и другие факты приводят к заключению, что мы имеем дело со сложным процессом, в котором тесно связаны и взаимообусловлены явления микроэволюции и элементы развития леса в классическом представлении. Кроме того, расселение растений семьями имеет исключительно важное значение в миграции растений, эцезисе, т. е. закреплении их на новом месте.

С одной стороны, процесс развития лесного биогеоценоза, благодаря расселению вида семьями и популяциями и преобразованию при этом структуры, выступает как фактор микроэволюции. С другой, — микроэволюционные преобразования, вытекающие из сущности популяционной формы существования вида и семейно-структурных изменений, как частного проявления ее, включая и отбор наиболее приспособленных фенотипов, выступают в качестве важнейшего фактора динамики биогеоценоза.

Оценка направления и интенсивности естественного отбора в развивающемся биогеоценозе — комплексная проблема. Один из путей элементаризации ее — поиск простых звеньев микроэволюции, к которым принадлежат изменения фенотипического состава семей.

В связи с этим целесообразно остановиться на основных эволюционных аспектах развития биогеоценоза, понимая под ними моменты микроэволюции, связанные с этапами в его динамике. Выделяются следующие аспекты. Результаты изучения отдельных из них приведены выше, результаты других — излагаются далее.

1. Эффекты выхода семей за пределы современного ареала вида и популяции, расширение предела экологической ниши в другой ступени лесного пояса (широколиственного леса), образование в связи с этим других формаций (пихто-



во-широколиственных), обогащение в целом популяции за счет новых поселений семей разной экологической пространственно-возрастной и фенотипической структуры.

2. Преобразование биогеоценоза, т. е. в ходе межбиогеоценозной миграции первого поколения основателя семьи. Новые ценозы, принимая в свой состав долю иммигранта, выступают в роли фактора изменения ее структуры соответственно специфике новой экологической обстановки.

Сходные явления, но как бы в негативном изображении, происходят, когда иммигранты другого вида нарушают установившуюся ценогическую структуру популяции, в частности, производят существенные изменения в пространственной структуре, создавая, например, перфорации в ее полигоне. Это приводит к изменению пространственной и половой структуры и способствует увеличению изоляции между особями и ценоячейками. Это обнаружено во взаимоотношении ягодного тиса и восточного бука в хостинских популяциях.

3. На разных этапах возрастных и восстановительных смен лесного биогеоценоза происходят изменения в динамике численности доминантов и содоминантов — «популяционные волны». Это ведет к преобразованию фенотипического состава, как результат дифференциальной выживаемости и различной направленности отбора.

4. Дифференциальная выживаемость, обусловленная спецификой фенотипов и положением их в структурных образованиях, т. е. в связи с различными фитоценозными полями и эффектами групповых поселений («эффект группы», по Титову, 1978). Этот аспект подтверждается данными по истинной динамике изменения числа ценоячеек особей разных видов эдификаторов (бука и пихты), а также и по преобладанию формирования разнообразных, разнофенотипических и разнополовых (у тиса) ценоячеек по сравнению с однородными (Придня, 1981). Взаимодействие комплекса названных микроэволюционных факторов лесообразовательного процесса приводит к заключению о неизбежности закономерного формирования специфичной феногеографии и популяционной структуре основных эдификаторов лесов. Эта особенность связана с соотношением фенотипов в фитоценозах на разных высотных ступенях лесного и субальпийского поясов.

Методологические принципы оценки микроэволюции, которые соответствуют логике действия эволюционных факторов динамике лесных биогеоценозов, могут быть применены для выявления, оценки и сохранения богатства генофонда (по

фенофонду), а также для мониторинга микроэволюционного процесса.

Известными случаями выхода семей основных лесообразователей за пределы исходных биоценотических и биологических структур обнаруживается существенный эффект как в фитоценотическом, так и в эколого-популяционном аспектах (табл. 4). Семьи — выходцы из одной популяции кавказской пихты — различаются по величине ареала, объему, пространственно-возрастной и фенотической структуре. Это исходное обстоятельство чрезвычайно важно для последующего различного протекания микроэволюционных процессов: в этих семьях срабатывает «принцип основателя», но, несомненно, что в каждой семье процессы развиваются по-своему. Не менее важным является то, что семьи существенно различаются по размаху миграции от биогеоценозов до формации и даже ступени лесного пояса, от пределов популяции и почти за пределы современного ареала вида. Фитоценотический эффект этих миграций — в смене ассоциаций и даже формаций. Эколого-эволюционный эффект соответственно различному размаху миграций выражается от расширения ареала популяции, экологической ниши и репродукции близородственных генотипов, включая и повышение уровня гомозиготности, до обогащения экологической (пространственно-возрастной и фенотической) структуры.

По другим видам семейства Pinaceae (восточной ели и сосны крючковатой) и некоторыми видами семейства Fagaceae число примеров не позволяет сделать аналогичные сравнения, но сами они по сравнению с пихтой, свидетельствуют о не меньшем фитоценологическом и эколого-эволюционном эффектах выхода семей при известных для них амплитудах, в общем, превышающих размеры биогеоценоза. Поскольку все рассмотренные виды, кроме ели восточной и сосны крючковатой, обладают малой парусностью семян, можно ожидать, что эффекты выхода семей у видов с большей парусностью будут значительно больше.

### **Популяционные экосистемы, проблемы их эволюции**

Исходя из стоящих перед биосферными заповедниками проблем (см. «План действий...»), возникает ряд методических и методологических вопросов, которые рассмотрим ниже.

Прежде всего возникает вопрос, почему проводимые ранее биогеоэкологические стационарные исследования в ряде заповедников (например, в Тебердинском, Крымском ГЗОХ и др.) не привели к достаточно надежным результатам по сохранению биоресурсов (генофонда, ценофонда) и в целом экосистем этих заповедников, не привели к оздоровлению экологической обстановки в их регионе. Более того, вокруг некоторых биосферных заповедников при наличии рядом с ними мощных академических центров экологическая обстановка резко ухудшилась, например, в зоне действия Приокско-Террасного биосферного заповедника, тесно сотрудничающего с Пушкинским Научным Центром биологических исследований РАН, экологическая обстановка в радиусе 20 км резко ухудшается. Ни заповедник, ни ИЦБИ не имеют пока надежных рекомендаций ее улучшения. Хотя названные исследования в заповедниках проведены на соответствующей (тому времени) биогеоэкологической основе большим числом различных по профилю специалистов, т. е. были проведены комплексные исследования, однако во многих случаях посвящены они были частным вопросам или выяснению продуктивности отдельных компонентов биогеоценозов, или выяснению частных трофических связей в бгц, мало отражающих общезаповедный природно-территориальный комплекс и его продолжение в едином с ним сопредельном ландшафте. При этом, как правило, заповедник признавался как навсегда заданный природный объект с постоянными границами, без должного анализа соответствия объема заповедника, конфигурации его территории таковым естественно исторически сложившимся природно-территориальным комплексам или географическим ландшафтам. Выбор объектов работ определялся не целями и задачами защиты заповедника и региона, который он представляет, а стандартами, принятыми в обычных исследованиях, пробными площадями (например, в лесоведении, луговедении, или по программе МБП). Вместе с этим недостаточно учитывались принципы и методы общей экологии и, особенно, популяционных — экологии и биологии. Не избежали этих методических недостатков более ранние исследования природных объектов в Кавказском заповеднике, так, если и предпринимался более или менее полный охват природно-территориального комплекса в ряде работ, то это относится к отдельным видам охраняемых животных или растений, если же прибегали к комплексным стационарным исследованиям, то объекты ока-

зывались узкими, стандартными. Ускользал в обоих случаях главный вопрос о территории заповедника, масштаб ее, достойный названия заповедника, а также во многом случайность ее выбора или точнее «остаточный» принцип выделения территории. Начиная с 1978 года, коллектив научных сотрудников, имея определенный опыт научной работы в природном комплексе заповедника, зная, опять же из личного опыта (работы вне заповедных комплексов), упомянутые «беды», пришли к заключению (методом экспертных оценок разных специалистов) о необходимости начать комплексные экосистемные исследования, которые бы по своим подходам не потеряли названные выше методические недочеты. К счастью, заповедник, как объект работ и цели его сохранения, оказались в этом отношении удовлетворяющими этим требованиям. На ряде рабочих совещаний, включая и Ученый совет, было принято это направление исследований и выбран объект их. Опыт работы с конкретными видами животных и растений, лесными и луговыми экосистемами приводит к заключению, что стационарные экосистемные исследования должны проводиться на достаточно обширной части природно-территориального комплекса заповедника и окружающего его региона. При этом они должны выполняться на уровне исследования взаимодействия популяций или их достаточно представительных структурных образований. Среди целей работы сохраняется определение: достаточна ли заповедная территория для длительного естественного функционирования системы природных популяций.

Не придавая значения законченному объему названной единицы исследований, в рабочем порядке был выбран объект стационара, как сгусток численности особой популяции большинства видов охраняемых животных (хищники, копытные) и сообществ растений, согласован с большинством специалистов (зоологов, ботаников, геологов, почвоведов и др.). В дальнейшем мы пришли к заключению, что имеем дело с биологическими макросистемами в соответствии с концепцией М. М. Камшилова (1970, 1974) и методологической разработкой И. Н. Смирнова (1978). В нашем представлении эта единица была конкретизирована как популяционная экосистема, совпадающая в общих чертах с теоретическим построением М. А. Голубца (1982). Размер ее территории принимается соответствующим объему географического ландшафта — основной единице физико-географической дифференциации земной поверхности, что согласуется с рекомен-

дацией популяционной биологии (Подгорный, 1988) по выделению границ популяций лесообразующих видов по ландшафтному принципу, а также заключением о принципиальном сходстве объема популяции древесных лесообразователей и крупных млекопитающих (Stebbins, 1950). Однако в каждом конкретном случае специфика ландшафтов в их более мелких структурах, как среды обитания и фактора отбора в популяциях, не обязательно ведет к формированию иерархии популяций (разного ранга). Напротив, наряду с формированием разноранговых могут формироваться и равноранговые смежные популяции, а также может сложиться своеобразная кольцевая система популяции с невыясненными еще формами связей (Яблоков и др., 1981).

Симптоматично появление дискуссионной работы о соотношении популяции и биогеоценоза (Гладышев, 1990), в которой обосновываются «своеобразные» взаимоотношения популяции и биогеоценоза, в частности, доказывается, что «в биогеоценозе неделимость популяции и целостность ее функций «исчезает». Однако, это исчезновение в рамках биогеоценотической системы следует лишь понимать в том смысле, что она не является элементом биогеоценоза.

Как уже отмечалось, популяция — реальный объект материального мира, объективно существующий в природе так же, как и биогеоценоз. И вполне естественно, что между ними существуют тесные связи. Но биогеоценоз выступает по отношению к популяции не как надсистема, а как среда (по Гладышеву, 1990); как системы различного типа интеграции популяция и биогеоценоз функционируют в различном времени: популяция в «биологическом» (его единицей является промежуток от одного элементарного акта функционирования — обмена генами между особями путем полового размножения — до другого), а биогеоценоз — в физическом (Гладышев, стр. 17, 18).

Можно было бы не останавливаться на замечаниях по поводу подобных дискуссионных работ после работ Л. М. Голубца (1982), В. Н. Сукачева (1964), Н. В. Тимофеева-Ресовского (1958), если бы не крайне медленное «внедрение» в современные эколого-популяционные исследования принципа историзма изучаемых объектов, т. е. признания неизбежного их естественно-исторического развития и эволюции. Достаточно напомнить огромный фактический материал, логический арсенал отечественных и зарубежных школ по пробле-

мам естественной динамики биогеоценозов, их доминантных и других популяций в фитоценозах, смены доминантов и эдификаторов и смены энергетического и матеряльного обмена в бги в связи с тем, чтобы стало ясно, что связь популяции с биогеоценозом (и экосистемой) не столь слаба, как она трактуется в названной выше работе Гладышева (1990). И, конечно, не только особь растения является элементом бги, но и популяции могут быть и нередко являются ими. Другой вопрос как «ведут себя» популяции, выступая в качестве различных элементов структуры бгц и фитоценоза: доминанта, эдификатора, подчиненного яруса, случайных видов и т. д.

Если к сказанному добавить еще материалы по проблеме эволюции биогеоценозов, экосистем, витасферы, биосферы, то трудно себе представить, что она может идти без эволюции популяций (Stern, Rohe, 1977; Камшилов, 1974). И совсем нам представляется нелогичным, недиалектичным существование популяции в биологическом времени, а биогеоценоза — в физическом.

С этой недооценкой иных возможностей жизнедеятельности экосистемы связано желание объяснить ее на основе классических подходов, в том числе подхода трофодинамического, страдающего определенной односторонностью (Панов, 1973). Так, недооцениваются этологические механизмы в структуре популяций животных, эволюции их биосоциальных механизмов.

В нашем конкретном случае рассматриваем систему популяций в пределах высокогорного массива хр. Аспидный — Джуга, относящуюся к общему географическому ландшафту темнохвойно-бореальных лесов, высокогорных лугов и низальных включений (рис 3).

Многие популяции крупных млекопитающих (медведь, волк, рысь, зубр, олень, кабан, тур, серна) существенной частью своих ареалов (до 0,5) выходят за пределы заповедника. Это вызывает ряд острых вопросов и накладывает особую ответственность за дальнейшую эволюционную судьбу не только названной экосистемы, но и других подобных единицы заповедного природного комплекса и его окружения.

В дальнейшем мы исходим из ряда принимаемых нами методических принципов, разделяемых многими нашими и ведущими зарубежными экологами, позволяющими сформулировать и предпринять поиски решения актуальных вопросов



организации, функционирования и эволюции биологических макросистем, включая популяционные.

1. Биологическая макросистема существует благодаря слаженному функционированию относительно независимых частей: биоценозов, видов, популяции, особей, всегда выступающих в форме взаимодействия фенотипов (Камшилов, 1974). Современные популяционные экосистемы сложились в ходе совместной деятельности популяций множества видов в геологическом прошлом. Дальнейшее выживание биологических макросистем будет определяться возможностью сохранения сложившейся в ходе естественно-исторического развития организованности (как следствия эволюции), с ней же связана дальнейшая эволюционная судьба системы, в ходе эволюции идет трансформация (обмен между биоструктурами информацией — мерой организованности).

2. Годичные циклы развития и длительная эволюция экосистем обусловлены обменом энергии, вещества и информации между популяциями в пределах видов, биоценозов, а также между ними и средой. Со времен Ч. Дарвина известно, что строение каждого органического существа самым существенным, хотя и иногда скрытым образом, связано со всеми другими органическими существами, с которыми оно конкурирует из-за пищи или местообитания, или от которых оно спасается. Согласно У. Р. Эшби (1959) адаптации в системе могут накапливаться в том случае, если в системе нет полной взаимосвязи элементов. Биологическая макросистема может существовать и развиваться лишь в том случае, если она состоит из относительно независимых подсистем, которые могут изменяться самостоятельно. Благодаря возникновению новых признаков в относительно независимых популяциях возможна эволюция всей макросистемы. При наличии связей всех со всеми развитие невозможно.

3. Мы рассматриваем отбор как результат взаимодействия двух систем: 1) популяций различных в наследственном отношении организмов, т. е. система, характеризующаяся различными конкурирующими тенденциями развития; 2) внешняя среда, преимущественно популяции других видов. Система среды обуславливает, какая из конкурирующих тенденций получит развитие (рис. 4).

В связи с изложенным, в ходе дальнейших исследований необходимо решить следующие актуальные вопросы организации, функционирования и эволюции популяционной экосистемы (ниже приводятся пути практического решения неко-



торых из них, при этом использованы современные подходы природоохранных направлений биологии, феноетики популяций).

1. Выявление критических периодов во взаимосвязи популяций охраняемых животных (крупных хищников и копытных) и кормовых ресурсных растений, факторов, определяющих выживание популяций, ресурсы кормов в эти периоды.

2. Оценка общего биологического разнообразия популяционной экосистемы (видовая насыщенность), генофонда и ценофонда, составляющих ее биоценозов; от степени разнообразия биоценозов зависит устойчивость экосистемы, ее буферности, репарационная способность к повреждающим факторам, способность противостоять внедрению несвойственных (чуждых) экосистеме видов, удержать «собственное» население, сохранить эволюционно сохранившиеся структуры: фитоценозы, биоценозы, формации и инкумбации ярусов растительности, связанных с ней зооценозов.

3. Масштаб обмена генетической информацией как в результате панмиксии (генетический механизм), ее размеры, так и через отбор фенотипов взаимодействующих видов (экологический механизм). Важная роль принадлежит определению эффективной численности популяции, инбредной депрессии, минимальному размеру популяции и др. генетическим приемам оценки устойчивости популяции.

4. Оценка «дезорганизирующей деятельности хищников». Популяция хищника, как «самоорганизующаяся система», живет за счет «дезорганизации» популяций травоядных, отсюда необходимость сопоставления масштабов этой «дезорганизации» с масштабами собственной «организации». Необходимо также оценка эволюционных последствий дезорганизирующей деятельности хищника, насколько совмещается функция «дезорганизатора» и фактора отбора, т. е. фактора, ответственного за прогресс травоядных. В какой мере, «извлечение упорядоченности» из живых организмов, дезорганизация их популяций, одновременно оказывается и организующим фактором, т. е. фактором прогресса. Немаловажное значение имеет система поведения жертвы и ее роль в «обучении» хищника в охоте на нее.

5. Оценка филогенетического (ценогенетического и феногенетического богатства) в разных по масштабу и времени их естественно-исторического развития формациях и биоценозах.

6. С предыдущими вопросами и особенно с последним связана актуальная задача оценки «стандарта жизни» в экосистемах заповедника и вне его. Насколько существен островной эффект в заповеднике (еще Дарвин пришел к выводу: стандарт жизни на материке выше) или, напротив, заповедник — «остатки» материка, а за его пределами — «острова» бывлой естественной природы.

Фенотипы ныне живущих видов представляют собой своеобразные концентраты способов взаимодействия организмов и среды, сформировавшихся в течение естественной истории их жизни, адекватны не только условиям существования в настоящем, но и в прошлом. Поэтому фенотип обладает способностью приспособительно реагировать на диапазон условий, значительно более широкий, чем современный.

В качестве конкретных, более широких направлений нами приняты следующие, отражающие цели и задачи, изложенные выше:

— факторально-экологическое: специальные методы климатической съемки для целей выявления факторов существования популяций растений и животных, их сообществ, периодическая съемка снегового покрова и площадей, доступных в качестве пастбищ для животных;

— экология и биология популяций: определение условий выживаемости популяций в конкретных местообитаниях на основе определений основных параметров: возрастная, пространственная, фенотипическая структура, эффективная (репродуктивная) численность, показатели плотности, показатели динамики популяций, зависящие от плотности, эффекты группы и другие популяционные подходы;

— географо-биоресурсные исследования: составление биоресурсных карт по основным биотическим компонентам с точки зрения оценки их как ресурсного потенциала для вышестоящего трофического звена и как потребителя нижестоящего уровня, а также конкурентных взаимодействий в пределах одного и разных уровней, включая и конкретные связи. Важная роль принадлежит фенографии популяций и видов, поскольку фенотипы обладают неодинаковой биопродуктивностью, а гетерогенность популяций — всеобщий закон;

— эколого-биохимические исследования, включающие наряду с оценкой ресурсов почв, ландшафтов, также основных биохимические показатели кормовых растений, состава их питательных элементов, особенно включающихся в клеточные циклы животных, загрязнителей, которые по мере на-

копления становятся опасными для них, с учетом видового и популяционного состава;

— построение концептуальных моделей взаимодействий между блоками-уровнями (и по каждому компоненту в пределах блоков-уровней): хищники — копытные — другие группы животных-консументов — луговые формации — пастбищные формации — лесные — почвенно-ландшафтные единицы;

— построение общей модели популяционной экосистемы.

### **Оценка воздействия копытных на структуру лесных популяций**

Важная роль в оценке воздействия копытных животных на растительные ресурсы принадлежит методам популяционной экологии и географического биоресурсоведения. Наши зимние и ранне-весенние наблюдения (начиная с 1983 года) за состоянием древесных растений в ходе и после зимовок копытных позволили внести существенные коррективы в направленность работ. Особенно была информативна для этих целей зима 1986—1987 гг. Необычный по плотности и территориальному распределению в верхнегорном поясе снеговой покров, сформировавшийся в короткий период (в течение февраля—марта) и продержавшийся до конца мая — начала июня, оказал отрицательное влияние на численность копытных (зубр, олень, серна, кабан, тур и др.), что в таких случаях сопряжено со специфической формой отбора в результате элиминации под действием векторизованного фактора — бескормицы и ограниченности передвижения животных. Сдвиги почти на месяц в вегетации растительности не могли бесследно пройти для животных. Поэтому необходимо внести поправку в представление о роли зимовок для выживания копытных. Зимние пастбища (ресурсы кормов на зимовках) не только определяют динамику популяций крупных копытных, как это было принято считать, но в такие экстремальные зимы (они бывают в регионе 1 раз в 100 лет) констелляция неблагоприятных факторов среды ставит их на грань выживания.

Мы апробировали два подхода к оценке взаимоотношений популяций копытных и растительных сообществ: 1) определение интенсивности использования (по времени) растительных ресурсов в критические периоды выживания животных

и емкости растительных сообществ в связи с этим; 2) определение показателей использования ресурсов основных кормовых растений копытными в те же периоды жизни. Конкретно остановимся на методах и приведем наиболее важные результаты за ряд последних лет наблюдений.

Для оценки интенсивности использования животными растительных ресурсов целесообразно выделить основные моменты взаимоотношений крупных копытных к популяциям растений: 1) отрицательное воздействие животных на растительность; 2) положительное (кормовое и защитное) влияние растительных сообществ на животных. В обоих случаях вопрос заключается в оценке объема и интенсивности использования животными растительных ресурсов. При этом объем оценен по времени использования животными растительных сообществ. За единицу времени целесообразно принять сутки: в течение суток проявляются так называемые циркадные циклы активности — это своего рода «кванты» времени. Под интенсивностью понимаем объем суточной активности определенного числа особей (особи  $\times$  сутки), отнесенного к площади, где обитает та или иная группировка того или иного вида животных. Таким образом, интенсивность может быть выражена в количестве особей-суток на 1 га (или на 1000 га) площади растительных сообществ. Интегрируя эти величины по всей площади стаений в годовом цикле динамики микропопуляций, представляется возможным оценить объем использования и годовую интенсивность его. Это же возможно получить дифференцированно по урочищам и сезонами года. Отнесение площади, реально используемой животными в течение сезона, к общей площади, доступной для использования в данный период, дает размеры потенциальных вероятностей экологической ниши для конкретных группировок животных. Хотя в данный момент эта часть ниши и не используется, но она показывает запасные убежища при изменении экологической ситуации в выгодном для популяции направлении.

Ежегодно проводимые (начиная с 1983 г.) в одних и тех же местообитаниях и в один и те же сроки наблюдения за копытными и ресурсами их кормов в пределах стационара «Джуга» позволили получить фактические материалы, часть которых приведена в табл. 5. Следует отметить, что за последние годы наблюдений в конце апреля — первой половине мая 1987 год выделяется высокой концентрацией копытных в узкой полосе субальпийских лесов и лугов на уровнях 1800—

2200 м. Причиной этого явилось запаздывание вегетации лесной и луговой растительности, обусловленное высокой долей заснеженности территории, низкими (нередко отрицательными) температурами вышележащих ступеней гор и периодическими снегопадами, скрывающими под снегом корма «выдувов» и «выгревов». В таких условиях копытные, особенно гурь и серны, с каждым днем медленно расширяли свои места пастбы, постепенно поднимались выше по луговым склонам, но в отдельные дни при внезапных снегопадах они резко спускались на опушки субальпийских лесов (из березы повислой, клена высокогорного, рябины обыкновенной, ивы козьей и др.) и лишь при установлении ясной погоды и схода снега возвращались на прежние участки пастбы. Нагрузка животных на пастбища за период наблюдений в связи с этим была различной и колебалась в довольно широких пределах. Например, у тура она изменялась от 1 до 10, а у серны — от 1 до 3 особей × сутки на 1 га. Площадь альпийских лугов, занятых их группировками (до 30 особей) не превышала 100 га, а их общая доля от доступных в этот период в ближайших урочищах составила 2 — 10%.

Микропопуляции каждого вида «придерживаются» своих местообитаний. Некоторые из них, например, урочище «поляна Бурьянистая» оказались в 1987 году в ранне-весенний период «общим перекрестком» для зубров, оленей, серн, кабанов и др. По-видимому, их повышенная концентрация там обусловлена была многолетним «тяготением» к лесным полянам с крупнотравьем и солонцам среди них.

Объем использования лесных и луговых фитоценозов турами и зубрами достигает тысячи особей-суток, оленя — двух тысяч, в большинстве же случаев для этих видов он выражается сотнями, а у кабана — десятками особей-суток.

Наибольшие площади лугов и лесов в этот ранне-весенний период используют зубры. Так, с хребта Челепсинского до поляны Бурьянистой по субальпийским лугам и лесам они проходили в спокойном темпе за двое суток около семи км. Стадо из 25 голов при этом продолжало активно пастись весь световой день вплоть до сумерек (до 20 часов).

Наивысшие нагрузки, как и численность стад, оказались у оленя, она достигает 14 особей-суток на 1 га. Велика изменчивость их (1,4 — 14,0), т. е. десятикратное варьирование нагрузок. Наименьшими они оказываются у серн — 2 раза, у кабана они тоже велики, следует заметить, что в последние годы, особенно зимой в 1987 году наблюдалась массовая ги-

бель кабана от бескормицы из-за высокого снегового покрова. Значительна также изменчивость использования кормовых ресурсов в этот короткий весенний период, но средние величины между годами не столь контрастны.

В целом по годам (табл. 5) видна тенденция возрастания (за короткий период сезона) площади использования лесных и луговых фитоценозов, численность особей и объема использования растительных ресурсов. Однако нагрузка туров снижается практически мало, у других животных заметна тенденция к ее уменьшению. Это подтверждается данными фактического использования древесно-веточного корма — подроста основного кормового растения оленя на зимовках (кавказской пихты). О напряженности пищевых связей в

Таблица 5

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ КОПЫТНЫМИ  
РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ**

№ п. п.	Вид копытных, год наблюдений	Число суток	Число особей	Пло- щадь, занятая стадом, га	X	XX	XXX
1.	Тур Северцова,						
	1986	11	30	62	320	6,3	45
	1987	17	61	221	1937	4,7	20
	1988	16	54	180	864	4,8	35
1990	11	70	140	770	5,5	25	
2.	Серна кавказская,						
	1987	17	20	66	340	5,2	26
	1988	16	23	430	368	0,9	40
1990	11	39	270	429	1,7	30	
3.	Олень благород- ный						
	1986	11	53	88	583	6,6	28
	1987	17	99	317	1683	5,3	30
	1988	16	146	1556	2336	1,5	55
1990	11	68	210	726	3,4	31	
4.	Зубр,						
	1986	11	12	56	132	2,4	13
	1987	17	30	84	510	6,1	28
	1988	16	46	450	736	1,6	30
1990	11	42	120	460	3,9	28	
5.	Кабан,						
	1987	17	4	11	63	6,2	23
	1988	16	5	220	80	0,3	40
1990	11	4	30	44	1,5	32	
6.	Косуля, 1990	11	3	80	33	0,4	46

X — объем использования ресурсов; особи X сутки.

XX — нагрузка; особи X сутки/га.

XXX — возможное увеличение нагрузки, раз.

критический для популяций копытных период свидетельствуют и результаты зоотехнического анализа обоих фенотипов кавказской пихты и эпифитных лишайников из рода *Usnea*, выполненного по нашей инициативе на кафедре кормления животных ДонСХИ инж.-аналитиком Е. Г. Рудиной. Даже небольшой набор вариантов для анализа дает интересный материал для сравнения. Заметно различие содержания протеина в побегах и хвое 1-го и 2-го лет жизни цельнолистного фенотипа пихты (у первого оно выше), выемчатолистный фенотип такого возрастного различия не обнаруживает. Но у него проявляется различие в содержании жиров в сторону увеличения с возрастом, в то время как у цельнолистного этого различия нет. Заметно также различие в содержании протеина в двухлетних побегах с хвоей цельнолистного и выемчатолистного фенотипов, у последнего оно выше. Заметна тенденция превышения количества жиров выемчатолистного фенотипа (побегов двухлетнего возраста) над таковым цельнолистного. Содержание фосфора и каротина подчиняется такой же тенденции.

Сравнение содержания питательных веществ в изученных органах пихты и лишайников из рода *Usnea* показывает, что эти важные показатели у пихты выше, чем у лишайников (жир, протеин, кальций, фосфор, каротин) и, естественно, у пихты выше содержание клетчатки и органического вещества в целом. Ценность доступных в зимний период кормов — ветвей и хвои пихты, лишайников по содержанию протеина в 3 раза ниже, чем травостоя злаково-разнотравного луга в ранне-летний период, по содержанию кальция и фосфора эти зимние корма близки к летне-луговым. Соотношение этих элементов (показатель ценности кормов) близки у зимних лесных и летних луговых кормов. Содержание клетчатки в веточном корме оказалось в два раза, а в лишайниках в 20 раз ниже, чем в луговых травах. Учитывая малую доступность зимних кормов в отдельные годы для копытных и их низкие кормовые качества (по протеину), вполне логично заключить, что многие животные, особенно олени, длительное время зимой испытывают недостаток кормов.

Влияние животных выражается в повреждении подроста на зимних пастбищах, поэтому задача сводится к оценке этого влияния на фенотипический состав молодых генераций популяции пихты. Эта работа начата с 1984 года на зимовках в местах концентрации копытных, прежде всего оленя, как основного потребителя этого корма.



Суть методики такова. В связи со спецификой распределения кормовых растений и избирательным отношением животных к кормам за критерий состояния зимних кормовых ресурсов принимается количество поврежденных растений, в данном случае преимущественно подроста, в процентах от числа обследованных экземпляров. Для этой оценки учетные площадки закладываются регулярным способом на специальных маршрутах. На основе анализа повреждений, в основном обкусов ветвей, определяется индекс поедаемости «ИП» (отношение числа поврежденных экземпляров данного вида к общему числу учтенных растений, выраженное в процентах). По значению индексов поедаемости растения распределяются на три группы: I — интенсивно поедаемые, индекс более 50%, II — умеренно поедаемые, индекс 10—50%, III — слабо поедаемые, индекс менее 10%.

Ценные результаты дают также вычисления среднего показателя использования (объедания) побегов («ПИП»). Для этого растения целесообразно группировать в три категории. К первой категории относятся растения, поврежденные побеги которых составляют 1—50%, ко второй — 51—90%, и к третьей — 91—100%. В указанный метод оценки состояния подроста на пастбищах (Голгофская, 1990), нами вводятся два новых момента: 1) прижизненное определение возраста каждого растения, 2) определение фенотипического состава учитываемых растений.

Приведем наиболее важные результаты влияния копытных на подрост пихты на зимовках по весенним учетам 1984—1990 гг. Учетами охвачены все лесные формации субальпийского и отчасти лесного поясов с подростом пихты. Результаты учета подроста пихты на 85 учетных площадках (размером от 40 до 200 кв. м, в зависимости от густоты подроста) позволяют выяснить следующие вопросы: фенотипический состав молодых генераций пихты и степень использования разных ее фенотипов как кормовых растений. Вместе с этим рассматривается адаптивная роль фенотипов и возможности их выживания после действия на них копытных. Определение фенотипов дано выше.

В большинстве случаев высмчатоллиственный фенотип преобладает над цельнолистным, как и следовало ожидать в соответствии с нашими данными по другим районам Кубанской фитогеографической провинции, к которой полностью относится и стационар «Джуга». Продуктивность цельнолистного фенотипа, оцениваемая по росту в высоту и по диа-

метру у основания ствола, в большинстве случаев оказались выше, чем выемчатолистного (при одинаковом их возрасте в ценопопуляциях). Возрастная структура молодых генераций пихты показывает, что в ряде случаев (у которых различие в возрасте в пределах ценопопуляции оказалось достоверным) цельнолистный фенотип был старше выемчатолистного, что свидетельствует о более успешном выживании первого. В целом же возрастной спектр молодых генераций популяции пихты довольно широк, возраст фенотипов колеблется от 15 до 67 лет, что позволяет рассчитывать на их основе на естественное восстановление будущих поколений леса. Вместе с этим, такая продолжительность жизни подростка свидетельствует об отсутствии критического прессы копытных на зимовках в прошлом.

Значительная часть подростка, на 29 из 85 участков, не выходит за пределы умеренной поедаемости, 19 случаев из 85 — сильной поедаемости и 37% — слабой. Таким образом, более 2/3 участков не выходит за пределы умеренной поедаемости, что свидетельствует о благополучном состоянии подростка пихты на большей части ее формаций на стационаре.

Однако, поедаемость разных фенотипов неодинакова. Так, цельнолистный фенотип в категории сильнопоедаемых уже на 33 участках, умереннопоедаемый — на 21, слабопоедаемый — на 31 участках (из 85). В ином положении выемчатолистный фенотип: 25 — сильно-, 24 — умеренно- и 36 — слабопоедаемых. Средняя протяженность части кроны вдоль ствола, поврежденной животными, и средняя высота ее выше у цельнолистного фенотипа. Это же относится и к проценту повреждения побегов.

В последние годы заметна тенденция увеличения поедаемости подростка (рис. 5), однако, частота случаев с сильным поеданием остается на одном уровне (около 50%), происходит увеличение поедаемости цельнолистного фенотипа и уменьшение ее у выемчатолистного.

Обобщая показатели использования побегов подростка, заметим, что во всех случаях преобладают категории слабого использования побегов. В фенотипическом составе явной тенденции предпочтения использования побегов не выявлено, видна лишь флюктуация этих величин, но в суммарном выражении они близки у обоих фенотипов. В связи с повышенной продуктивностью цельнолистный фенотип имеет большую вероятность выживать в условиях данной экосистемы, как, впрочем, и на всей территории запоевника.

Анализ территориального распределения степени использования подростка позволяет выделить ряд «горячих» точек. При умеренном использовании на преобладающей части стационара обнаруживаются участки с почти полностью уничтоженным подростом в северной части в урочище Порт-Артур в сосновоберезовых лесах остались последние 3—4 куртины общей численностью 250—300 особей в средней и сильной степени использования побегов (67—100%) и сильной степени поедаемости, т. е. с повреждением 100% растений. Здесь мы застали одну из фаз зоогенной сукцессии — фазу элиминации подростка из лесных фитоценозов, полное отсутствие подлеска приводит к такому же заключению и о нем. При этом активно разрастается травяной покров, леса постепенно уступают свои позиции луговой растительности. Ряд хребтов в лесном поясе в южной части горного массива также «потерял» подрост, последние его кипарисообразные и обильные особи свидетельствуют об этом. На склонах хребта Бурьянистого на правом берегу р. Бамбачки (1600—1700 м н. у. м.), на левобережье реки Уруштен, между пол. Бурьянистой и первым ручьем в направлении от нее к р. Аспидному и в островном участке на пол. Бурьянистой. Вместе с этим заметно уменьшается поедаемость подростка по мере снижения абсолютных высот. Так, на левобережье реки Киши с ее притоками Грустной, Туровой и в урочище «Сенная Поляна» (1200—1500 м) подрост практически не испытывал пресса копытных.

За последние годы наблюдений на стационаре и в заповеднике отмечены две катастрофически суровые зимы (1986, 1990 гг.), что не могло не отразиться на зимовках популяций копытных и хищников. В эти годы отмечалась гибель оленей, кабанов, зубров, а также массовая гибель деревьев пихты и других пород от ветровала и бурелома. В предшествующий период также отмечались суровые зимы (например, 1982, 1983 гг.), становятся частыми засушливые годы, особенно, летние сезоны, как например лето 1986 года повсеместно, а 1990 г. — в нижнегорье. Все это характеризует дестабилизацию климата в регионе.

Заключая сказанное в разделе, отметим напряженность трофических связей копытных с лесными и луговыми растительными формациями в зимний и ранневесенний периоды. Предложенные методы анализа крупных популяционных экосистем, на наш взгляд, эвристичны, информативны и могут быть рекомендованы для практических целей и научных ра-

бот в заповедниках, национальных парках и других природоохранных учреждениях, требующих контроля и прогнозирования развития природных экосистем. Численность групп ливорок копытных в описанной экосистеме не превышает кормовую и защитную емкость ее. На относительно устойчивом уровне численность копытных и кормовых ресурсов в течение ряда лет сохраняется благодаря сдерживающим ее факторам условиям критических зимних и весенних периодов: многооснежность и недоступность кормов на подавляющей части территории.

### **Системно-организующая (интегрирующая) роль генофонда популяционных экосистем и проблемы его сохранения в регионе**

Для сохранения генофондов популяций горных экосистем региона в условиях интенсификации природопользования в их окружении необходимы знания закономерностей организации и функционирования популяционных экосистем. Решению этой проблемы служат развиваемые нами популяционные направления биологии и экологии, в частности, феноетики и генетики популяций, методы и результаты которых весьма эффективны для выявления признаков целостности экосистем, оценки генотипической структуры популяций и изменения ее в пространстве и времени.

Целостность экосистем определяется рядом популяционных и биоценологических механизмов.

1. Длительный, многовековой обмен генетической информацией (заклученной в гаметах, семенах и органах вегетативного размножения и возобновления), формируя интегрированный генофонд популяций доминантов экосистем, обуславливает их целостность. Подчиненные ярусы ценозов связаны при этом собственными популяционными системами, адаптированы жизненными формами и циклами развития к среде экосистемы, формируемой в основном доминантами и эдификаторами. В Кавказском биосферном регионе ведущими доминантами и мощными эдификаторами экосистемы выступает кавказская пихта и восточный бук, занимая соответственно 40 и 31% среди лесных формаций заповедника. Среди других древесных видов существенную роль в формировании лесных экосистем играют береза повислая (7,8%), сосна крючковатая (5%). Оригинальные лесные экосистемы образованы каштаном благородным (1,5%), дубом скальным

(2%), елью восточной, тисом ягодным, самшитом колхидским и др.

2. У популяций симпатрических видов генетические связи формируются кроме того путем интрогрессивной гибридизации (т. е. гибридизации между близкими видами), что ведет к «слиянию» формаций в зоне их контактов — интрогрессии формаций. Этим определяется связность популяций видов, фитоценозов и формаций. Этот механизм характерен для берез (повислая и пушистая), кленов (явора и высокогорного), рододендронов (понтийского и кавказского).

3. Важная роль в формировании фитоценозов как целостных компонентов экосистем крупного ранга (соизмеримых с географическими ландшафтами) принадлежит явлениям инкумбации (наложений) ярусов растительности и связанных с ней консортными связями животных, а также эпифитных и симбиотических организмов, например, грибов, лишайников, мхов, водорослей и бактерий. Инкумбации образуются ярусами бука восточного, березы повислой и пушистой, клена высокогорного, рододендронов понтийского, кавказского и желтого, черник-кавказский и обыкновенный и представителей субальпийского высокогорья.

4. Дифференциацией популяций древесных растений (кавказской пихты, восточного бука, тиса ягодного и др.) на фенотипы разной продуктивности формируется прообраз фитоценоза, в котором образуются доминантный и подчиненный ярусы. При этом выявляются лидеры роста, а динамика ценоза подчиняется специфическим закономерностям рангового роста.

5. Различные экосистемы обладают неодинаковым запасом феногенетической и ценогенетической формации, накопленной в ходе естественно-исторического развития биогеоценозов и эволюции биологических таксонов. Закономерности формирования фило- и ценогенетического состава наиболее древних в регионе экосистем Колхидского и Гирканского третичных реликтовых центров выявляются на основе биологии, экологии и феногеографии и фенетики популяций. Использование для этих целей таксонов и экосистем разного геологического возраста имеет неопределимое значение в расшифровке генресурсов Средиземноморья и Кавказа: поскольку происходят в убыстряющемся темпе их потери, что подтверждается докладами на I Международном конгрессе по биосферным заповедникам (Минск, 1983). Ряд лесных экосистем: гирканские, колхидские, средиземноморские, бо-

реальные, в которых убывает филогенетическое богатство и число реликтов с уменьшением геологического возраста — важный объект для оценки генофонда и ценофонда естественного ряда экосистем и соответствующая основа формирования особо охраняемых природных территорий.

Развиваемое направление позволило получить конкретные результаты по выявлению и сохранению генофонда экосистем в заповеднике и регионе, при этом выяснено, что соблюдение традиционного заповедного режима даже в таких относительно крупных заповедниках, как Кавказский, не гарантирует сохранность естественного состояния и разнотия генофонда экосистем. Слишком велик пресс антропогенного воздействия в сопредельных ландшафтах в виде приисковых рубок в плюсовых популяциях, пастбы скота в высокогорных лугах, интродукции близкородственных заповедным видов растений, например, бука лесного вблизи популяций бука восточного. Популяции крупных копытных (олень, зубр) изменяют направление сукцессий биоценоза и преобразуют структуру популяций доминантов и подчиненных ярусов, например, уничтожают подрост пихты и подлесок на значительной площади. Обеспечению условий сбалансированного, паритетного развития популяций растений и животных в значительной мере служит выявление закономерностей динамики их генофонда. При этом наряду с традиционным этапом — определением видового состава и организации его контроля — оно включает и новый этап по определению генетической структуры популяций доминирующих и подчиненных видов. Разработка принципов и методов осуществления второго этапа во многих заповедниках страны, по сути, даже еще не начата. В Кавказском заповеднике для целей сохранения естественной структуры генофонда экосистем успешно осуществляется разработка методологических и методических принципов — синтез методов фенетики, популяционной экологии, биогеоценологии, феногеографии, биогеографии и теории охраны живой природы.

Существо наших предложений (рис. 6) сводится к практическому осуществлению следующих этапов выявления генофондов популяций экосистем биосферного заповедника и представительного для него региона, формирование системы их защиты, включающей сеть особо охраняемых природных территорий (создаваемую на эколого-популяционной основе) и специализированные районирования природопользования,



сохранения и обогащения биоэкологического потенциала региона.

Ниже приведен комплекс этапов выявления генофондов, принципы и основные результаты формирования системы по их защите и обогащению в регионе.

1. Выявление фенотипов — качественных, альтернативных, дискретных, филогенетических признаков, дифференцирующих таксоны и внутривидовые единицы. Установление подчиняемости проявления фенотипов закону гомологической изменчивости. Определение фенотипов как проявлений генотипов в онтогенезе ведущих лесообразователей.

Результаты: у кавказской пихты выявлены 2 пары фенотипов. а) цельность и выемчатость хвои; б) выход кроющей чешуи за пределы семенной, кроющая чешуя в пределах семенной. Это даст 4 группы фенотипов: цельнолистные с кроющей чешуей обычного типа (выходящей за пределы семенной, цельнолистная с кроющей чешуей в пределах семенной (типа чешуй *Abies firma*), выемчатолистной с кроющими чешуями обычного типа и выемчатолистной с кроющими чешуями в пределах семенных. Фенотипы цельнолистной группы превосходят по продуктивности выемчатолистные в 1,5—2,5 раза, это играет важную роль в формировании лесов будущего и сохранении современных популяций. На популяционно-генетической основе разработано и введено в действие в лесхозах лесосеменное районирование.

У восточного бука аналогично выявлено 3 пары фенотипов и установлено 8 групп фенотипов. Найденные фены и свойства детерминируемых ими фенотипов сходно проявляются у близких к кавказским видам, соответственно, у пихты белой и лесного бука, этим подтверждается проявление закона гомологических рядов в изменчивости, что используется на обширных территориях Западного Кавказа для целей ведения лесного хозяйства и формирования системы заповедных территорий. Практически внедрено действующим «Лесосеменным районированием основных лесобразующих пород СССР».

II. Выявление субпопуляционных единиц — семей, клон, пачмиктических ценоячеек (био групп), определение их экологической и фенотипической структуры. Эти естественные образования в экологической структуре популяций свидетельствуют о богатстве их генофонда. В выявленных семьях пихты, прошедших через конкуренцию в биоценозах, численность особей колеблется в пределах 137—1415 особей,



соотношение групп фенотипов: цельнолистных и выемчатолистных — от 29:71% до 53:47%. Аналогичны результаты выявления семей у восточной ели. Для дуба скального, каштана благородного, бука восточного, клена высокогорного, берез (ловислой и пушистой) важную роль в выживаемости их на верхнем пределе леса играют клоны, благодаря их устойчивости к резким колебаниям факторов среды позволяют удерживать популяции свои позиции. Для таких древнестреличных реликтов, как тис ягодный, характерно образование панмиктических ценоэчек (соседств, биогрупп), которые обеспечивают выживание тиса в условиях давления покрытосеменных древесных растений на биогруппы раздельнополюх организмов. В таких случаях играет роль эффективная (репродуктивная) численность популяций и панмиктической группы, которая оказалась, по нашим определениям, существенно ниже их общей численности и зависит от соотношения половых групп.

III. Определение пространственных и функциональных связей субпопуляционных единиц (семей, клонов) с популяциями и биогеоценозами, экосистемами ранга географических ландшафтов.

Обнаружено превосходство ареала семьи пихты кавказской над площадью биогеоценозов и показана соразмерность популяций с географическими ландшафтами. На относительно узкой части ареала кавказской пихты выявлены 5 плюсовых ее популяций, включающие названные выше и ряд других семей. К таким популяциям принадлежат: 1) Кишиневская, 2) Аспидновская, 3) Уруштенская, 4) Пелухская, 5) Верхнезымтинская (в буферной зоне заповедника). Они превышают по продуктивности обычные в 1,2—1,5 раза. Ввиду слабой эффективности селекции на основе плюсовых деревьев, выявленным плюсовым популяциям принадлежит решающая роль в перспективном лесном семеноводстве на генетико-популяционной основе. Аналогичны результаты с буксом восточным, каштаном благородным, тисом ягодным и елью восточной, у которых выявлены плюсовые популяции, которые используются для обогащения лесов сопредельных лесцов.

IV. Вскрытие связей фенотипической и экологической структуры популяций и семей с возрастными и восстановительными стадиями развития биогеоценозов.

На серии постоянных пробных площадей прослежена истинная динамика состава буково-пихтовых лесных фитоцено-

знь, установлено, что за 50 лет (пробные площади 1940 г.) существенно увеличивается доля участия бука в фитоценозах с доминированием пихты (до 10%). Заметно также уменьшение доли тиса ягодного под давлением бука и других широколиственных пород. На разных этапах возрастных и восстановительных смен обнаружено различное соотношение фенотипов лесообразователей: так на стадии доминирования пихты в биоценозе в ее популяции преобладает выемчатолистный фенотип, а на стадии бука — цельнолистный. Это показывает, что лесообразовательный процесс выступает в роли фактора микроэволюции, сходные процессы идут в популяциях бука: в зависимости от доминирования лесообразователя изменяется состав фенотипов в его популяции и в популяции подчиненного яруса. Таким образом, генофонд подвержен динамическим процессам, которые закономерно учитываются при обосновании режима охраны в заповедных экосистемах и рационального использования за их пределами.

V. Установление связи структуры популяций с ландшафтами высотных поясов гор и биогеографическими подразделениями.

В структуре популяций разных высотных ступеней лесного и субальпийского пояса проявляются закономерности в фенотипической структуре, близкие к тем, что наблюдаются во взаимоотношении буков восточного и лесного при биогеографическом взаимоположении их ареалов: по мере движения к субальпийскому поясу возрастает доля признаков, свойственных лесному буку, и убывает соответственно доля их восточного бука аналогично, так как если бы мы двигались от центра ареала бука восточного к центру ареала лесного бука. Эти закономерности учтены при формировании системы особо охраняемых природных территорий (ООПТ) Западного Кавказа (внедрена при проектировании генсхемы охраны природы Краснодарского края, ведущая организация «Кубаньгипропроводхоз», 1987 г.), они играют важную роль в разработке проблем эволюции, филоценогенезиса и в решении других научных и практических задач.

Целесообразность формирования ООПТ заключается в необходимости оптимизации важнейших биосферных функций региона: биопродукционного и эволюционного процессов, стабилизации гидрологического и атмосферного режимов. Организация системы охраняемых природных объектов обуславливается естественноисторическими предпосылками, из которых важнейшими являются следующие:

1. Геоморфологическое единство Западного Кавказа, в пределах которого бассейны Кубани и рек Причерноморья на Северном и Южном макросклонах Главного Кавказского хребта являются водосборами относительно обособленного участка единого Азово-Черноморского бассейна.

2. Биogeографическое единство определяется общностью растительности и животного мира лесов, субальпийских и альпийских лугов, принадлежащих в основном к общей Эвксинской ботанико-географической провинции.

Формирование системы охраняемых природных комплексов обуславливается соблюдением следующих принципов:

1. Обеспечение естественного развития (динамически равновесного состояния) всех типичных и уникальных наземных и водных био- и экосистем: фенотипов, семей, клонов, популяций, видов, биогеоценозов, их ландшафтных комплексов, участка витасферы и биосферы региона. Это принцип признания суверенности спонтанной эволюции единиц филогенетического ряда и естественноисторического развития единиц биогеоценологического ряда в иерархии природных биосистем. Осуществление этого принципа призвано обеспечить увязку отраслевых сетей природоохранных объектов: особо ценных ботанических, диких сородичей культурных растений, редких и охотничье-промысловых видов, геолого-минералогических и, в особенности, источников минеральных вод, формирование в системе заповедников участков морских акваторий.

2. Обеспечение оптимизации взаимодействия экосистем, не подверженных современному прямому антропогенному влиянию в заповедниках с экосистемами за их пределами. Этим предусматривается поддержание развитых в сопредельных ландшафтах коренных устойчиво-производных и луговых биоценозов, а также восстановление компонентов бывших экосистем и экологических связей, что нашло закрепление в плане действий по биосферным заповедникам (1984, 1986) как принцип интеграции охраны природы и социально-экономического развития региона.

Целесообразно остановиться детальнее на предлагаемой нами системе сохранения генофондов популяций горных экосистем Кавказского биосферного заповедника — региона Западного Кавказа. Она может служить в качестве примера для других регионов, включающих заповедники, экосистемы которых обладают свойствами поддерживать генетический и экологический потенциалы региона. Она может внести решающий вклад в стабилизацию генетических ресурсов и эко-

логического баланса при условии осознания природопользователями императива защиты природного потенциала как основы дальнейшего выживания популяций человека в регионе. Для этого в ближайшей перспективе необходимо решить ряд важных проблем защиты природных комплексов и, в первую очередь, жизнеобеспечивающих экосистем по номенклатуре Всемирной стратегии охраны природы (1980). Наиболее очевидные и острые проблемы, вытекающие из анализа предложенной схемы (рис. 6), следующие.

Потери генофонда обычно фиксируются на уровне потери биологических видов, а выявление общего видового состава даже на особо охраняемых природных территориях, обычно, лишь в заповедниках, ограничивается так называемой «инвентаризацией биотических компонентов». Не останавливаясь более на примитивности понятия — «инвентаризация» (введенного с легкой руки Программы «Летописи природы» ВНИИ природы Госкомагропрома СССР, 1984) по отношению к сложнейшим биогеоэкологическим и эволюционным процессам, которые отражаются в нашей схеме как этапы выявления генофондов, следует заметить, что в планах научной работы заповедников мало уделяется внимания именно тем биоструктурам, в форме которых существуют и эволюционируют виды: фенотипам, генотипам, семьям, клонам, популяциями и их динамике в ходе естественноисторического развития экосистем разных уровней, включая и популяционные экосистемы. Это же относится к неизбежному преобразованию генофонда популяций и других внутривидовых единиц, а нередко и целых эндемичных видов, в ходе взаимодействия биогеоценозов разных ландшафтных комплексов и, особенно, в разных функциональных зонах биосферного заповедника (БЗ). Это в свою очередь затрагивает проблему жизнеобеспечения далеко за пределами БЗ, так как в число его функциональных зон входит и зона традиционного природопользования его окружения, как раз и составляющая основу биогеоэкологического покрова, витасферы, биосферы-ноосферы. Таким образом, наряду с проблемой выявления и оценки генетического и экологического потенциалов (1 — что защищается в регионе БЗ), встает проблема (2), кто защищает, так как эта биогеоэкологическая основа биосферного региона за пределами ядра и узкой (1 км) охранной зоны БЗ практически не имеет статуса защиты и подвержена использованию без учета ценности ее генетического и экологического потенциалов, без учета ущерба приносимого жизне-

способности популяций человека, нарушению условий их экологии и выживания в связи с этим.

К сожалению, до сих пор с момента объявления у нас в стране червых семи заповедников биосферными, включая и Кавказский (1979), с момента принятия нашими правительственными ведомствами (МСХ СССР, Госкомгидромет СССР, АН СССР) международной концепции биосферных заповедников, а также после разработки и признания международным сообществом (ЮНЕСКО) и нашей страной «Плана действий по биосферным заповедникам» (Материалы первого международного конгресса по БЗ, 1983, «План действий по БЗ», 1984) почти ничего не сделано для реализации основных направлений этого плана, за исключением инициатив работников заповедников, как например, отраженных в данной работе (книга в целом). Дополнительных функциональных зон кроме узких охранных зон (за редкими исключениями) БЗ не получили. Жизнеобеспечивающие экосистемы в регионе БЗ используются разными ведомствами, не только не соблюдая «План действий по БЗ», но зачастую даже не подозревая о его существовании. Пока не приняты элементарные действия для реализации «Плана действий по БЗ», привлечения к этому серьезному направлению природозащиты правительственных кругов. Ведущие ученые, представляющие нашу страну на названном конгрессе, показали пропасть между идеалом БЗ и нашими заповедниками этого плана, сделали заключение о том, что «советские биосферные заповедники вовсе не «биосферные». План действий по БЗ даже может быть опасным для заповедников, если он окажется в руках несведущих администраторов (Соколов и др., 1988). Между тем, даже особо охраняемые природные территории принадлежат самым различным ведомствам. Так национальные природные парки в нашем регионе создаются под эгидой Госкомлеса, лесопользование в них мало чем отличается от обычных лесхоззагов и леспромхозов со всеми наборами рубок: от рубок ухода до рубок восстановительных и реконструкции, приносящих неисчислимый ущерб природным сообществам и ландшафтам. Это характерно не только для Западного Кавказа, последствия лесозаготовок проявились во всей своей губительной силе на Украине (Удра, 1981), в Молдавии и других регионах страны. Никто пока не оценивает ущерб, приносимый плановыми заготовками в Сочинском Причерноморье (Западный Кавказ), он, по нашим предварительным оценкам, может в несколько раз превы-

сильный доход от получения и реализации продукции переработки древесины, если учесть ущерб от истребления редких растений и других организмов, занесенных в Красные Книги СССР и РСФСР, то он составит десятки млн. руб. в год в лесхозе. Поэтому следующей проблемой за проблемой экологизации природопользования в жизнеобеспечивающих экосистемах под эгидой государственного природоохранного органа (таким органом должно стать Министерство экологии и природных ресурсов России) должна решаться проблема (3) формирования системы особо охраняемых природных территорий региона, а на основе интеграции региональных систем создается система ООПТ республик и страны под руководством того же государственного полномочного природоохранного органа.

Региональная система ООПТ, на наш взгляд, должна формироваться из названных выше элементов — охраняемых объектов: национальных парков, заказников, заповедных урочищ и т. д., с включением сетей охраняемых объектов разных отраслей и объемов (ботанические, зоологические, микологические и др., см. рис.) на основе учета специализированных районирований, полученных в результате предшествующих разработок базовых и отраслевых дисциплин и имеющих практический выход для экологизации природопользования.

Эти аналитические составляющие в едином природно-ландшафтном комплексе жизнеобеспечивающих экосистем региона должны войти как несотъемлемые исходные информационные потоки в синтезирующее природоохранное генотипо-досберегающее районирование на популяционно-экосистемной и биосферно-ноосферной основах. Один из важнейших аспектов его использования для планирования социально-экономического развития региона и контроля экологической обстановки в нем, в частности, путем включения в Генсхему охраны природы и ТерКСОП-ы.

Следующая немаловажная проблема — это проблема упорядочения контроля защиты генотипа популяций живых организмов, включая и популяции человека; в схеме даны лишь некоторые более или менее организованные ее структуры. Например, местные комитеты охраны природы почти бездействуют (в частности, в Сочи) в связи с чем появилась необходимость учреждения природоохранных органов прокуратуры и милиции. В настоящее время, в связи с организацией Минэкологии России органы его на местах должны осу-



шествить функциональную перестройку, а биосферные заповедники должны стать в регионах организующими центрами системы ООПТ в регионах.

И последняя (5), хотя по значимости, вероятно, наиболее важная проблема — проблема формирования ноосферного мировоззрения, основные институты, занимающиеся ее решением, дабы на схеме, к выполнению своей особой роли в этой важной благородной миссии биосферные заповедники многих регионов пока еще не приступили.

Решение этих взаимосвязанных проблем может быть достигнуто при условии коренной переориентации мировоззрения современных поколений людей, в частности осознания ими роли человечества в биосфере, понимания того объективного естественноисторического процесса, в результате которого под воздействием человечества оказались все без исключения структурные уровни организации жизни и экосистемы. Деятельность человечества ведет к коренному изменению структуры биогеоценотического покрова целых континентов и способна отразиться на организации всей биосферы.

Концепция о всех видах хозяйственной деятельности как о возмущающих факторах по отношению к функционированию экосистем позволяет по новому подойти к определению задач человечества на современном этапе развития отношений между обществом и природой. Поэтому представляются недостижимыми предложения о гармонизации отношений между человечеством и природой, о сознательном включении результатов человеческой деятельности в общий биотический круговорот или подчинения ее биотическим законам развития. Биотическая форма движения материи (как низшая) лежит в основе существования социальной формы, последняя же полностью зависит от первой и не может существовать без нее. С тех пор как ум и управляемый им труд стал мощной геологической силой, на нем лежит вся ответственность за последствия хозяйственной деятельности на Земле (Голубец, 1982). Рассматривая биосферу как подсистему социосферы, тем самым определяем ведущую роль человеческого разума в функционировании как всей системы, так и ее подсистемы. Это означает, что уже на современном этапе соотношений между биотическими и социальными силами будущее биосферы зависит оттого, насколько разумным, предвиденным, предсказуемым будет возмущающее воздействие любых форм общественной деятельности на структурно-



функциональную организацию биосистем. А так как человек с одной стороны, является биотическим видом, связанным неразрывными материально-энергетическими каналами с окружающим органическим миром и средой его существования, а с другой, — элементарным носителем общественной формы движения материи, то судьба биосферы вообще, и человеческого общества, в частности, также зависит от результатов производственного воздействия на среду своего существования, в том числе, и главным образом, на биосферу. Направление эволюции биосферы и будущее человеческого общества определяется его умом, его умственной деятельностью, и прежде всего тем, насколько эта деятельность будет разумной.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Бобров Е. Г. Нитрогрессивная гибридизация, формообразование и смена растительного покрова // Ботан. журн., 1972, 57, № 8, с. 586—879.
- Быков Б. А. Гипотеза генетической обусловленности организации и функционирования биоценозов // Экология, 1980, № 2, с. 81—82.
- Вавилов П. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Докл. III Всероссийскому селекционному съезду. Саратов, 1920, 16 с.
- Всемирная стратегия охраны природы. МСОП. Рукопись. Фонды ВНИИ природы. Пер. В. А. Чичварина. 1980, 250 с.
- Вульф Е. В. Кавказский бук, его распространение и систематическое положение // Ботан. журнал СССР, 1935, № 5, с. 494—544.
- Галл Я. М. Борьба за существование как фактор эволюции. Л.: Наука, 1976, 155 с.
- Гидяров А. М. Эволюция на уровне экосистем // Журн. общ. биол., т. 35, № 1, с. 13—20.
- Гладышев М. И. Концепция биогеоценоза с позиций общей теории систем // Экология, 1980, 4, с. 11—19.
- Голгофская К. Ю. Методические указания по оценке состояния лесных звенных пастбищ диких копытных животных в горных районах. М.: Комиссия по заповедникам АН СССР, 1989, 15 с.
- Гелубец М. А. Актуальные вопросы экологии. Киев: Наукова думка, 1982, р. 158 с.
- Гочаковский П. Л. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала. Свердловск, 1969, 286 с.
- Дарвин Ч. Изменение животных и растений в домашнем состоянии. М.: Сельхозгиз, 1941, 620 с.
- Дарвин Ч. Происхождение видов. М.: Госуд.: изд-во с.-х. литературы, 1952, 483 с.
- Долуханов А. Г. Колхидский подлесок. Современные позиции в лесах Кавказа, ботанико-географические связи и вопросы происхождения. Тбилиси: Мецниереба, 1980, 261 с.
- Дохман Г. И. История геоботаники в России. М.: Наука, 1973, 286 с.
- Дубинин Н. П. Эволюция популяций и радиация. М.: Атомиздат, 1966, 743 с.

- Завадский К. М. Проблема вида у апомиктических растений // Материалы совещ. по проблеме апомиксиса. Саратов, 1966, с. 17—23.
- Зозулин Г. М. Исторические свиты растительности // Ботан. журн, 1970, т. 55, № 1.
- Камшилов М. М. Биотический круговорот. М.: Наука, 1974, 254 с., 160к.
- Камшилов М. М. Эволюция биосферы. М.: Наука, 1974, 254 с.
- Камшилов М. М. Преобразование информации в ходе эволюции. М.: Знание, 1974, 64 с.
- Колаковский А. А. К истории бука в Евразии. Тр. МОИП, отд. бот., секц. ботан., 1960, т. 3, с. 141—156.
- Комаров В. Л. Флора Маньчжурии, т. 1. Сиб. 1901, 559 с.
- Коржинский С. С. Гетерогенезис и эволюция // Зап. Императ. академии наук, физ.-мат. отд., 1989, 9, 12, с. 4—94.
- Кузнецов Н. И. Элементы Средиземноморской области в Западном Закавказье: // Зап. Русск. геогр. о-ва, 1891, т. 23, № 3. с. 1—1907.
- Кузнецов Н. И. Принципы деления Кавказа на ботанико-географические провинции // Зап. Акад. наук, серия 8, физ.-мат., отд., 1909, 24, № 1, с. 1—174.
- Лесков А. И. Принципы естественной системы растительных ассоциаций // Ботан. журн. СССР, 1943, № 2, с. 37—50.
- Малеев В. П. Растительность Причерноморских стран (Эвксинской провинции Средиземноморья), ее происхождение и связи // Тр. БИН АН СССР, 1940, сер. 3, вып. 4, с. 135—251.
- Мамаев С. А. Опыт исследования структуры вида древесных растений на примере уральской части сосны обыкновенной. — В. кн.: Совещание по объему вида и внутривидовой систематике // Тез. докл. Л.: Наука, 1967, с. 45—46.
- Мамаев С. А., Семриков Л. Ф. Актуальные проблемы популяционной биологии // Экология, 1981, № 2, с. 5—14.
- Машенко А. Е. Пихты Восточного полушария // Тр. БИН АН СССР, 1964, сер. 1, вып. 13, с. 3—103.
- Медников Б. М. Дарвинизм XX века. М.: Советская Россия, 1975, 224 с.
- Медников Б. М. Закон гомологической изменчивости. М.: Знание, 1980, 64 с.
- Мишин В. Реликтовые полидоминантные сообщества с буком и их значение для объяснения происхождения, развития и ценологической дифференциации современных буковых лесов Балканского полуострова // Тр. Тбилисского института леса, т. 21, Тбилиси: Мецнисреба, 1974, с. 1, 116—139.
- Морозов Г. Ф. Учение о лесе. Л.: Госиздат, 1926, 368 с.
- Мюнтцинг А. Генетика (общая и прикладная). М.: «Мир», 1967, 610 с.
- Новоженков Ю. И. Популяция — элементарная хорогенетическая единица эволюции, ее изменчивость и границы: Автореф. докт. дисс., Свердловск, 1973, 44 с.
- Панов Е. Н. Организация и эволюция популяционных систем // Вопросы философии, 1973, № 11, с. 132—139.
- Пачоский Н. К. Описание растительности Херсонской губернии. 1. Леса, Херсон, 1915, 202 с.
- Петров Д. Ф. Генетически регулируемый апомиксис. Новосибирск, Изд-во АН СССР, 1964, 186 с.
- План действий по биосферным заповедникам (ЮНЕСКО) // Природа и ресурсы, 1984, с. 15—22.

- Подгорный Ю. К. Методические рекомендации по выделению популяций растений в горных условиях. Ялта, ГНБС, 24 с.
- Правдин Л. Ф. Лесная генетика и селекция в СССР // Лесоведение, 1977, № 5, с. 27 — 36.
- Программа по ведению «Летописи природы» в заповедниках СССР. М.: ВНИИ природа, 1984, 57 с.
- Придия М. В. К моделированию микроэволюции лесообразователей Западного Кавказа. — Моделирование биогенетических процессов. М.: Наука, 1981, с. 86 — 94.
- Ронс В. М. Генетический анализ лесных популяций. — Отбор лесных древесных. Рига: Зинатне, 1978, с. 5 — 68.
- Сахаров М. И. Некоторые материалы по изучению изменчивости бука восточного в Кавказском заповеднике // Научно-методические записки Комитета по заповедникам, 1939, вып. 3, с. 180 — 186.
- Синская Е. Н. Основные черты эволюции растительности Кавказа в связи с историей видов // Ботан. журн. СССР, 1933, т. 18, № 5, с. 370 — 407; № 6, с. 487 — 515.
- Синская Е. Н. Динамика вида. М.-Л.: Сельхозгиз, 1948, 527 с.
- Синская Е. И. Проблема популяций у высших растений. (О категориях и закономерностях изменчивости в популяциях высших растений). Л.: Сельхозгиз, 1963, 123 с.
- Скворцов А. К. Основные этапы представлений о виде // Бюлл. МОИП, отд. биол., 1967, т. 72 /5/, с. 11 — 17.
- Смирнов И. П. Материалистическая диалектика и современная теория эволюции. М.: Наука, 1978, 288 с.
- Сочана В. Б. О происхождении буковых лесов Кавказа // Изв. АН СССР, сер. биол., 1849, с. 224 — 236.
- Сукачев В. П. Растительность верхней части бассейна р. Тунгиря Олекминского округа Якутской области // Тр. Амурской экспедиции, 1912, вып. 16, Ботан. исслед. 1910 г., т. I, 286 с.
- Сукачев В. Н. Дендрология с основами лесной геоботаники. Л.: Гослестехиздат, 1934, 614 с.
- Сукачев В. Н. Идея развития в фитоценологии // Сов. ботаника, 1942, № 1, 2, 3, с. 5 — 17.
- Сукачев В. Н. О принципах генетической классификации в биоценологии // Журн. общ. биол., 1944, № 5, с. 213 — 227.
- Сукачев В. П. Основные понятия лесной биоценологии. — Основы лесной биоценологии. М.: Наука, 1964, с. 5 — 49.
- Соколов В. Е., Пузаченко Ю. Г., Гукин П. Д., Зыков К. Д. Биосферные заповедники: цели и проблемы // Природа, 1988, № 1, с. 34 — 46.
- Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978, 247 с.
- Тимофеев-Ресовский П. В. Микроэволюция. Элементарные явления, материал и факторы эволюционного процесса // Ботан. журн., 1958, т. 43, № 3, с. 317 — 336.
- Тимофеев-Ресовский П. В. Популяции, биоценозы и биосфера Земли. — Математическое моделирование в биологии. М.: Наука, 1975, с. 19 — 29.
- Тимофеев-Ресовский П. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1969, 407 с.
- Тимофеев-Ресовский П. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973, 227 с.
- Титов Ю. В. Эффект группы у растений. Л.: Наука, 1978, 151 с.

- Удра И. Ф. Хозяйственное воздействие на леса Украины // География и природные ресурсы. 1981, № 4, с. 76 — 83.
- Хохлов С. С. Эволюционно-генетические проблемы апомиксиса у покрытосеменных растений. — Апомиксис и селекция. М.: Наука, 1976, с. 7 — 33.
- Шварева Н. Я. Род *Fagus* из Нижнесарматских отложений горы Куртумовой (г. Львов) // Ботан. журн., 1864, т. 49, № 4, с. 523 — 533.
- Яблоков А. В. Фейетика, Эволюция, популяции, признак. М.: Наука, 1980, 132 с.
- Яблоков А. В., Баранов А. С., Розанов А. С. Популяционная структура вида (на примере *Laccra agilis* L.) // Журн. общ. биол., 1981, № 5, с. 645 — 656.
- Grebenshikoff O. On the occurrence of *Fagus orientalis* in Greece // Bull. of Miscellaneous Inform., Kew, London, 1938, 1, № 6, p. 38 — 45.
- Cooper A. B., Mercer E. P. Morphological variation in *Fagus grandifolia* Ehrh. in North Carolina // T. E. Mitchell Sci. Soc., 1977, 93, № 3, p. 130—149.
- Dobzanski Th. Genetics and the origin of species. N. Y.: Columbia Univ. Press, 1937, 364 p.
- Heslop-Harrison I. W. Forty years of geneecology. — Advances in ecological research, v. 2, 1965, p. 159—240.
- Johansen W. Uber Erbllichkeit in Populatinen und reichen Linien. Jena: Fischer, 1903, 238 p.
- Langlet O. Two hundred years of geneecology // Taxon, 1971, 20, 5/6, p. 653—722.
- Maticov P. On naval timber and arboriculture. Ld., 1831, 120 p.
- Rehmanes G. Darwin and after Darwin. London: Green and C<sup>o</sup>, 1892, 460 p.
- Skal R., Crovello T. The biological species concept: a critical evaluation // The Amer. Naturalist, 1970, 104, № 936, p. 127 — 153.
- Stebbins G. L. Variation and evolution in plants. N. Y.: Columbia University Press, 1950, 643 p.
- Stern K., Rohe L. Genetics of forest ecosystems. N. Y. — Heidelberg — Berlin: Springer-Verlag, 1974, 320 p.

# РОЛЬ ВЫСОКОГОРНЫХ ЛУГОВ В ЭКОСИСТЕМАХ

Р. Н. Семагина,

Луговая растительность гор — довольно позднее образование лика Земли, об этом свидетельствуют данные исторической геологии. Основные высокогорные луговые области, в том числе и на Кавказе, сложились в третичное время, когда на Земле уже миллионы лет шумели леса. В конце этого периода, т. е. чуть раньше, чем на Земле появился человек, на Кавказе начинается бурное развитие альпийской флоры. Лесная граница в то время проходила значительно выше, чем теперь. К этому же времени относится бурное развитие млекопитающих. В формировании растительных сообществ и расширении границ высокогорных лугов большую роль, вероятно, сыграла коэволюция между видами разных трофических уровней, травянистыми растениями и копытными фаунами.

В последний период послеледниковой истории появляется могущественный фактор — деятельность человека. С развитием скотоводства горные луга используются как отгонные пастбища. С одной стороны, это способствует увеличению площади высокогорных лугов, с другой — нарушает естественные взаимосвязи. По мере расширения хозяйственной деятельности нагрузка на пастбища усиливается, все более теснится дикая природа, а высокогорные луга все чаще становятся категорией экономической.

На Кавказе очень мало лугов, которые бы в той или иной степени не использовались человеком. Однако на территории Кавказского заповедника, который был создан на месте существующего до революции охотничьего заказника, по крайней мере, последние 120 лет человек не вмешивался в естественный ход развития деятельности. И, хотя здесь кое-где еще остались следы деятельности черкесских племен, луга заповедника могут служить эталоном природных взаимосвязей.

Попытка установить факторы, регулирующие взаимоотношения между растительностью высокогорных лугов и популяциями диких копытных животных (зубра, оленя, тура, серны) предпринята на стационаре «Джуга» Кавказского заповедника. К этим исследованиям подтолкнуло явление перенаселенности копытными и деградации растительности в

ряде заповедников страны: Центрально-Черноземном, Хоперском, Приокско-Тerrasном, Воронежском, а также Кавказском (Голгофская, 1970; Краснитский, 1983; Мишнев, 1984). Причиной могло быть неправильное ведение хозяйства на границах охраняемых территорий, туризм, преследование волка в заповедниках и покровительственное отношение к копытным (например, искусственная подкормка в экстремальные зимы) без учета того, что все компоненты заповедной системы равноправны.

Многолетнее слежение за состоянием системы «растительность — копытные — крупные хищники» успешно осуществляется в Северной Америке с 1959 г. в США на острове Айл-Роуал, а чуть раньше — в 1957 г. в Канаде, в парке Алгонкии началось изучение воздействия хищничества волка на популяции диких животных и опосредованно на растительность. В результате выявлено положительное влияние волка на генотип некоторых копытных и его способность в определенных условиях удерживать численность копытных в соответствии с продуктивностью их местообитания. Установлено, что смещение баланса в системе «хищник — жертва» происходило под влиянием факторов погоды и кормовых ресурсов, а состояние стад определяется обеспеченностью их пищей (Pimlott, 1961).

На стационаре «Джуга» Кавказского заповедника подобные исследования начаты в 1981 г. Луговая часть стационара занимает площадь около 5 тыс. га в пределах высот 1800—2946 м (г. Джуга) и подразделяется на 2 пояса: субальпийский (1800—2300 м) и альпийский (выше 2300 м). Район расположен в пределах Центрального поднятия Большого Кавказа (в переходной зоне). Сложен в основном образованиями девона, карбона и перми. Подстилающими материнскими породами являются конгломераты, песчаники, глинистые сланцы.

Климат прохладный и влажный, с частыми туманами и заморозками на почве даже летом. Среднегодовая температура 2,7°, осадков за год выпадает 1000—1300 мм. Сравнительно устойчивая теплая и ясная погода бывает в конце августа — начале сентября. Характерны ранние заморозки (с 3-й декады августа) и поздние весной (до конца мая).

#### Методы исследования.

В горной экосистеме Кавказского заповедника высокогорные луга являются продолжением лесного пояса. В целях инвентаризации растительности лугов был использован ме-

тод геоботанического картирования, позволивший выявить  $\beta$ -разнообразие (разнообразие растительных сообществ) и раскрыть особенности сезонно-стационального размещения копытных животных, которое, как оказалось, тесно связано со структурой, составом и сложением растительного покрова. Каждому типу луга, обозначенному на карте, соответствует полное флористическое описание, совокупность которых определяет  $\alpha$ -разнообразие (видовое разнообразие растений) данного района. В результате обработки более 200 описаний выявлены основные типы высокогорных лугов. Поскольку флора является экологически и исторически обусловленным признаком растительности, именно флористический принцип положен в основу классификации. Классификационные единицы выделялись по методу Н. Браун-Бланке (Александрова, 1963). Принципиальные установки метода Браун-Бланке основаны на положении об экологической специфичности растительных сообществ. Экологическим индикатором служит группа характерных видов, тесно связанных с определенным типом фитоценозов, благодаря своей экологической и фито-социологической специализации. Таким образом, флористически определяемая единица растительности соответствует экологической единице — единице местообитания.

На основании разработанной нами классификации составлена карта растительности (рис. 7). Так как луговая растительность постоянно находится в динамическом развитии — изменяется продукция, фенологическое состояние, биохимический состав, для наблюдения за этими процессами вдоль градиентов среды заложены постоянные пробные площади, которые являются «моделью» основных растительных сообществ. Кроме того, зафиксированы постоянные пробные площади в местах интенсивного выпаса копытных. Запас поеданной продукции определялся путем выявления растений, используемых тем или иным видом копытных, обитающих на конкретных участках, с последующим умножением весовой доли этих видов на площадь, занимаемую данным типом луга. Площади геоботанических выделов вычислялись при помощи планиметра с последующей поправкой на крутизну склонов. Поправка рассчитывалась на основе топокарты (Николаевская, 1966; Спиридонов, 1975). Установлено, что истинная площадь для данного района будет в среднем на 16,4% больше проективной за счет складок и склонов местности.



Допустимая нагрузка на луга устанавливалась по формуле: 
$$H = \frac{Y}{K \cdot D}$$
 (справочник, 1966), где  $H$  — нагрузка на пастбище,  $K$  — потребное количество корма на голову,  $Y$  — запас продукции в ц возд-сухмассы,  $D$  — продолжительность выпасного периода в днях.

В растительных образцах определялось содержание переваримо-протеина, безазотистых экстрактивных веществ, зола, кальция, фосфора\*:

### БИОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ КАК ФАКТОР УСТОЙЧИВОСТИ ПОДСИСТЕМЫ «РАСТИТЕЛЬНОСТЬ — КОПЫТНЫЕ»

Многообразие экологических условий высокогорно — лугового пояса, различная крутизна и экспозиция склонов, перепады высот, различие в подстилающих породах и почвах способствует видовому разнообразию, а также разнообразие растительных сообществ, каждое из которых соответствует определенному местообитанию.

В результате обработки более 200 описаний по методу Браун-Бланке, нами выделены следующие классификационные единицы:

Класс BETULO — ADENOSTYLETEA Br. — Bl. 48.

Асс. Aconito orientale — Heracleetum mantegazzianum Semagina ass. nov.

Асс. Poa longifoliai — Calamaqrostietum arundinaceae Semagina ass. nov.

Субасс. P. L. C. a. agrostietosum planifoliae.

Субасс. P. L. C. a. vicietosum alpestris.

Класс NARDO — CALLUNETEA Prsq. 49.

Асс. Hedusaro caucasicae-Geranium gymnocauli Rabotnova 1987.

Субасс. H. c. — G. g. trollietosum ranunculinus.

Класс CARICI — KOBRESIETEА Ohba 1974.

Асс. Minuartio imbricato-Caricetum huetiani Semagina ass. nov.

Вариант M. i. — C. h. Oxytropis kubanensis.

Вариант M. i.-C. h. Ranunculus oreophilus.

Вариант M. i. — C. h. Salix arbuscula.

Ассоциация Aconito orientale-Heracleetum mantegazzianum объединяет фитоценозы, отнесенные к субальпийскому

\* Химические анализы выполнены специалистом-химиком Е. А. Кабиной.

высокогорью, встречается на богатых, хорошо увлажненных почвах и примыкает, как правило, к верхней границе леса. Многие ботаники относят эти сообщества к реликтовым, сохранившимся с далекого третичного периода. Высокотравье не образует сплошного пояса, а вкраплено небольшими участками среди другой растительности. Вдоль ручьев и балок оно, как по тропам, поднимается вверх, вклиниваясь в пояс более низкотравных субальпийских лугов, образует экстраординарные группировки, однако теряя свой типичный облик за счет обогачения видами субальпийского пояса. Преобладающие виды высокотравья: борщевики мантегации и сельде реельстный, аконит восточный и носатый, купырь лесной. Большое обилие мятлика длиннолистного — высокопитательного злака с ранней вегетацией — делают эти луга привлекательными для копытных в весенний период. Позже, когда поднимается грубое высокотравье, копытные покидают эти сообщества.

На более приподнятых местообитаниях на смену высокотравью приходит ассоциация *Poa longifolia*-*Calamaqrostietum agnifolium* с господством мятлика длиннолистного и вейника тростниковидного, где грубостебельное высокотравье представлено единичными экземплярами. Занимает южные, юго-восточные и юго-западные склоны выше границы леса, в пределах высот 1950—2300 м над уровнем моря, используются копытными животными в течение всего вегетационного периода, но наиболее интенсивно весной.

Несколько выше (2200—2400 м над у. м.), на крутых южных и восточных склонах описаны луга, отнесенные к субассоциации *P. l. — S. a. vicietosum alpestris*. Господствующим видом сообщества является плотнoderновинный злак — овсяница пестрая. Эти склоны рано освобождаются от снега, используются копытными весной, а на «выгревах» часто служат зимними пастбищами. Весной животные поедают злаки с ранней вегетацией: овсяницу пеструю, костер пестрый, овес азиатский, в раннелетний период они переключаются на разнотравье: ветреницу пучковатую, горец мясокрасный, тмин мелколистный.

По западным и северо-восточным многоснежным склонам распространены луга, отнесенные к субассоциации *P. l. — S. a. agrostietosum planifolia*. Преобладают злаки: вейник тростниковидный, полевица плосколистная, очень разнообразен состав разнотравья. Луга отличаются высокой продуктивностью, приурочены к высотам 2100—2300 м над у. м., от

снега освобождаются поздно, обычно во второй-третьей декаде мая. Осенью трава здесь продолжительное время остается зеленой, поэтому основная нагрузка копытными приходится на лето и осень.

Северные долгоснежные местообитания субальпийского пояса представляет субассоциация Н. с. -- *G. g. trollietosum simplicifolius*. Снег здесь сходит в июне, вегетация начинается поздно и копытные перемещаются на эти луга в позднелетний и осенний период, когда трава сообществ, расположенных на южных склонах, теряет свои питательные свойства. К тому же постоянным компонентом фитоценозов является высокопитательный злак — мятлик длиннolistный.

Альпийские луга представляет ассоциация *Miquartia intricata* *Caricetum huetiani* доминанты: овсяница низкая, осока Юта. Занимают, как правило, склоны выше 2300 м над у. м., но иногда по гребням хребтов спускаются в субальпийский пояс до отметки 2100 м. Именно гребни хребтов — «выдува» часто служат местом зимовки копытных, а овсяница низкая и осока Юта, которые сохраняют до 30% зеленых побегов зимой, являются основным кормом. Весной копытные используют молодые побеги этих же видов, в летний период и их рационе преобладает доминирующее разнотравье: колокольчик Биберштейна, тмин кавказский, манжетка кавказская и др.

Северные долгоснежные местообитания альпийского пояса заняты ассоциацией *Hedusaro caucasicae*-*Geranietum dupiosauili* от снега освобождаются в июне, а иногда и позже, используются копытными летом и осенью.

Перемещаясь по территории по сезонам года вслед за изменением состояния разнообразных типов растительных сообществ, копытные обеспечивают свою жизнедеятельность.

Жиготные меняют в течение года не только сообщества, но и поедаемые виды в пределах фитоценоза.

Всего в луговом поясе зафиксировано 198 видов высших растений, 5 видов мхов, 3 вида лишайников. Преобладают виды из семейства сложноцветных, злаковых, бобовых и зонтичных.

Во все периоды года копытные животные отдают предпочтение зеленым растениям. Зимой наличие таких растений снижено до минимума. Зеленые побеги в зиму остаются у овсяниц: пестрой, низкой и бороздчатой, у осоки Юта, подмаренника мутовчатого, горечавки джемилской, пулавки Сосновского, брусники, водяники зимним кормом также слу-

жат мхи и лишайники. Весной основным кормом копытных становятся злаки высокого кормового достоинства и разной вегетации: мятлик длиннолистный, костер пестрый, овсяница пестрая, овсяница низкая, а также осока Юта; они же являются доминантами в фитоценозах. В этот период животные предпочитают молодые растущие побеги. По мере того, как злаки стареют и поднимается разнотравье, копытные переключаются на него, причем в раннелетний период предпочтение отдается видам-доминантам: ветренице лучковатой, которая с большим обилием присутствует почти во всех сообществах; на альпийских лугах — колокольчику Биберштейна, тмину кавказскому, поедаются также виды, присутствующие с небольшим обилием в травостое, мытник, вероника горчавколистная, подмаренник мутовчатый и др.

С середины лета копытные переключаются преимущественно на разнотравье, популяции которого присутствуют в травостое с небольшим обилием, но видовое разнообразие его очень велико (до 40 видов в сообществе). Это позволяет копытным менять поедаемые растения по мере того, как ухудшаются кормовые качества у одних видов и улучшаются у других. Осенью животные часто используют семена растений, а также снова молодые зеленые побеги злаков, которые образуются в результате осеннего кущения.

Таким образом, видовое разнообразие и разнообразие растительных сообществ дает копытным выбор, позволяющий приспособиться к меняющимся условиям среды и тем самым обеспечивает устойчивость подсистемы «растительность — копытные».

### Сезонная динамика продукции

Большую роль в территориальном размещении копытных их состоянии и выживаемости играют кормовые запасы, величина которых меняется по сезонам года и по годам.

#### а) Зимние пастбища.

Зима в высокогорье наиболее продолжительное время года. Она длится около пяти месяцев — с первой декады ноября по март. Это самый сложный период в жизни копытных животных. Основным местом их обитания становится лесной пояс, но единичные животные: самцы туров, серны и даже зубры зимуют в луговом поясе гор. Зубры в высокогорье пасутся на выгривных склонах г. Бамбак, а также на Бурьянистом хребте, причем места зимовок чередуются. Если зимой 1989 года они держались на Бурьянистом хребте около со-

лония, то в 1990 — ближе к границе леса. Так как плотность зубров на зимовках велика, обычно они 3 года не возвращаются на одно и то же место, пока полностью не разложатся экстременты. В теплые дни на «выгрева» поднимаются животные из лесного пояса. Преобладающим кормом на лугах в это время года является ветошь злаков с небольшой примесью зеленых растений. Периодически зимой бывают бесснежными «выгревные» и «выдувные» гребни хребтов: Челепсинского, Бурьянистого, отроги г. Малый Бамбак, отдельные участки Аспидного хребта и отроги г. Джуга, обращенные к р. Аспидной (рис. 7). Площадь, занимаемая зимними пастбищами, в совокупности составляет около 100 га. Запас ветоши на зимних пастбищах колеблется от 5,1 до 12,8 ц/га.

Величина запаса зимних кормов находится в зависимости от погодных условий, особенно глубины снежного покрова. Из десяти лет наблюдений наиболее трудными для копытных были зимы 1982 и 1987 гг. О структуре урожая альпийских лугов мы располагаем данными от 27 ноября 1987 г. Укос взят на плато выше Челепсинского озера, 2650 м над у. м.

Таблица 6

#### СОСТАВ ТРАВСТОЯ АЛЬПИЙСКИХ ЛУГОВ

Вид растения	В %	в ц/га
Осока Юта (зеленая)	4,2	0,7
Овсяница низкая (зеленая)	7,3	1,0
Пупавка Сосновского (зеленая)	0,1	0,03
Манжетка навиазовская (частично зеленая)	0,3	0,04
Горечавка джемильская (зеленая)	0,5	0,1
Лишайник	0,9	0,13
Ветошь	86,7	11,9
Итого:	100,0	13,9

Как видно из таблицы, при достаточно большом общем запасе продукции — 13,9 ц/га — значительную часть составляет ветошь — 86,7%, на долю зеленой травы приходится 11,4% или 1,8 ц/га — по весу. Зеленая продукция в ноябре составляет 12% от максимального летнего запаса.

б) Весеннее пастбище.

Для весны в высокогорье характерна неустойчивая погода, когда теплые дни сменяются снегопадами и заморозками. Весенний период продолжается с апреля до середины июня. К середине мая склоны южной и восточной экспозиции в обычные годы почти полностью освобождаются от снега. Снег остается по глубоким балкам, а также по северным склонам, где местами проталины занимают до 30% площади, но трава здесь едва тронулась в рост и животными такие участки не посещаются. В благоприятные по погодным условиям годы во второй, а иногда и в первой декаде мая большая часть копытных переходит к выпасу в луговом поясе гор. Такими были 1986, 1989 и 1990 гг.

Весной наиболее богаты молодой травой луга, отнесенные к ассоциациям *Aconito orientale-Heracietum mantegazzianum*, *Poa longifolia Calamagrostietum arundinacea* и другие примыкают к верхней границе леса по склонам южной ориентации и наиболее интенсивно используются самками оленей с молодняком. Урожай зеленой массы таких лугов составляет 4,0—6,9 ц/га. Менее богаты зеленой продукцией луга, отнесенные к субассоциации *P. l. — C. a. vicetosum alpestris*, которые также занимают южные склоны преимущественно в пригребневой части хребтов. На таких лугах ниже по склонам пасутся зубры, выше — туры и серны. На «выгревах», которые используются копытными и в зимний период, зеленая продукция составляет 1,4—2,8 ц/га, на лугах того же типа, но позже, освобождающихся от снега, она бывает меньше — 1,3—1,8 ц/га. Основная часть продукции приходится на ветошь — 50—90%, но в субальпийском поясе олени и зубры весной используют только зеленую траву. На альпийских лугах запас зеленой продукции составляет 0,7—1,1 ц/га, ветоши — 5,5—11,9 ц/га.

Неблагоприятными можно назвать весны 1987 и 1988 гг. Особенно экстремальной для копытных оказалась весна 1987 г., когда обстановка оставалась зимней до конца мая. Таяние снега даже на южных склонах задержалось на 20—25 дней, на такой же срок запоздало начало вегетации растений. Из-за сложной снеговой обстановки большая часть копытных держалась в лесном поясе гор до начала июня и, следовательно, более интенсивным, чем в обычные годы, был пресс на лесную растительность.

Весна 1988 г. также была затяжной и холодной, но более благоприятной, чем весна 1987 г. Вегетация растений началась на 10 дней раньше, чем в 1987 г. и запас зеленой про-

дукции также был выше. Запас зеленой продукции на субальпийских лугах в теплые и затяжные весны может отличаться в 2—3 раза, в альпийском поясе эта разница менее выражена.

Весной местом концентрации копытных являются склоны г. Джуга, обращенные к реке Аспидной. Здесь на площади около 200 га обитает большая часть популяции оленя данного района. Преимущественно это самки с молодым оленем. Они тяготеют к верхней границе леса, который при необходимости служит им убежищем от хищников и непогоды. Ими используется только часть зеленой продукции, излюбленным кормом являются молодые побеги мятлика длиннолистного, гетощь и разнотравье полностью игнорируется. Следует отметить тенденцию к снижению численности оленя на данной территории. Если в 1984 г. здесь обитало 84 особи, то в 1990 г. (25 мая) мы насчитывали только 55. Все самки были без потомства. Зубры, как и олени, весной держатся ближе к лесной опушке. Они предпочитают жесткие корма — молодые побеги плотнотерновых злаков: овсяницы низкой, типчака и пестрой овсяницы. Весенние запасы корма значительно изменяются по годам. Так как наиболее многочисленной в данном районе является популяция оленя, мы проанализировали запас зеленого корма для этого вида. В таблице 7 дается проективная площадь выделов в соответствии с приведенной картой. Расчетным путем установлено, что искомая площадь для данного района будет на 10,4% больше проективной за счет склонов и складок местности и для весеннего ареала оленя составит 643 га. А запас зеленого корма, избирательно поедаемого оленем, распределился по годам следующим образом: в 1986 г. — 864 ц, в 1988 — 722 ц, в 1989 г. — 952 ц, в 1990 г. — 997 ц и в наиболее неблагоприятном 1987 году — всего 122 ц.

По данным Александрова В. М. (1968), в переводе на воздушно-сухую массу суточная потребность оленя в корме будет около 10 кг. Весной в период отрастания без ущерба для состояния травостоя должно использоваться не более 20% поедаемой массы. Оптимальная нагрузка в 2 последние

декады будет:  $N_{86} = \frac{17200}{20 \cdot 10} = 86$  особей,

$N_{87} = \frac{2400}{20 \cdot 10} = 12$  особей,  $N_{88} = \frac{14400}{20 \cdot 10} = 72$  особи,

$N_{89} = \frac{19000}{20 \cdot 10} = 95$  особей,  $N_{90} = \frac{19800}{20 \cdot 10} = 100$  особей.



**ЗАПАС ЗЕЛЕННОЙ ПРОДУКЦИИ НА ВЫСОКОГОРНЫХ ЛУГАХ  
ДЛЯ ОЛЕНЕЙ В ВЕСЕННИЙ ПЕРИОД  
(II И III ДЕКАДЫ МАЯ, ВОЗДУШНО-СУХОЙ ВЕС В ц/га).**

Таблица 7

Луга, свободные от снега	№ выделов	Проектная площадь	Год	Последняя зеленая продукция (ц/га)		Год	Поедем, зеленая продукция в ц/га		Год	Поедем, зеленая продукция в ц/га	
				Запас поедем, зеленой продукции (II/га)	Запас поедем, зеленой продукции (III/га)		Запас поедем, зеленой продукции в ц/га	Запас поедем, зеленой продукции в ц/га			
В благоприятные по погодным условиям годы											
Poo longifolii - Calamagrostietum arundinacea vicietosum alpestris	6, 25, 36 (0,5)	109,7	1986	0,4	43,9	1989	0,5	54,8	1990	0,6	65,0
P. l. — C. a. vicietosum alpestris (выгрена)	23, 36 (0,5)	66,7		1,0	66,7		2,5	166,7		2,0	133,4
P. l. — C. a. agrostietosum planifoliae	21, 34, 35, 46	133,0		0,4	53,2		0,2	26,6		0,4	53,2
Poo longifolii — Calamagrostietum arundinacea	7, 33, 44, 47	227,0		2,2	499,4		2,2	499,4		2,3	512,2
Aconito orientale — Heracetum mantegazzianum	40, 42, 43, 45	46,0		2,6	119,6		2,5	115,0		2,8	128,8
<b>ИТОГО:</b>		582,4			782,8			862,5			893,4
В неблагоприятные годы											
Poo longifolii — Calamagrostietum arundinacea	5, 7, 33, 44, 47	235	1987	снег	—	1988	2,4	470,0			
Aconito orientale — Heracetum mantegazzianum	40, 42, 43, 45	46		2,4	110,4		2,4	110,4			
<b>ИТОГО:</b>					110,4			580,4			

**ЗАПАС ЗЕЛЕННОЙ ПРОДУКЦИИ НА ВЫСОКОГОРНЫХ ЛУГАХ  
ДЛЯ ТУРОВ И СЕРН В ВЕСЕННИЙ ПЕРИОД  
(II и III ДЕКАДЫ МАЯ, ВОЗДУШНО-СУХОЙ ВЕС, В ц/га)**

Луга, свободные от снега	№ выдела	Проективная площадь	Год	Послед. зеленая про- дукция, ц/га		Год	Послед. зеленая про- дукция, ц/га		Год	Послед. зеленая про- дукция, ц/га	
				Запас после- мой зелен. продукции, ц/га	Запас после- мой зелен. продукции, ц		Запас после- мой зелен. продукции, ц	Запас после- мой зелен. продукции, ц			
<b>В благоприятные по погодным условиям годы</b>											
<i>Minuartia imbricata</i> — <i>Caricetum huetiani</i> (выдувные склоны)	11, 15, 19, 29, 31	59,0	1988	0,7	41,3	1989	0,8	47,2	1990	1,1	64,9
<i>P. l. — C. a. vicietosum alpestris</i>	10, 14, 30, 32	191,0		1,2	229,2		1,3	248,3		1,8	343,8
<i>Poa longifolia</i> — <i>Calamagrostietum arundinacea</i>	34	17,0		0,6	10,2		2,2	37,4		2,0	34,0
<b>ИТОГО:</b>					280,7			332,9			442,7
<b>В неблагоприятные годы</b>											
<i>Minuartia imbricata</i> — <i>Caricetum huetiani</i>	11, 15, 19, 29, 30, 32	59,0	1987	0,3	17,7	1988	0,4	23,6			
<i>P. l. — C. a. vicietosum alpestris</i>	14, 32	191,0	снег	—	—		1,0	191,0			
<b>ИТОГО:</b>					17,7			214,6			

Формула не учитывает сложного динамического процесса прироста травостоя, который интенсивно идет весной и составляет для субальпийских лугов в среднем 0,5 ц на га в сутки, из них на долю поедаемых растений приходится 0,1 ц. Одно временно идет процесс потребления, который отстает от прироста. Поэтому можно допустить, что в благоприятные годы емкость высокогорных лугов во второй и третьей декадах мая составляет 100—120 особей. На экстремальный 1987 год, когда емкость высокогорных лугов снизилась до 12 особей экосистема должна ответить либо снижением численности оленя, либо чрезмерным повреждением древесной растительности.

Весной в альпийском поясе наиболее продуктивны и посещаемы турамы и сернами луга, принадлежащие ассоциации *Minuartio imbricato Caricetum huetianii* вариант: с *Ranunculus oreophilus*.

В этом типе луга нами были проведены учеты продукции на участках, интенсивно используемых сернами и на непосещаемых ими (табл. 9).

Таблица 9

**ПРОДУКЦИЯ НИЗКООВСЯНИЦЕВО-ТМИННО-КОЛОКОЛЬЧИКОВОГО АЛЬПИЙСКОГО ЛУГА**  
(возд.-сух. вес в г с 1 м<sup>2</sup>)

Наименование растений	Неиспользуемый участок	Используемый участок
Ветошь злаков	89,7	49,5
Овсяница низкая	3,2	0,7
Осока Юта	3,7	2,6
Брусника	7,3	5,0
Разнотравье	0,5	0,5
Мох	0,5	0,3
Лишайник	0,8	—

Как видно из таблицы 9, серны весной интенсивно используют ветошь (съедено 55%), съедены также растения, зимующие с зелеными листьями: овсяница низкая, осока печальная, много свежих поедой брусники. Проективная площадь пастбищ, свободных от снега весной, используемых турамы и частично сернами, составляет 267 га (табл. 3), с поправкой на крутизну склонов она будет 295 га, а запас зеленой продукции соответственно в 1986 г. — 310 ц, в 1987 г. —

20 ц, в 1988 г. — 217 ц, в 1989 г. — 368 ц, в 1990 г. — 488 ц. Пользуясь выше приведенной формулой можно рассчитать оптимальную нагрузку на пастбища, при условии, что используется только зеленая трава. По данным Котова В. А. (1968) тур потребляет в сутки 8 кг травы в воздушно-сухом состоянии. Согласно расчетам:  $N_{30} = 39$  особей,  $N_{37} = 2$  особи,  $N_{40} = 46$  особей,  $N_{50} = 60$  особей. В действительности, в благоприятные весны здесь держится до 160 особей туров и серн. Следовательно, в отличие от оленя, тур и серна весной интенсивно используют ветошь, о чем говорят данные таблицы.

#### в) Летние пастбища.

Лето в высокогорье короткое и прохладное. Начало его — средняя дата прекращения заморозков, что характерно для второй декады июня. Конец мая, начало июня — период наиболее интенсивного роста трав, когда количество зеленой продукции за месяц на влажных субальпийских лугах возрастает в 30—40 раз, на ксерофильных — в 5—15 раз, на альпийских лугах в 5—10 раз. Одновременно с ростом также интенсивно идет процесс разложения ветоши. На субальпийских лугах ее запасы снижаются в 6—7 раз, на альпийских в 2—3 раза. В начале лета (II декада июня) все виды копытных имеют возможность использовать питательную зеленую траву высокогорных лугов. В то же время раннелетние запасы зеленой продукции существенно изменяются по годам. Например, на «оленьих» пастбищах в 1986 и 1989 г. он был соответственно в 2,7; 2,8 раза больше, чем в 1987 г.

По данным Абатурова В. Д. (1984), изъятие 60—70% надземной фитомассы, когда растения уже окрепли, соответствует допустимому (табл. 5). Рассчитываем по вышеприведенной формуле нагрузку оленей на пастбища во второй декаде июня,  $N = \frac{1225 \cdot 100}{10 \cdot 20} = 3112$  особей, т. е. по сравнению с весенним периодом кормовая емкость лугов даже в самые неблагоприятные годы возрастает в 30 раз. Если весной предпочтение отдается злакам, то в начале лета чаще встречаются поеди разнотравья. Особенно излюбленным кормом являются цветы ветреницы пучковатой, цветение которой в это время достигает максимума. Охотно поедаются цветы мытника Вильгельма, вегетативные побеги вики горной.

**ЗАПАС ЗЕЛЕННОЙ ПРОДУКЦИИ ДЛЯ ОЛЕНЕЙ  
НА ВЫСОКОГОРНЫХ ЛУГАХ В РАНИЕЛЕТНИЙ ПЕРИОД  
(II ДЕКАДА ИЮНЯ, ВОЗДУШНО-СУХОЙ ВЕС В ц/га)**

Тип луга	Проективная площадь, (га)		Год	Поедаемая продукция в ц/га		Год	Запас поедомой продукции в ц		Год	Поедаемая продукция в ц/га		Год	Запас поедомой продукции в ц	
	Непоедаемая продукция, (%)	Год		Поедаемая продукция в ц/га	Запас поедомой продукции в ц		Год	Поедаемая продукция в ц/га		Запас поедомой продукции в ц				
<i>P. l. — C. a. vicetosum alpestris</i>	369	12,5	1986	13,9	5129,1	1987	3,4	1234,6	1988	9,5	3505,5	1989	15,9	5867,1
<i>P. l. — C. a. vicetosum alpestris</i> (выгрева)	172	12,0		17,2	2958,4		4,7	808,4		8,7	1496,4		14,2	244,4
<i>P. l. — C. a. agrostietosum planifolia</i>	852	24,0		16,8	14313,6		5,9	5026,8		13,0	11076,0		17,8	15165,6
<i>Aconito orientale — Heracleetum mantegazzianum</i>	149	12,5		10,3	1534,7		12,1	1802,9		11,2	1668,8		10,5	1564,6
					23935,0			8892,7			17748,7			25059,6

**ЗАПАС ЗЕЛЕННОГО КОРМА ДЛЯ ТУРОВ И СЕРН  
НА ВЫСОКОГОРНЫХ ЛУГАХ В РАНИЕЛЕТНИЙ ПЕРИОД  
(II ДЕКАДА ИЮНЯ, ВОЗДУШНО-СУХОЙ ВЕС В ц/га)**

Тип луга	Проективная площадь, га	1986		1987		1988		1989	
		Посеваемая продукция, ц/га	Запас поеда- емой про- дукции в ц	Посеваемая продукция, в ц/га	Запас поеда- емой про- дукции в ц	Посеваемая продукция, в ц/га	Запас поеда- емой про- дукции в ц	Посеваемая продукция, ц	Запас поеда- емой про- дукции в ц
<i>Minuartia imbricata</i> — <i>Caricetum huetiani</i>	304	7,1	2158	3,3	1603,2	5,9	1793,6	8,0	2432
<i>M. i.</i> — <i>C. h.</i> вариант <i>C. Ranunculus oreophilus</i>		5,1	1065,9	2,2	459,8	4,2	877,8	8,8	1212,2
<i>M. i.</i> — <i>C. h.</i> вариант <i>C. Oxytropis kubanensis</i>	236	2,1	495,6	снег		1,8	424,8	2,3	542,8
<i>M. i.</i> — <i>C. m.</i> вариант <i>C. Salix arbuscula</i>	100	3,6	360	снег		3,0	300,0	4,1	410,0
ИТОГО:			4079,5		1463,0		3396,2		4597,0

Аналогичные расчеты можно сделать для туров и серн, которые концентрируются в начале лета в альпийском поясе гор. Расчет дается для самого низкоурожайного 1987 г.

(табл. 11): 
$$H = \frac{1024 \cdot 100}{8 \cdot 20} = 640 \text{ особей.}$$
 Фактически

же самая максимальная численность по данным учета 1986 г. — 343 тура и 73 серны. Отсюда можно заключить, что запасы корма на высокогорно-луговых пастбищах в раннелетний период не лимитирует численность копытных животных. В начале лета наиболее выражена территориальная дифференциация и практически отсутствует конкуренция, так как копытные имеют в изобилии высокопитательный корм.

Летом прирост зеленой продукции замедляется и в течение месяца — с середины июня до середины июля зеленая масса на субальпийских лугах возрастает в 2—3 раза, на альпийских — в 1,5—2,5 раза, т. е. процесс нарастания идет в десятки раз медленнее, чем весной. Максимальной величины запас зеленой продукции на субальпийских лугах достигает во второй декаде июля, на альпийских — в первой декаде августа. Но в этот период определяющим для копытных является не запас зеленой продукции, а ее питательная ценность, которая начинает ухудшаться вслед за достижением растительным сообществом максимального цветения (II декада июля). Этот процесс раньше происходит на склонах южной экспозиции. И, несмотря на изобилие кормов, копытные начинают затрачивать энергию на поиски питательных растений. Часть животных перемещается на северные склоны, на луга, отнесенные к субассоциации — *H. c. — G. g. troilifoliosum ranunculinus* в субальпийском поясе и *Hedusago caucasicae — Geranietum gymnocauli* — в альпийском. На этих лугах, как и весной, снова можно встретить совместный выпас копытных животных разных видов, т. е. возрастает конкуренция. Второй декадой августа в высокогорье кончается лето.

#### г) Осенние пастбища.

Осень в высокогорье начинается с первыми заморозками (третья декада августа) и продолжается до первой декады ноября, когда устойчивыми становятся морозы. За этот период мы располагаем лишь фрагментарными данными. Для осени характерно преобладание деструкционных процессов — отмирание идет более интенсивно, чем прирост. На субальпийских лугах уже в третьей декаде августа зеленая продукция уменьшается в 1,3—1,6 раза по сравнению с



максимальным значением, в сентябре она снижается в 2,5—3,0 раза. Наиболее резкий скачок наблюдается от сентября к октябрю, когда продукция убывает в 16—19 раз по сравнению с максимумом и соответственно резко возрастает масса ветоши. В альпике процесс отмирания проходит медленнее. В третьей декаде августа запас зеленой продукции остается на уровне максимума, в сентябре снижается в 2,5 раза, в октябре — в 7 раз. Пребывание копытных в высокогорье осенью определяется погодными условиями. Копытные избирательно в этот период поедают зеленые растения.

Таким образом, исходя из запасов корма по сезонам года, можно заключить, что конкуренция за пищу между копытными может существовать зимой, весной и осенью. Наиболее широкий спектр кормов и, следовательно, отсутствие конкуренции отмечено в начале лета (июнь), в июле, с ухудшением питательной ценности трав, она вновь обостряется. Особенно выражены эти процессы в неблагоприятные по погодным условиям годы.

### Роль химизма растений в территориальном размещении копытных

При изучении функционирования экосистем до последнего времени слабо разработана химическая основа трофических связей. Между тем, биогенная миграция веществ в экосистемах относится к числу фундаментальных механизмов функционирования биосферы живого покрова Земли и отдельных сообществ живых организмов.

Изучение Д. А. Криволицким, А. Д. Покаржевским (1988) роли животных в биогенной миграции элементов, проведенные в экосистемах Центрально-Черноземного заповедника показали, что азот и его соединения (белки, аминокислоты), как и фосфор, являются элементами, определяющими трофическую структуру сообществ животных.

Зеленые растения высокогорных лугов служат прекрасным источником легкодоступных питательных веществ для копытных животных.

В сухом веществе высококачественной молодой травы содержится 20—24% протеина, 18—22% клетчатки, 4—6% жира, 44—45% безазотистых экстрактивных веществ (БЭВ) и 9—11% минеральных веществ.

## ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ РАСТЕНИЙ ВЫСОКОГОРНЫХ ЛУГОВ

Время, место отбора образца, тип луга (высота над уровнем моря)	Вид растения	Содержание в % к воздушно-сыхому весу										
		вода гигро-скопич.	сухое вещество	зола	органиче-ское в-во	протеин	Жир	клетчатка	БЭВ	Са	Р	Са/Р
<b>Зимние пастбища</b>												
10.02.90 Челюскинский хребет,	Овешница	11,7	88,3	4,5	83,8	9,4	1,9	29,6	42,9	0,40	0,15	2,6
Альпийский луг —	низкая Осока Юга	10,6	89,4	6,0	83,4	8,9	1,5	32,1	40,9	0,52	0,19	2,9
	Ветошь	10,9	89,1	5,1	83,9	6,0	1,3	38,9	39,7	0,44	0,21	2,1
(пастбище оленя, 2200)												
Бурьянистый хребет, Альпийский луг —	Ветошь	12,63	18,37	3,9	83,5	6,1	2,1	33,9	41,3	0,45	0,16	2,8
(пастбище зубра, 2350)												
<b>Весенние пастбища</b>												
24.05.90 Сылон к р. Аспидная, Субальпийский луг.	Мятлик длин- нолистный, молодые побе- ги (поеди оленя)	14,1	85,9	7,4	78,5	26,8	2,1	20,9	28,7	0,19	0,41	0,5
(1950)												
(2250)	Мятлик длинно- листный, нос- тер пестрый, молодые побе- ги (поеди тура)	18,8	81,1	7,0	74,1	27,6	4,3	16,8	25,4	0,31	0,54	0,5

Склон к р. Аспидная	Овсяница пест- рая, молодые побеги (посди зубра)	17,5	82,5	5,0	77,5	18,8	3,5	20,2	35,0	0,24	0,44	0,6
(2150)		<b>Летние пастбища</b>										
3.07.90	Овсяница пест- рая	11,1	88,9	6,8	82,1	17,6	3,0	25,8	35,9	0,29	0,65	0,4
Седловина Аспидного хребта,	Мятлик длинно- лиственный	12,74	87,8	5,5	82,3	17,8	2,4	20,1	41,8	0,46	0,38	0,8
(совместный выпас серн и оленей, 2300)	Герань голо- стебельная	11,2	88,8	8,2	80,7	23,1	3,0	12,9	41,7	1,0	0,8	1,2
	Лютик горный	13,1	86,9	9,1	77,8	20,0	3,6	14,7	39,5	1,2	0,7	1,6
	Горец мясо- красный	13,6	86,4	6,8	79,6	21,3	2,8	18,5	37,0	0,9	0,6	1,4
	Незабудка альпийская	14,5	85,5	7,4	78,1	23,6	1,8	21,8	30,9	0,8	0,7	1,0
23.07.88	Злаи	12,1	87,9	5,8	82,1	8,6	4,0	26,6	43,0	0,3	0,2	1,5
Порт-Артур	Щучка дерни- стая, посди	11,4	88,6	5,5	83,1	11,4	6,8	30,6	34,3	0,28	0,3	0,9
Субальпийский луг	Чемерита Лобеля (посди)	15,6	84,4	10,3	74,1	6,7	3,8	24,5	38,9	1,7	0,3	5,4
(пастбище зубра, 2100)												

Зеленые растения содержат экстрогенные вещества, которые повышают репродуктивные качества самцов и самок, ускоряют рост молодняка, животные получают необходимые питательные вещества и комплекс витаминов. Анализ поведения копытных показывает чуткую реакцию животных на качественные химические изменения, происходящие в кормовых растениях.

В зимний период у копытных нет выбора, ими используется та часть территории высокогорных лугов, которая свободна от снега. По данным химического анализа (табл. 12) зимой копытные имеют не только небольшие площади пастбищ, но и корм с относительно низкой питательной ценностью. Согласно стандартам, содержание протеина должно быть не менее 5—9%, а содержание клетчатки не превышать 28—33%. Как видно из таблицы, ветошь, которая составляет основу зимнего корма, едва отвечает этим требованиям. Очевидно копытные в зимний период находятся на скудном пайке и питание частично идет за счет внутренних запасов организма, обусловленных состоянием летне-осенних пастбищ.

Весной, с появлением молодой травы, ситуация резко меняется. Одновременно с расширением границ высокогорных пастбищ возрастает питательная ценность растений. У копытных появляется выбор и они концентрируются на лугах с большей продуктивностью и высокой питательностью трав. Высокая плотность копытных весной наблюдается на южных склонах, где одновременно могут выпасаться зубры, олени, туры, серны.

Период наиболее интенсивного роста плода, приходящийся на последние недели беременности и период быстрого роста молодых животных в первые недели жизни обычно совпадают со временем наиболее высокой питательности трав (май, июль).

Химический анализ избирательно поедаемых копытными растений позволяет сделать заключение, что весной наибольшую погрешность все виды копытных испытывают в перевариваемом белке. Оленем поедаются молодые побеги мятлика длиннолистного с содержанием протеина 26,8%, уровень его превышает запас в зимних кормах в 3—5 раз, характерно высокое содержание фосфора и оптимальное отношение содержания кальция к фосфору (не превышающее 2) что определяет высокий уровень поедаемости растений. Меньше весной олень нуждается в жире и безазотистых экстрактив-

ных веществах (БЭВ), основную часть которых составляют сахара и крахмал.

Высокий уровень протенна отмечен в растениях поедаемых туром (27,6%), но эти животные предпочитают пастбища с высоким содержанием кальция, количество которого возрастает с увеличением высоты над уровнем моря. Подобным пастбищам отдают предпочтение самцы оленя, которые, как правило, держатся выше, чем самки с молодым оленем. Это связано с интенсивным отращиванием рогов, на 45% состоящих из органических, главным образом, белковых веществ, на 50% из фосфорно-кислых солей кальция, на 5% из других солей. Пребывание самцов оленя в верхних поясах гор объясняется тем, что травостой здесь по своему химизму как раз наиболее отвечает их потребности при отращивании рогов.

Зубр весной, хотя и использует те же склоны, но предпочитает другой вид злака — молодые побеги овсяницы пестрой, содержащей достаточное количество протеина — 18,8% и наряду с этим более высокое, чем на оленьих пастбищах запасы жира и безазотистых экстрактивных веществ.

Таким образом, различные потребности в химических элементах способствуют территориальному перераспределению копытных, что снижает уровень конкуренции за пищевые ресурсы и повышает устойчивость экосистемы. Как правило, наибольшее количество белков содержится в молодых растениях, по мере старения содержание их непрерывно снижается, аналогично снижается содержание витаминов, содержание клетчатки в связи с образованием из нее опорных структур увеличивается по мере роста и старения растений. В связи с тем, что время вступления в вегетацию и начало цветения у различных видов трав не совпадает, вершины их питательной ценности приходится на разные сроки. Это позволяет копытным в той же последовательности менять поедаемые растения. Если в мае в питании копытных преобладают злаки и осоки, то в июне спектр кормов значительно расширяется и обогащается разнотравьем. Излюбленным кормом копытных становится ветреница пучковатая — доминант многих раскитительных сообществ, как субальпийского, так и альпийского пояса. Содержание протенна у этого вида составляет 16,8%, жира — 4,1%, БЭВ — 44,2%, клетчатки — 14,1%. Одновременно с увеличением продукции высокогорных лугов снижается питательная ценность растений и в июле — августе при изобилии зеленой массы, копытным приходится затрачивать все больше энергии на поиски растений с опти-

мальным содержанием питательных веществ. В июле копытные перемещаются преимущественно на северные склоны, которые поздно освобождаются от снега. Предпочитаемыми становятся голостебельногераниевые и сиббальдиевые луга с высоким содержанием протеина, сахаров (БЭВ) и оптимальным соотношением кальция и фосфора. На таких лугах наблюдался совместный выпас оленей и серн. В конце июля зубр начинает избирательно поедать луговик дернистый. Данные химического анализа показали, что это растение с высоким содержанием жира. Одновременно зубр охотно поедает чемерицу Лобеля. Оказалось, что это растение имеет высокое содержание минеральных веществ, особенно кальция.

Из выше сказанного следует, что весной копытные наибольшую потребность испытывают в белках, в летний период одновременно с высокой потребностью в белках, у животных возникает требование к содержанию сахаров, а в конце лета предпочтение отдается растениям с высоким содержанием жира.

Переход копытных животных из лугового пояса в лесной приурочен к совпадающей с осенними заморозками перегруппировке питательных веществ в растительном покрове, в скачкообразном повышении кормовой ценности коры (Куражковский, Криницкий, 1956).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Высокогорно-луговые фитоценозы обладают эндогенным ритмом продукционно-деструкционных процессов общим для разных типов лугов.

2. Наибольшую ценность для копытных представляет зеленая масса, величина которой возрастает от весны до конца июля — начала августа, затем снижается, зависит от типа луга, а также температурных условий и глубины залегания снежного покрова весной.

3. Копытные на стационаре распределены не равномерно, а скоплениями — «пятнами» и сконцентрированы на территории с более продуктивным и высокопитательным травостоем, причём последнее является определяющим.

4. Питательная ценность травостоя лугов зависит от типа фитоценоза и снижается от ранних фаз развития к более поздним. Конкуренция за пищу между копытными существует зимой, весной и вновь обостряется в июле, с ухудшением

качества корма. Наиболее благоприятным является ранне-летний период.

5. Факторами, обеспечивающими устойчивость подсистемы «растительность — копытные» являются:

а) биологическое разнообразие растительных сообществ и видов растений, дающее копытным такой выбор, который позволяет им адаптироваться к меняющимся условиям среды;

б) наличие видов-доминантов с ранней вегетацией и высокой питательной ценностью, совпадающее с наиболее ответственным репродуктивным периодом в жизни копытных животных;

в) индивидуальное варьирование потребности различных видов копытных в химических элементах, приводящее к специализации в потреблении разных видов растений или к выпасу на разной высоте над уровнем моря, что снижает уровень конкуренции в экстремальных условиях.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Абатуров Б. Д. Млекопитающие как компонент экосистем. М., Наука, 1984, с. 25 — 26.
- Александрова В. Д. Классификация растительности. Л., Наука, 1969, с. 69 — 115.
- Александров В. Н. Экология кавказского оленя. Тр. Кавказского гос. заповедника, вып. X, М., Лесная промышленность, 1968, с. 95 — 200.
- Голгофская К. Ю. Рост населения диких копытных и состояние кормовых угодий Кавказского заповедника. Бюлл. МОИП, отд. биол., 1970, № 4, с. 18 — 30.
- Котов В. А. Кубанский тур, его экология и хозяйственное значение. Тр. Кавказского гос. заповедника, вып. X, М., Лесная промышленность, 1968, с. 201 — 293.
- Краснитский М. М. Проблемы заповедного дела. М., Лесная промышленность, 1983, с. 51 — 52.
- Куражковский Ю. Н., Крицкий В. В. Химизм кормов и изучение питания растительноядных животных. Тр. Воронежского гос. заповедника, Воронеж, 1956, с. 43 — 60.
- Кривошукский Д. А., Покаржевский А. Д. Микробальное звено в трофических цепях. Экология № 5, 1988, с. 10 — 20.
- Мишнев В. Г. Заповедники и принципы жесткой резервации территорий. Бот. журн., 1984, т. 69, № 8, с. 1106 — 1113.
- Николаевская Е. М. Морфометрические карты рельефа. Методические указания по проектированию и составлению комплексных научно-справочных атласов, вып. 4, М., 1966, с. 30 — 32.
- Спирidonov А. И. Геоморфологическое картографирование. М., Недра, 1975, с. 125.
- Справочник по сенокосам и пастбищам. М., Колос, 1966, с. 384.
- Pimlott D. Wolf control in Canada. — *Canad. Audubon*, 1961, 23, № 2 — 3, p. 145 — 152.



# 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 (опосредствованное), 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 (рубки 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 особей 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. зависимы, 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 нарушений 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-

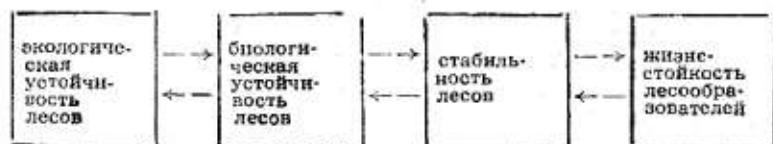
стем снижают размеры и плотность популяций видов, что делает их более уязвимыми и увеличивает вероятность их вымирания. Тем не менее, постоянство условий и распространение мутуалистических ассоциаций позволяет этим экосистемам функционировать относительно стабильно десятки миллионов лет. Их естественная 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 дегградации 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 лесобразователей. 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 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 борьбистских 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 вспышки 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 отлична 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. Риклефе 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.

# СЕМЬЯ — ЯЧЕЙКА ПОПУЛЯЦИИ

А. Н. Кудактин

Популяция волков состоит из объединенных в семьи зверей, использующих для удовлетворения жизненных потребностей определенную территорию — семейный участок и одиночных зверей, ведущих обособленный образ жизни. Таких волков иногда называют популяционным «изгоем». В отличие от других группировок «гонимые стаи», временные группы нетерриториальных зверей, семья состоит из пары родителей и детей разного возраста: переряков, т. е. особей возрастом старше года (переживших ярило) и прибылых — потомства текущего года рождения. Количественный состав семьи варьирует в больших пределах от 3 до 13 особей и зависит от множества причин. Оптимальной считается семья из 6—7 особей (пары матерых — родителей: одного-двух переряков и двух-четырех прибылых). Такой состав семьи характерен горным районам Кавказа и определяется видимо размерами жертвы, на которую охотятся хищники, плотностью популяции и внутривидовыми механизмами. Максимальных размеров семья достигает осенью, когда подросшие прибылые, переряки и матери объединяются вместе, образуя сложную иерархическую группу с доминантами, саттеллитами и подчиненными особями более низкого ранга. Взаимоотношения между членами семьи очень сложные и определяются ее размерами, наличием и доступностью кормов, плотностью популяции.

Семейные волки преобладают в популяциях и составляют основу, число их не снижается ниже 60% от общей численности. Наличие семей с четко выраженной территориальностью и иерархией, придает популяции определенную стройность, определяют ее устойчивость к различным элиминирующим факторам.

Каждая семья занимает определенную территорию — участок обитания или как его, не совсем точно, называют — охотничий участок. Величина участков обитания семей определяется ландшафтом, плотностью населения копытных и популяций самих волков, степенью трансформации местообитания и др. В горах участки обитания волчьих семей не велики — от 10 до 50 км<sup>2</sup>, на равнине, тундре и тайге размеры их могут превысить 300—500 км<sup>2</sup>. По мере роста численности популяций размеры участков могут сокращаться, но только до определенных минимальных размеров. При этом в качест-

ве ограничителя размеров территории выступают внутривидовые механизмы — частота встреч особей, повышенные стрессовых реакций, межсемейные конфликты, увеличение числа «нетерриториальных зверей» и одиночек.

Волчья семья, занимающая определенную территорию со всей совокупностью остальных компонентов экосистемы, может представлять собой ячейку не только популяции, но и крупной системы взаимодействующих популяций. В качестве иллюстрации этого положения рассмотрим на конкретном примере одну из контрольных семей, обитающих на территории Кавказского заповедника.

Участок обитания семьи «Уруштен-2» (название дано по одвоименному урочищу) охватывает пойму реки Уруштен с притоками от устья р. Аспидной до устья р. Додогачей, северо-восточные отроги хребта Джуга, летом до перевала Аспидного и, вероятно, выше — до скал горы Уруштен. Минимальная высота над уровнем моря — 1100 м устье р. Додогачей, максимальная — 2897 м г. Джуга. На участке представлены все высотные пояса гор. До 50% территории (общая площадь 12 тыс. га) занимает пихтовый лес с примесью бука, осины, клена высокогорного, черемухи, рябины. Остальную территорию — субальпийские и альпийские луга, скалы, снежники. Семья типично высокогорная, судя по многолетним наблюдениям, на указанной территории держится круглогодично, что обусловлено наличием здесь зимовок туров, оленей, зубров, кабанов и постоянным обитанием этих видов в другие сезоны года. Таким образом, даже поверхностный обзор участка обитания дает основание считать его относительно полной экосистемой, где представлены все основные компоненты: крупные хищники (волк, медведь), микропопуляции или фрагменты популяций копытных, растительные группировки, луговые и лесные ассоциации.

Поскольку описываемая экосистема представляет собой определенное единство, связанное взаимодействующими компонентами, сделана попытка проследить эти связи через хищники.

### Участок обитания

Четкие границы участка начинают проявляться уже с конца марта — начала апреля, в предлоговишный период, т. е. перед шествием волчицы. В этот период происходит разделение семьи. Переярки отходят от пары матерых и держатся в со-

седнем урочище или на периферии участка, хотя, судя по следам, продолжают контактировать с матерями. Начинается территориальное перераспределение членов семьи. Матери, занятые выращиванием щенков, занимают центральную часть участка, где расположены основные коммуникации: охотничьи тропы, водопой, места дневок, логово основное (выводковое) и «временные».

Логово используется волками для рождения и выкармливания малышей в первые 2—2,5 месяца жизни. Логово, найденное в разные годы, располагалось в дупле упавшей пихты, под корнями вывороченного ветром дерева, в расщелине скалы. Расстояние между ними не превышало 600 м. Обычно во второй половине лета (июль — август) семья покидает основное логово и переходит на новое место — «временное логово». Эти перемещения закономерны и не вызваны беспокойством со стороны человека. Места временного пребывания выводка на местности легко обнаруживаются по вою волчат, наличию большого числа тропинок к водопою, остаткам пищи, лежкам и пометкам, вытоптаным игровым площадкам. Размеры и конфигурация участка обитания в этот период зависят от многих факторов, но они значительно меньше осенних и зимних.

Перемещения матерей в логовничий период очень ограничены, а площадь осваиваемой территории не превышает 4,5—5,0 тыс. га. Звери придерживаются центра участка, где располагается логово, оттуда совершают кольцевые маршруты, контролируют основные миграционные тропы копытных. В этот период матери интенсивно метят территорию мочевыми (ольфакторными) метками, погребями: иногда в качестве меток применяются экскременты. Метки несут информационный характер и регулируют взаимоотношения разных семей. Американский исследователь Д. Мич, описывая поведение волков, сравнивает ольфакторные знаки с дорожным светофором: «метка старая — хозяин участка далеко, свет зеленый — можно идти на «чужую» территорию. Метка относительно свежая — будь внимателен — хозяин недалеко, — свет желтый. Метка свежая — хозяин рядом — опасность — свет красный». Подобная информативность меток особенно характерна ранневесеннему периоду. Ближе к лету интенсивность метения территории сокращается, метки утрачивают свое информационное территориальное значение и сохраняют лишь информационное значение как средство общения между особями.



Начиная с середины апреля, зона активности матерых расширяется. Хищники посещают лавинные русла, где обнаруживают и утилизируют трупы погибших в течение зимы туров, серн и других животных, специально в этот период охотятся мало, как бы давая копытным передышку после зимы. Аналогично ведут себя и перьярки, которые обретая самостоятельность, но еще не овладев приемами охоты, не проявляют активного хищничества.

Перемещения волков по участку обитания связаны с поиском добычи, поэтому маршруты пролегают по местам наиболее вероятной встречи с жертвами: по хребтикам, опушкам, долинам рек, ручьев, с посещением солонцов. Следуя маршрутом, хищники непременно посещают места прежних удачных охот. Тропления показывают высокую «организованность» в выборе путей перемещения по охотничьему участку. Так следуя маршрутом волков из указанной семьи на переход по тропе волков от логова в альпийскую зону (расстояние около 3,6 км) человек затрачивает 50 — 55 минут. Аналогичный подъем по произвольному маршруту занимал около полутора часов. Примечательно, что используя тропу волков наблюдатель за 3 часа встречал от 5 до 15 оленей и несколько кабанов. На произвольно выбранном маршруте за это же время более 5 — 6 животных встретить не удавалось. Для своих переходов и поиска добычи, волки используют тропы копытных, горные хребтики, просеки и другие удобные для передвижения места, которыми пользуются постоянно. Таким образом, на участке обитания семьи формируется постоянная сеть троп, которую звери хорошо знают и с учетом суточных потоков воздуха рационально используют.

Обычно в середине июня происходит первые перемещения выводка во «временное логово». Например, в 1981 г. они датированы концом июня, в 1982 г. началом, а 1984 и 1986 — серединой месяца. Расстояние, на которое перемещается выводок, варьировало от 400 м до 2 км. При этом семья ведет себя довольно скрытно. Так в 1981 г. выводок переместился всего на 500 м выше по склону хребта Джуга, где в конце апреля погиб взрослый зубр. Волки, а их было 4 (два матерых и два прибылых), устраивали дневки в 100 — 150 м по склону ниже трупа зубра. Перемещения их были ограничены участком площадью 5 — 7 км<sup>2</sup>. Лишь матерый самец дважды за 7 дней — 21 и 28 июня проходил по тропе в район покинутого основного логова, оставляя метки в традиционных местах мечения границ участка. Наличие пищи было одной из



причин низкой активности волчьей семьи. Подобные ситуации нами отмечались и раньше, при зимних троплениях стай. При этом создавалось впечатление, что волки покинули участок обитания и только пограничные метки свидетельствовали о их присутствии. Кроме пары матерых и их потомства на участке держались два переярка. Следы их пребывания регистрировались в 6—7 км от центра активности матерых. В район логова они не заходили, но интенсивно обследовали долину р. Уруштен выше впадения в нее реки Аспидной. Периодически они проходили по тропе к местам, где материй оставляя погребы и ольфакторные метки, но вглубь участка не шли, а неизменно возвращались обратно или изменяли маршрут. Поскольку, переярки обычно держались парой, их следы легко идентифицировались. Аналогичная ситуация повторялась и в другие годы, когда в семье было 2—3 прибылых и 2—3 переярка. При этом волки как бы двумя группами использовали участок обитания, дифференцируя нагрузку на группировки копытных.

В июле—августе семья перемещается в новое «временное логово» — ближе к субальпийскому поясу, куда в это время смешаются копытные. Контакты переярков с матерыми и прибылыми происходят чаще, а в конце августа—начале сентября семья объединялась вместе. Можно полагать, что по мере взросления щенков и способности их более широко перемещаться по участку, отношение матерых к переяркам изменится, а семья как бы восстанавливается. Процесс этот, видимо, важен, как для самой семьи, так и популяции в целом, поскольку происходят перестройки не только пространственной, но и экологической структуры популяции, обусловленные аналогичными изменениями у копытных.

В сентябре—октябре семья возвращается в район «основного логова», как бы завершив обход территории охотничьего участка. На основании многолетних наблюдений установлено, что весной: в апреле—мае на северо-восточных склонах хр. Джуга копытных почти нет. На восточных и южных — звери концентрируются по выгревным склонам. В это время волкам от логова до мест вероятной встречи копытных необходимо пройти 2—4 км. Позже, в июне и июле по мере схода снега и сезонного развития растительных сообществ копытные (в основном олени) поднимаются выше. Расстояние от логова до мест их концентрации удваивается. Волчата к этому времени уже способны перемещаться и выводок переходит на новое место — ближе к объекту питания. В авгу-

сте — сентябре копытные начинают осваивать северные и северо-восточные склоны гор, где вегетация растительности начинается позже, сюда же перемещаются и волки.

Таким образом, сезонное развитие растительных сообществ определяет в первую очередь территориальное размещение копытных, вслед за которыми перемещаются волки. При этом семья в течение года совершает как бы полный обход всей территории участка обитания, поэтапно используя одну из его частей на протяжении определенного времени. За этот период волки охотятся на все виды копытных или утилизируют остатки погибших от неблагоприятных погодных условий и лавин животных.

Зимнее освоение территории участка определяется в основном наличием и глубиной снегового покрова. Для примера приведем зимние наблюдения 1983 года. В феврале — марте на участке держалась пара матерых и два переярка (годовалый и двух — трехлеток). Матерые находились в стадии гона и широко перемещались по участку. Самец при этом интенсивно мегил территорию, оставляя урину через каждые 400 — 500 м. Переярки сопровождали матерых, следуя их маршрутом, но в 200 — 300 м выше или ниже по склону. За 10 дней февраля волки обошли почти всю доступную часть участка, посетив при этом даже места, где копытных не было. После этого волки возвратились в район логова.

Глубина снегового покрова в районе поляны Бурьянистой была 30 — 40 см, на Челепсах — 40—50 см, а у устья р. Синой — около одного метра. Склоны гор южной экспозиции местами были лишены снега и служили местами выпаса оленей, зубров, туров, сюда же поднялись кабаны. Снег в поясе пахтового леса хотя и был глубоким, но достаточно плотным. Волки успешно передвигаясь по нему, проваливались на 3 — 5 см. Олени и зубры оставляли след глубиной до 15 — 20 см. Перемещаясь по хребтикам, они пробили торные тропы на выгривные склоны. Хищники тяготели к долинам рек и были временно изолированы снежным барьером от копытных, придерживающихся более высоких мест. Такое размещение копытных и хищников оказалось не случайным. При обследовании долины реки Уруштен всего на трехкилометровом маршруте были обнаружены три места гибели копытных от волков (два кабана и олень): при многодневном троплении семьи волков выяснилось, что обследуя территорию, волки контролировали участок, ограниченный поймой реки. Все копытные, попавшие в такую зону контроля, преследовались ими, и в четырех

случаях из 9 стали жертвами. Видимо волки в данной ситуации имели преимущества, которые успешно реализовали. Вместе с тем, они, пересекая хребтики, по которым ходили вверх-вниз копытные, не делали попыток подняться на выгривые склоны и охотиться там.

Кабаны, обнаруженные на хребте Бурьянистом, держались верхней кромки пихтового леса, откуда выходили кормиться на «выдува» в альпийском поясе. При ежедневно повторяющихся снегопадах они постоянно поднимались выше, сокращая при этом переходы от мест дневок до кормежки до 200—400 м. Парадоксальное, на первый взгляд, явление — подъем копытных при увеличении глубины снегового покрова вверх — можно расценить как адаптацию к суровым сложным условиям среды обитания. Можно полагать, что такой сдвиг в поведении позволил микропопуляции кабанов не только освоить высокогорья, но и успешно выжить в условиях, близких к эстремальным. Основная масса зимующих на участке оленей держалась в средней части пихтовых лесов на высоте 1500—1700 м над уровнем моря, где после обильных снегопадов было много корма в виде лишайников на упавших пихтовых сучьях. Отсюда по хребтам олени выходили на свободные от снега выгривые склоны, где использовали запасы растительности субальпийских и альпийских лугов. В пойму реки спускаются обычно ослабленные или больные животные, которые элиминируются из популяции.

Зима 1986—1987 гг. отличалась большой снежностью и суровостью, что существенно отразилось на сезонно-стациональном размещении копытных и внесла коррективы во взаимоотношения хищник — жертва. Так, по данным метеопоста «Джуга», средняя температура воздуха с декабря по март изменялась в небольших пределах:  $-4,2^{\circ}$  в декабре;  $-4,6^{\circ}$  — в январе;  $-3,9^{\circ}$  — в феврале и  $-5,3^{\circ}$  — в марте. Минимальная величина:  $-17,2^{\circ}$  отмечена 26 февраля. Снежный покров нарастал с декабря (средняя высота 53,1 см) по февраль (116 см). В марте снег уплотнился и высота его снизилась до 108 см. Вместе с тем, распределение снегового покрова и его плотность в разных участках были неодинаковыми. Доминирующие юго-восточные и южные ветры способствовали перераспределению снегового покрова не только на открытых местах и лесных полянах, но и на склонах, покрытых лесом. В субальпийском и альпийском поясах гор образовались достаточно большие площади выдувов (мест, свободных от снега), которые использовались копытными как зимние пастбища.

Специального обследования всей территории в зимний период не проводилось, что лишает нас возможности детального обсуждения вопросов стационального размещения и особенностей использования территории. Имеющиеся фрагментарные наблюдения свидетельствуют о том, что волки преимущественно сократили площадь охотничьей территории. Их следы регистрировали в основном в пределах лесного пояса и по долине р. Уруштен. Это, видимо, обусловлено как состоянием снежного покрова с одной стороны, так и размещением копытных — с другой. Так, зубры (7 особей) почти весь зимний период держались на Бурьянистом хребте, периодически спускаясь на поляну Бурьянистую и в лесной пояс по левобережью р. Уруштен. Там же отмечались следы пребывания оленей, которые совершали миграции вверх — вниз по хребтикам, спускающимся с Бурьянистого хребта к р. Уруштен. Кабаны регистрировались преимущественно в зоне пихтового пояса на высоте 1500 — 1800 м. н. у. м. Лишенные возможностей мигрировать вниз из-за глубокоснежья, они держались на ограниченных участках, по опушкам лесных полян, небольших ручьев. Поскольку плотность снежного покрова под пологом леса невелика — 0,35 — 0,45 г/см<sup>3</sup> — волки в места обитания кабанов не поднимались.

Туры и серны были рассредоточены по выгревным склонам хр. Джуга, часть зверей спустилась по скалистым выходам в лесной пояс.

Постепенное накопление снега в горах с декабря и достижение высоты, превышающей 100 см в феврале, способствовало созданию экстремальных условий для кабана, отчасти оленя и зубров. Если последние два вида имели возможность мигрировать вниз по мере увеличения снежного покрова, то реакция кабанов была несколько иной. В прошлые годы по мере накопления снега кабаны поднимались выше, ближе к субальпийским лугам, где на выдувах и выгревах находили достаточное количество пищи для своего существования. В анализируемую зиму такого явления не отмечалось. Резкое увеличение высоты снежного покрова в третьей декаде декабря — до 97 см, сохранение этого уровня на протяжении всего января и увеличение его до 120 см в феврале ограничили перемещение животных в пределах 100 — 150 м<sup>2</sup>. Кабаны, испытывая недостаток корма, перешли на питание корой пихты. Можно полагать, что питательная ценность этого вида пищи очень низка, поскольку один зверь, обглодав кору с 6—7 деревьев диаметром около 1 м на высоте 1,0 — 1,3 м, по

гибал. При обследовании территории весной (апрель) зафиксировано 7 мест гибели взрослых самцов возрастом от 3 до 8 лет. Интересно отметить, что самки с подсосками (сеголетков не отмечено) держались несколько ниже и тяготели к ручьям, где питались корнями, остатками растительности. Гибель их, видимо, была менее значительной, поскольку при обследовании мест их обитания трупов не обнаружено. Все встреченные животные (22) были внешне сильно истощенными, но активными и быстро убежали при появлении человека. Близкая ситуация наблюдалась в бесснежную, но суровую зиму 1972—1973 гг. в районе Умпыря. В начале февраля при полном отсутствии снега морозы достигали отметки  $-40^{\circ}$ . Почва промерзла на 5—7 см, встала река Лаба, льдом покрылись многочисленные ручьи. Кабаны оказались лишенными всякой пищи, они стали формироваться в крупные гурты, отмечались случаи каннибализма. Волки в сложившейся ситуации были малоактивны и почти не охотились. Кабаны гибли от истощения, но основной отход составляли молодые особи. В зиму 1976—1977 гг. из популяции элиминировались крупные секачи, которые после гона не успели восстановить истраченные энергетические ресурсы.

Можно полагать, что гибель кабанов от бескормицы началась с конца февраля и продолжалась весь март. Это косвенно подтверждается активностью медведей, которые после выхода из берлог 10—15 марта начали утилизировать остатки погибших животных и убивать еще живых, но сильно ослабленных.

Волки в этот период держались в северо-западной части участка от Челепсов до Туровой Крепости с выходами на Бамбак, где всю зиму сохранялись большие участки, свободные от снега.

В целом, зима отличалась многоснежностью и достаточно высокой суровостью с сохранением отрицательных температур практически на протяжении трех месяцев. Показательно, что хищники в этот период не определяли территориального распределения копытных, хищничество их носило скорее компенсаторный характер, поскольку ослабленные бескормицей животные погибали естественной смертью.

Весна 1987 г. была затяжной и холодной с большим количеством атмосферных осадков. Наличие снегового покрова способствовало неравномерному территориальному распределению животных. Так, по данным метеопоста «Джуга», средняя температура воздуха в апреле составила  $-0,114^{\circ}$ , а

в мае — всего 6,7°. Вегетация растительности сильно задержалась.

При обследовании территории в апреле следы волка встречены только в районе р. Озерной, причем зверь только дошел до поймы реки и возвращался по пихтовому лесу в долину р. Уруштен и междуречью Б. и М. Челепсинок. Следов пребывания хищников в районе поляны Бурьянистой по долине р. Уруштен до устья р. Синой и по долине р. Аспидной не было. Это дало основание предположить, что в семье «Уруштен-2» или произошли количественные и качественные изменения, или семья изменила последовательность освоения охотничьего участка в связи с размещением копытных. Вместе с тем, в это же время (10 — 18 апреля) отмечено начало массовой подвигки оленей вверх. Олени вдоль склона хребта Бурьянистого поднимались от устья р. Бамбачки, Челепсинок к поляне Бурьянистой, где на выгравных склонах снега уже не было.

Летом (май — август) центр активности семьи в отличие от прошлых лет сместился в междуречье Большой и Малой Челепсинок ближе к пастбищу Бамбак. Основной охотничий маршрут проходил от устья М. Челепсинок вверх по хребту к Туровой крепости и далее до пастбища Бамбак. Заходы волков по долине р. Уруштен до поляны Бурьянистой, устья р. Аспидной и выше не отмечались. Судя по размерам отпечатков следов в семье «Уруштен-2», произошла замена или одного из матерых, или обоих (самца и самки). Состав семьи также отличался от прошлых лет, кроме пары взрослых зверей и пары прибылых отмечен след самки переярка. Таким образом, за последние 5 лет на участке держалось всего 5 волков. Вместе с тем, следует отметить наличие волчьих семей на сопредельных участках. Одна семья осваивала верховья р. Туровой, поднимаясь до перевала Аспидного. Другая — из Кабаньей балки — Порт-Артура — постоянно посещала пастбища Бамбак. Хребет Мастакан и Орлиный осваивала третья семья, члены которой отмечены нами в августе на правом берегу р. Уруштен — ниже и выше устья р. Озерной. Можно полагать, что волки соседних семей контактировали между собой, но соблюдали территориальную независимость.

Существенных изменений в освоении участка обитания волчьей семьи в осенне-зимний период (сентябрь — декабрь) не отмечено. Следы пары матерых зарегистрированы 29 ноября и 1 декабря в районе Туровой крепости и на склоне Джу-



га по правому берегу Большой Челепсинки (наблюдения А. В. Ромашина). В пихтовом лесу ниже метсопоста «Джуга» в ноябре и декабре отмечены следы и вой переездки и пары прибывших. Таким образом, волки уже с начала зимы стали осваивать лесную зону участка обитания, значительно меньшую по площади в сравнении с ранее используемой. Можно полагать, что такое использование участка было и раньше, или обусловлено ранним выпадением снега (1 декабря 8—10 см) и откочевкой копытных с высокогорий в лесной пояс.

1989 год внес существенные коррективы в освоение территории членами волчьей семьи. Уже в апреле было выявлено нахождение на участке дочерней семьи. Волки резко изменили стереотип поведения, образовались две автономные зоны активности и взаимных контактов. Ситуация приблизилась к имевшей место в 1972—1974 гг. Но тогда основная семья занимала участок от поляны Бурьянистой до устья реки Синой, а дочерняя — район Челепсов. Участок между поляной Бурьянистой и речкой Озерной был «буферной зоной», куда волки изредка заходили, но, как правило, не охотились.

Первые признаки разделения территории между семьями намечались уже в марте, когда при авиаоблете территории зарегистрированы две группы волков: пара выше устья Имеретинки, четыре — в районе лагеря Уруштен. Первоначально разделение семьи было принято, как естественное сезонное освоение участка обитания, но, судя по оставляемым пограничным меткам р. Хрустальная, направленной хода зверей и их идентификации по размерам следа, было установлено, что это разные группы. Центр активности семьи «Уруштен-2» — материнской — сместился к междуречью Большой и Малой Челепсинки. Волки чаще стали ходить в район хр. Парныгу и пастбища Бамбак. Матерый периодически (раз в десять дней) в мае и июне подновлял метку на хребтике 51-го км тропы, заходил на Бурьянистую поляну.

Дочерняя семья держалась выше, центр активности охватывал долину р. Синой. Изредка волки спускались в долину Уруштена, два раза следы их отмечены по Имеретинке, но визиты были, видимо, краткими поскольку звери возвращались обратно по своей тропе. 10—15 июля в долине р. Синой выше серного источника в пихтовом лесу на склоне хр. Хрустального регистрировали вой семьи: пары матерых и трех прибывших. Можно полагать, что одним из членов вновь сформировавшейся семьи был член семьи «Уруштен-2», ранее освоивший указанный участок. Ориентировочная площадь



осваиваемого ими участка была невелика — всего 5—7 тыс. га, что примерно, равно минимальной охотничьей территории, описанной нами для Западного Кавказа (Кудактин, 1978).

Материнская семья в это время регистрировалась в междуречье Большой и Малой Челепсинки. Основные охотничьи маршруты проходили по хр. Парныгу, пастбище Бамбак, отрогам Джуги. Заходы волков в долину р. Аспидной и район пос. Бурьянистой регистрировались редко — дважды в июле и один раз в августе.

По мере подрастания волчат на смежных участках обитания волчьих семей, вероятность пересечения охотничьих маршрутов должна нарастать. В этой связи интерес представляют формирующиеся внутривидовые взаимоотношения. По имеющимся наблюдениям в августе и сентябре на магистральной тропе Челепсы — лагерь Холодный от лагеря Уруштен до устья р. Имеретинки стали появляться территориальные метки волков (погребы), нехарактерные для этого времени. Можно полагать, что волки «выясняли» территориальные отношения и, хотя они могли быть членами одной семьи, объединения в крупную группу не происходило. Впервые на участке регистрировалось 12 волков разного возраста и пола, плотность достигла 1 особи на 1000 га. Сложилась нехарактерная ситуация. Можно предположить, что хищники должны были активно контролировать своих жертв не только путем прямого преследования, но и формирования у них пространственной структуры.

В апреле 1990 г. на контрольной территории держалось пять волков: два взрослых самца, перерок, матерая самка и некружная волчица. Матерый самец, как и прежде регистрировался в районе Большой и Малой Челепсинки. 15—20 апреля по тропам и у пограничных меток отмечены его следы. Самка по участку не перемещалась, что дало основание предположить о наличии щенков. Судя по концентрации следов матерого (направления ходов) логово вновь было на левом берегу р. Уруштен на второй террасе, где оно располагалось в 1983—1985 гг. По долине р. Аспидной отмечался след небольшого волка (9 × 6,5 см), который держался долины и обследовал лавинные русла хр. Б. Джуга у Аспидного перевала. Следы крупного самца и самки-переряка встречены в это же время в верховьях р. Синей. Волки шли походом и, судя по манере хода, были «чужими». Пройдя магистральную тропой, они ушли в сторону р. Грустной. Следы другого прибылого волка отмечены в среднем течении р. Имеретинки.

Волк спустился со стороны хр. Хаджибей, где снега уже не было, прошел по долине около полукилометра и ушел обратно. Вероятнее всего, это был зверь из семьи «Ачипста» или «Алоус». Заходы матерых волков из указанных семей в долину р. Имеретинки имели место и раньше (1975, 1977, 1981 гг.). Вместе с тем, за период существования заповедника в долине р. Имеретинки волки постоянно никогда не жили. щенки здесь не регистрировались.

Летом следы пребывания волков регистрировались по долине р. Уруштен и Сией, на Хрустальном хребте, по долине р. Аспидной. Центр активности семьи находился в междуречье Большой и Малой Челепсинок, откуда волки совершали охотничьи маршруты. Детально перемещение выводка из основного логова в первое и второе «временное» не прослежено. Имеются лишь свидетельства о нахождении матерых и щенков в сентябре и октябре. Так, 2 сентября семья из пары матерых и трех прибылых отмечена выше Туровой Крепости по р. Б. Челепсинка. Через три дня следы такого же состава и вой регистрировали выше Аспидного балагана. По долине р. Сией в это время отмечен еще след одного крупного волка. По долине р. Имеретинки следов пребывания волков не отмечено. Следы семьи вновь зарегистрированы в начале октября в лесном поясе по долине р. Аспидной. Если это тот же выводок, который осваивает описываемую территорию, то использование охотничьего участка идет по ранее описанной схеме. При этом возникшее возмущение в 1988—1989 гг. из-за появления дочерней семьи снято. Часть волков, вероятно, эмигрировала за пределы участка, поскольку изъятие не проводилось. Саморегуляция состава семьи могла произойти в зимний период, когда трофические связи обострились, а ограниченная территория привела к повышенному антагонизму между основной семьей «Уруштен-2» и дочерней.

Сезонные перемещения семьи по охотничьему участку не хаотичны, а направлены на сохранение его территориальных границ поддержки коммуникаций и равномерную его эксплуатацию. При этом звери выбирают маршрут таким образом, чтобы избежать встреч с членами соседней семьи. Срок обследования отдельных частей участка и всей территории в целом варьирует от нескольких дней до нескольких недель и месяцев и зависит от ряда факторов: наличия добычи, плотности популяции самих хищников (соседних семей) сезона года, степени преследования. В горах, где перемещения зверей ограничены рельефом, период обследования участка пло-

щадью 100 км<sup>2</sup> составляет 5—7 дней. Выходы за пределы своего охотничьего участка для матерых зверей обычно явление редкое. Переярки в период формирования брачных стай и начале лета после распада семьи могут широко кочевать и выходить за пределы участка обитания родителей. Например, волк переяроч, помеченный в ноябре 1976 г. в Кавказском заповеднике в апреле был добыт охотниками в 120 км от места мечения по прямой. Существование жестких территориальных границ и периодические посещения их позволяют осуществлять межсемейные контакты и поддерживать стройную пространственную структуру. Между участками обитания семей формируются своеобразные зоны покоя, названные американским зоологом Д. Мичем (1977) «буферными зонами». Буферные зоны имеют различную ширину и конфигурацию, они регулярно посещаются членами разных семей, в их пределах располагаются обычно общие информационные ольфакторные метки. В «буферных зонах» волки обычно не охотятся даже при наличии там большого количества копытных, видимо это обусловлено прежде всего, вероятностью встреч с «чужими» волками, знанием местности. Хотя волки могут охотиться практически по всей территории участка, этого, как правило не бывает. Редко они преследуют копытных вблизи логова и у границ участка. Вместе с тем, в пределах охотничьего участка существуют места наиболее благоприятные для охоты, где особенности рельефа местности способствуют успеху. В горах это крутые склоны с выходом скал, глубокие балки с ручьями, камнепады и осыпи, буреломы, надувы снега и другие неудобные для перемещения копытных места. Участки территории, где охоты волков завершаются регулярно, нами названы «Волчьими загонами». О характере использования таких загонных мест можно судить по следующим наблюдениям.

21 мая 1972 г. при обследовании участка обитания волчьей семьи, внимание привлекли вороны и сипы, которые спустились в долину реки Алоус ниже слияния с рекой Хаджибей. При обследовании поймы реки в том месте были найдены остатки 7—8-летнего оленя, погибшего от волков 10—15 дней назад, здесь же в 20 м ниже по течению реки обнаружен олень-самец, убитый 1—2 дня назад. Труп первого оленя был съеден наполовину. Поблизости были найдены две хорошо заметные волчьи тропы и остатки семи оленей, погибших от хищников раньше. Некоторые кости (передние лопатки и нижние челюсти оленей) были уже полуистлевшими и позе-

леневшими, что свидетельствовало о их давности. Спустя 1,5 месяца при обследовании «волчьего загона» на реке Алоус найдены остатки самки-олени, погибшей от хищников 2—3 дня назад. 3 сентября 1972 г. наблюдали охоту матерого волка на самку-олени, волк преследовал олениху от солонца по речке в направлении волчьего загона. Хищник не достиг жертву, олень ушел в гору. Там же 18 сентября волки ночью убили полуторогадовавшую самку олени. Утром следующего дня наблюдали семью волков (пару матерых и трех припрытых), шедших от жертвы на дневку.

С октября 1972 по май 1973 г. волки в районе «Волчьего загона» убили 8 оленей, еще одного в мае и начале сентября.

На участке контрольной семьи «Уруштен» остатки жертв чаще отмечались у устья рр. Аспидной и Берложной, в нижнем течении Большой и Малой Челепсинок, в балке Глубокой. Попытки других «загонов» на участке обитания семьи результатов не дали. Однако из этого не следует, что волки за пределами указанных мест не охотятся вообще. Случаи гибели копытных от хищников отмечены и в других частях охотничьего участка, возникновение «загонов» определяется просто особенно благоприятными условиями охоты, прежде всего строением рельефа. Например «волчий загон» семьи Алоус располагался в непосредственной близости от солонца, т. е. места концентрации копытных в основном оленей. Широкая (250—300 м) долина реки Алоус, заросшая черемухой, постепенно сужаясь, переходит здесь в своеобразную воронку (30—40 м) с крутыми обрывистыми склонами. Это место по топографии можно сравнить с гигантским рыболовным неводом. Попавшее в такое место копытное — олень, кабан, становятся уязвимыми и обычно погибают от хищников. Места успешных охот на участке «Уруштен» носят иной характер, в одном случае это прижим скалы у реки, в другом естественная крупнокаменная осыпь, в третьем обрыв 10—15 м высотой, упав с которого копытные ломают ноги. Хотя «волчьи загоны» существуют на протяжении ряда лет, они не постоянны и в процессе изменения территориального размещения копытных, волки осваивают новые места успешных охот. Так, на контрольном участке, после многолетнего перерыва возобновили закладку соли на одном из бывших солонцов. Для удобства соль стали доставлять к месту закладки вертолетом. Поскольку пригодная для посадки вертолета площадка располагается между основным лесным массивом и березовым криволесьем, солонец сместили ниже

прежнего всего на 300 м. В первый же год после закладки соли вблизи обнаружены погибшие от волков туры и олени. При анализе ситуации оказалось: что турам для посещения солонца необходимо пройти через березовое криволесье и таким же путем возвратиться к ближайшим выходам скал, где они неуязвимы для хищников. Частые туманы и господствующие направления ветра в совокупности с особенностями рельефа, позволили волкам успешно охотиться на туров. Хищники быстро адаптировались к изменившейся обстановке и в районе искусственного солонца образовался «волчий загон». Таким образом, минимальное антропогенное вмешательство в экосистему (закладка солонца) без детального анализа экологической ситуации привели к сдвигу в существующих межвидовых взаимоотношениях, а через них и взаимосвязей всей экосистемы.

### Нетерриториальные волки

Популяции волков в большинстве своем состоят из территориально разобщенных групп (семей), большую часть года придерживающихся определенных территорий (Сабанеев, 1977, и др.) и размножающихся «нетерриториальных» особей. Вопрос, какие особи входят в число нетерриториальных и какой образ жизни они ведут, в литературе освещен недостаточно, хотя о наличии таких зверей указывают многие исследователи (Макридин, 1959, Мич, 1970).

Многолетние наблюдения за контрольными волчьими семьями в заповеднике показали, что с момента рождения молодняка (апрель — май) и до октября, когда формируются стаи, переярки и размножающиеся взрослые придерживались периферии охотничьих участков матерых зверей или «свободной» территории. Часто эти звери объединялись в группы по 2 — 5 особей, что позволяло отличать их от территориальных размножающихся зверей.

Американские зоологи, рассматривая структуру волчьих популяций, отмечают стайных и одиночных бродячих зверей. Последние ведут кочевой образ жизни и жестко преследуются территориальными животными.

Существует мнение, что число нетерриториальных волков находится в прямой зависимости от плотности популяции и наличия свободной территории.

Нетерриториальные звери чаще регистрировались в глубоких урочищах заповедника, где вмешательство в экоси-

стему или минимально, или снято вообще, и на его периферии у мест выпаса домашних животных. Территория, используемая ими по площади значительно превосходила участок обитания 2—3 семей.

Так, на пастбище Большой Бамбак, где ежегодно выпасается 5—6 тыс. голов крупного рогатого скота, ежегодно регистрируется присутствие 3—4 выводков и несколько одиночных зверей. По сообщениям пастухов в июле—августе 1975—1976 гг. случаев нападения волков на скот не было.

Аналогичная ситуация сохранялась и в другие годы. Почти ежедневно в одном из гуртов от травм и болезней погибало одно животное. Павших животных пастухи обычно оставляли на «съедение» волкам и птицам-некрофагам. Обилие падали, видимо, не только привлекало волков в указанный район, но и было одной из причин «миролюбивого» отношения их к домашним животным.

На высокогорном пастбище Умпырь, так же прилегающем к территории заповедника, в августе—сентябре 1972—1976 гг. положение было иным. Здесь выпасалось около 4 тыс. овец и крупного рогатого скота. На овец, даже при наличии сторожевых собак, волки нападали почти ежедневно, как ночью, так и днем. Особое беспокойство причиняла стая из четырех взрослых волков. В районе пастбища, кроме указанной стаи, держались два выводка, логова которых были нам известны. В трех случаях удалось выяснить состав групп нетерриториальных волков. Так два волка из группы в 3 и 4 особи, убитые на пастбище Умпырь были 2—3-летними самцами и одной самкой, примерно двухлетней. В другом случае в стае, состоящей из семи волков, шесть из которых были убиты: оказалось три самца 2—3-летнего возраста, две самки двухлетки и самец матерый.

Нетерриториальными, видимо, могут стать и матерые волки, потерявшие щенков весной. Например, в мае 1975 г. в Апшеронском районе Краснодарского края из одного логова было взято 8 щенков, в другом, залитом водой после ливня, щенки погибли. Матерые из обеих семей в течение 5 дней интенсивно перемещались по своим участкам (регистрация следов, воя), после чего покинули это место. Следы этих двух пар появились в районе охотничьих участков лишь в ноябре. Вероятно, потеряв потомство, матерые волки вели кочевой образ жизни и фактически были «нетерриториальными». Следует отметить, что в описанном случае, территория, на которой жили волки, контролировалась охотниками и хищники



могли покинуть ее спасаясь от преследования. В дикой природе таких явлений может не быть и внутривидовые отношения строятся на другой основе. Кроме того, например в заповеднике при высокой плотности популяции «свободная территория» непременно была бы заселена. Можно полагать, что матери, лишившись потомства, ведут менее скрытый образ жизни, меняют объекты обитания, чаще нападают на домашних животных, широко кочуют, менее интенсивно метят территорию и охраняют гнездовой участок.

Поскольку «нетерриториальные» волки занимают обычно свободную территорию и часть охотничьих участков семей размножающихся, они поставлены в худшие кормовые условия, больше кочуют, являясь пионерами в освоении новых территорий, заполняют освободившиеся «ниши» в семьях, где погибают матери. Так, волк-перевалок, помеченный нами на территории заповедника в сентябре, в декабре убит в Преградненском районе Ставропольского края, примерно в 120 км от места метения. В другом случае, щенок, помеченный в логове под г. Алшеронском, обнаружен через два года в Туапсинском районе на расстоянии 130—150 км от места метения.

Возможности «нетерриториальных» волков, особенно молодых, добыть крупное животное — лося, оленя, кабана — значительно ниже, чем у матерых и стай. Это обстоятельство может быть одним из условий их тяги к общению (формированию группы) или к более легкодоступной добыче (домашние животные, свалки, скотомогильники). Обилие и доступность в указанных местах пищи повышает шансы выживания большего числа зверей, способствует изменению стереотипа поведенческих реакций, адаптациям к новым условиям среды обитания.

### Структура семьи.

Интенсивность освоения территории участка семьей определяется различными факторами, в числе которых не последнюю роль играет ее численный и половозрастной состав. За последние 10 лет в среднем на участке обитало 8 волков: из них 40% прибылых, 27,5% перевалков, 32,5% матерых. В разное время за пределы участка эмигрировало 20 волков. Отсутствие мечения не позволило, к сожалению, зафиксировать момент смены сначала одного, а затем и, видимо, второго матерого в контрольной семье. Достаточно достоверно пока можно констатировать формирование новой семьи и ее



распад, причем последнее произошло не по вине человека. Интересно отметить, что увеличение численности волков на участке произошло после суровой, многоснежной зимы, когда казалось бы имела место экстремальная ситуация, но эта ситуация была критической для копытных, но не для волков. Поскольку на участке обитания волков за описанный период никаких регуляционных мероприятий не проводилось, на ее численный и половозрастной состав оказали влияние элиминация щенков в раннем возрасте (от рождения до трех месяцев), гибель прибылых в первый год жизни, гибель переярков, эмиграция за пределы участка. Более стабильной единицей семьи остается пара матерых, как было условлено нами (Кудактин, 1978). При ее сохранении потеря других членов семьи быстро компенсируется рождением прибылых. Роль переярков более многогранна, они могут быть и резервом популяции, и генетическим фондом, и фактором естественного ограничения численности.

Вместе с тем, достаточно длительный ряд наблюдений за семьей волка, всроятно, претерпевшей глубокие социальные изменения дает основание поставить несколько вопросов: каков период флуктуации численности популяции при длительном относительно стабильном ее составе?

— какие факторы среды: трофические, абиотические внутри или межпопуляционные взаимодействия выступают в качестве гомеостатического механизма?

— какие последствия на экосистемы конкретного района (участка) заповедника может оказать исчезновение семьи волка?

В литературе известно достаточно примеров многолетней сопряженной динамики волка и копытных (Mech, 1970; Frenzel, 1971; Peterse, 1977 и др.). Но в описанных ситуациях, даже классическом труде Д. Мича (1970) о волках и лосях острова Айал-Ройал, рассмотрены взаимоотношения хищник — жертва в замкнутой островной экосистеме, где волки были лишены возможностей эмигрировать и взаимодействовать с другими стаями, хотя последнее на втором этапе наблюдений стало одной из причин резкого сокращения общей численности волков. В условиях Кавказского заповедника, где пространственные перемещения волков ограничены только в многоснежные зимы, эмиграция особей из семьи носит, вероятно, компенсаторный элиминации механизм. В то же время наличие «резерва» нетерриториальных волков поддерживает внутривидовые напряжения. Если это поло-

жене справедливо, то регуляционные мероприятия путем изъятия особей из популяции снимают эти напряжения, выводят популяцию из климаксного состояния, стимулируют ее рост, нарушают естественный ход эволюции.

### Волки и медведи

Кроме волков на участке их обитания постоянно держится небольшое число медведей. Часть из них живет здесь достаточно оседло, другие эмигрируют, третья проходит контрольную территорию по пути к зимним берлогам или в поисках наживочных кормов. Сезонное размещение и численность медведей определяют ряд экологических факторов: сроки и интенсивность вегетации растительности, наличие лавин и гибель в них диких копытных, урожай кормов в ранневесенние месяцы и связанные с ним миграции.

Поскольку медведи взаимодействуют с волками, копытными, растительностью, численный состав их в пределах стационара представляет определенный интерес, поскольку дает возможность более глубоко анализировать межвидовые взаимодействия. Для анализа состояния популяции выделяли группы: крупные особи (размер плантарной мозоли был 13,0 см), средние (12,5—13,0 см), мелкие особи (12,5 см) и фенотипы (Кудактин, 1983) или экоморфы (Лобачев и др., 1989). Для анализа взяты более информативные периоды жизни вида — апрель, май и июль — август. Апрель — период выхода из берлог и занятия индивидуальных участков доминантными самцами. В это время, кроме того, медведи концентрируются в долинах рек, по лавинным руслам, где утилизируют погибших зимой копытных, охотятся на новорожденных оленят, поросят, преследуют ослабленных животных. В июле — августе медведи ведут относительно оседлый образ жизни перед началом осенних миграций к местам наживки. В этой связи, сравнение состава части популяции, находящейся на определенной территории, представляет определенный интерес.

Динамика регистрации особей крупных, средних и мелких в апреле и августе в разные годы неоднозначна. Прослеживается тенденция сокращения числа крупных особей весной. Причин может быть несколько: общее сокращение численности популяции, эмиграции отдельных особей, более поздний приход зверей на контрольную территорию. Из указанных причин наиболее вероятна первая, т. е. прямое истребление зверей, откочесавших за пределы стационара к местам осен

ней наживровки. В то же время, в летние месяцы и общая численность, и состав населения медведей оказался отличным от весны. Если весной на участке в среднем держалось 4 медведя, то в августе их было 7. Показательны данные 1986 и 1987 гг., когда на участке держалось одинаковое количество зверей. Указанные годы были благополучными для медведя по кормам и звери не эмигрировали за пределы стационара или миграция носила узколокальный характер с небольшим размахом. Последующие годы отмечены сокращением числа медведей в весенние месяцы и увеличением в летние. Это может быть следствием притока зверей на стационар с сопредельных участков. Территориальное размещение медведей, несмотря на флуктуацию численности, существенных изменений не претерпело (рис.). Максимальное число медведей на участке было в 1988 г. — через два года после экстремально го по зимним условиям и благоприятным для хищников.

Фенотипический состав популяции, хотя и отражал структуру населения, оказался менее изменчив по годам. Среднее число зверей номинальной формы (А) и фенотипа (В) оказалось близким в летние месяцы и весной, когда на участке держалось примерно одно и то же число зверей.

Регистрация одинакового числа медведей разных фенотипов может быть показателем оседлости части зверей, что в общем подтверждается и общими данными встреч живогных без подразделения на фенотипы. Соотношение фенотипов весной изменялось: (А) — 66 — 80%; (В) — 33,4% и 20%. В августе, соответственно: 42,8; 60,0; 44,4; 45,5; 55,5% — для фенотипа (А) и 57,2; 20,0; 55,6; 54,5; 33,3%. В августе 1987 и 1990 годов зарегистрированы встречи медведей фенотипа (С) — редкого для северного макросклона Главного Кавказского хребта.

Количество встреч крупных медведей, соответствующих фенотипу (А), и особей данного фенотипа несколько различно. Это обстоятельство можно объяснить особенностями сбора и анализа материала. Общие сведения получены при регистрации следов животных различного размера, фенотипический состав — только на основании визуальных встреч.

Соотношение особей разного размера (возраста) и фенотипа на территории стационара по сезонам года близки к аналогичным для всей популяции: крупные особи — 18 — 23%; фенотип (А) — 60 — 66,5%; (В) — 33,4 — 43,2% (Кудактин, 1984; 1990). Таким образом, тенденции развития популяции в определенной мере отражаются в картине группи-

ровки зверей, обитающих в пределах стационара. В этой связи данные по составу популяции, полученные в ареале волчьей семьи, могут быть использованы для ориентировочной оценки состояния всей популяции.

### **Хищник — жертва. Охотничьи приемы волков**

Взаимоотношения волков и копытных многообразны, но в своей основе они трофические. Хищник преследует добычу с целью завладения ею и использования в качестве пищевого объекта. Потенциально жертвой хищника может стать животное разного возраста, пола, физического состояния. В природе однако такое случается довольно редко. Чаще имеет место соревнование между хищником и жертвой на силу, выносливость, происходят взаимные адаптации. Приемы охоты хищников на разные виды жертв постоянно совершенствуются, как и адаптации копытных к преследованию.

#### **Охота на оленей.**

Наиболее легкой добычей волка могут стать новорожденные олени, еще не способные к быстрому бегу и активной обороне. Волки, обитающие вблизи мест постоянного отела оленей, систематически обыскивают здесь высокотравье и режут оленят. Наблюдения в районе Умпыря показали, что с 25 мая по 10 июня волки ежедневно посещают места отела оленей. Каждое утро мы находили их свежие следы в зарослях папоротника по обеим берегам р. М. Лаба, где оленухи прятали новорожденных. О количестве поворожденных можно судить по ежегодным находкам здесь 20 — 30 оленят на площади 300 га. Поиск их волками, вероятно, был не менее успешным. Часто новорожденных мы находили на островах р. Малая Лаба. Сюда хищники не заходили, и в течение 7 — 10 дней после отела все оленята на островках оставались целыми.

При разыскивании оленят волки проявляют большую сообразительность и находчивость. Поиск их напоминает поведение охотничьей собаки, отыскивающей дичь. Хищник ходит зигзагами, тщательно обследует наиболее вероятные места, часто останавливается и следит за поведением оленухи, которая обычно не удаляется далеко от лежки олененка. Занятый поиском, волк теряет осторожность, и может вплотную подойти к неподвижно стоящему человеку. Найденного олененка, вес которого не превышает 8 — 9 кг, волк съедает на

месте или уносит. Место гибели оленят удастся определить лишь по сильно примятой растительности и остаткам жертвы (капли крови, клочки шерсти, копыта). За пять лет обследованный мест отела оленей найдены всего 6 следов гибели оленят: два на территории Умпырского зубропарка в 1973 г., одно в зарослях азалик на склоне горы Ахцархвы, три в долине Малой Лабы. Наиболее вероятно гибель оленят от волков в первые дни их жизни. Примерно на 12—15-й день после рождения молодые свободно следуют за самкой, а на короткие дистанции мало уступают им в беге.

Так, 7 июля 1977 г. в Умпырском зубропарке волк около пяти минут гонялся за 10—12-дневным олененком. Расстояние между волком и оленем было 25—30 м. Олень убегал зигзагами, делал круги. Хотя волк срезал углы и прилагал усилия догнать жертву, это ему не удалось. Примерно в двухнедельном возрасте самки уводят молодых на субальпийские и альпийские луга. Например, в упоминавшейся долине Умпыря, после 18 июня при самом тщательном обследовании мы не нашли оленят.

Охота волков на взрослого оленя начинается с поиска жертвы. Обнаружив оленя, хищник приближается к нему на возможно более близкое расстояние, после чего следует стремительный бросок. Так, 12 декабря 1972 г. автор наблюдал охоту группы из 4 волков на трех оленей. Две взрослые самки и теленок лежали на склоне г. Акцархва в пихтовом редколесье. В 50 м от оленей волки разделились на две группы, одна из них направилась вдоль склона хребта, другая вверх по склону. Особи, поднявшиеся выше оленей, с расстояния 40 м стали подкрадываться к ним ползком, нижние же шли шагом, как бы обходя возможную добычу стороной. Один из находившихся наверху волков, приблизившись к оленям на 10—12 м, атаковал жертву. Расстояние до оленя волк покрыл в 3 прыжка. Олень-самка, быстро поднимаясь с лежки, была сбита с ног и метров пять катилась вместе с волком. Затем, встав на ноги и оставляя кровавый след, она бросилась вниз по склону. В 300 м ниже первого броска хищники уже всей стаей настигли и убили жертву. Вторая самка и теленок к моменту нападения волков уже стояли, но внимание их было обращено на хищников, проходивших внизу. В момент атаки они бросились вниз и в сторону. Длина их первых пяти прыжков превышала 4,5—5 м. Через 100 м олени свернули вверх по склону горы, прыжки их сократились до 2,5—

3,0 м. Пробежав около 600 м, олени перешли на рысь, а вскоре пошли шагом, останавливаясь для кормежки.

Из 36 охот, последовательность которых полностью восстановлена по следам, минимальное расстояние, с которого хищники атаковали жертву — 10,4 м, максимальное — 180—200 м. Эти данные хорошо согласуются с наблюдениями охоты волков на лося и белохвостого оленя в США, где хищники приближались к добыче на 9 и даже менее метров (Мич, 1966, 1970). При неудавшейся попытке убить животное на коротке, т. е. в пределах 100—300 м от начала преследования, волки часто прекращали погоню и продолжали свой путь. Из 99 зарегистрированных неудачных охот только в 14 случаях волки преследовали жертву до 3—4 км. Четыре из этих животных были убиты, 10 остальных оставлены. Горный рельеф Кавказского заповедника с большим числом глубоких ущелий, распадков, осыпей и скалистых участков практически исключают возможность длительного прямолинейного передвижения, что, видимо, и определяет характер погони.

О стимулах, побуждающих волков к началу охоты, судить трудно. Случайные встречи их с копытными, особенно в местах, где плотность последних высока (места зимовки, солонцы и др.), часты. Сигналом к преследованию, видимо, служит бегство жертвы, поскольку в тех ситуациях, когда животное не проявляло страха и не пыталось спастись бегством, хищники оставляли его в покое. Например, 23 сентября 1973 г. (наблюдение лесничего восточного лесничества заповедника Н. А. Миргородского) взрослый волк сделал попытку приблизиться к отдыхавшему на альпийском лугу оленю-самцу. Когда расстояние между волком и оленем сократилось до 15 м, олень встал, опустил голову и бросился на волка. Хищник, быстро развернувшись, начал убежать. Олень преследовал врага до кромки ближайшего леса (около 400 м), после чего вернулся на прежнее место. Аналогичные случаи зарегистрированы нами в 1974 и 1975 гг.

Анализ охот волка в Кавказском заповеднике показал, что хищники обычно не пытались нападать на олсней, находившихся выше них по склону (18 наблюдений). Часто волки, начав преследование, прекращали его уже после первых прыжков оленя в гору.

Зависимость охотничьего поведения волков от соотношения позиций хищников и жертв на горных склонах вполне объяснима. Животное, в панике бегущее вниз по склону горы, неизбежно теряет способность к маневрированию, увели-



чивается вероятность его столкновения с деревьями, пнями или повреждение конечностей на каменистых россыпях. Это подтверждается следующими наблюдениями у оленя самца, убитого волками 21 мая 1974 г. на р. Малая Лаба, была вывихнута передняя правая нога, олень бежал вниз. Погибшая от волков 23 сентября 1973 г. в устье р. Аспидной олень-самка имела на груди и правом плече кровоподтеки и гнойники размером 6 × 3 см, которые могли быть лишь результатом ушибов о деревья и камни. Перелом обеих ног был обнаружен у оленя-самки, зарезанной волками 12 февраля 1972 г. на реке Умпырь; животное также спускалось вниз.

Эти факты показывают, что волк, преследуя жертву, бегущую вниз по склону, получает определенные преимущества, которые во многом предрешают исход охоты. Когда же возможная добыча пытается спастись, уходя, вверх по склону горы, то между хищником и жертвой возникает состязание на силу и выносливость. Поэтому, справедливо полагает Д. Миш (1970) волки, создавая «испытательную ситуацию», как бы оценивают физические возможности жертвы, ее способность к активной обороне или степень выносливости при погоне. Вверх по склону способно бежать только здоровое и сильное животное; ослабленные болезнями и имеющие какие-либо физические недостатки, предпочитают убежать вниз.

Наблюдения показали, что существенную роль в успехе охот имеют естественные водные преграды. В зимний период замерзшие реки и озера являются местами наиболее успешных охот хищников (Формозов, 1946). Летом их роль несколько изменяется. Например, в августе 1968 г. лесник Н. И. Митрофанов наблюдал на реке Большая Лаба, как, спасаясь от преследовавшего ее волка, оленуха зашла в реку, ширина которой здесь не превышала 20 м, а глубина, судя по росту оленя, была не более метра. Несмотря на быстрое течение, олень мог стоять в воде. Волк предпринял четыре попытки атаковать жертву в реке. Малая глубина у берега позволяла хищнику приблизиться к оленю на 10—12 метров, дальше он плыл. Как только волк входил в воду и начинал плыть, оленуха делала несколько шагов вверх по течению реки, хищник при этом неизменно проплывал ниже. При четвертой попытке, когда волк проплывал особенно близко, оленуха пыталась ударить его передней ногой. Эта попытка была последней, волк, выйдя из воды, отряхнулся и скрылся в лесу.



Случаи спасения оленей от преследующих их волков в воде мы наблюдали 25 мая, 4 и 14 сентября 1972 г., 12 и 23 февраля 1978 г. на реке М. Лаба, 21 мая 1972 г., 16 — 18 сентября 1973 г., 16 мая 1977 г., 21 августа 1978 г. на реке Уруштен. В одном случае (16 — 29 сентября 1973 г. на реке Уруштен) волки неоднократно преследовали самку оленя, которая четыре раза спасалась от погони в воде. Так, 16 сентября 1973 г. в 19 час. 30 мин. два волка преследовали оленуху со стороны горы Хаджибей. Олень забежал в реку Уруштен и пробыл в воде 12 минут, волки на берег не выходили из-за присутствия человека, 17 сентября в 19 час. 10 мин. оленуха на большой скорости забежала в реку Уруштен и стояла в воде примерно 40 минут, пока прошли три группы туристов. 18 сентября в 20 час. оленуха была вновь обнаружена в реке. О близком присутствии хищников можно было судить по ее поведению: она тревожно оглядывалась и шла в самое глубокое место реки.

Наблюдения 26 сентября: 18 час. 15 мин., с правого берега реки Уруштен на косу у устья реки Аепидной на большой скорости выбежала самка оленя, вслед за ней в 15 — 20 метрах сзади два волка. Оленуха с разбега бросилась в реку и пошла в глубокое место. Один из волков тоже бросился в воду, но из-за большой глубины и быстрого течения был вынужден переплыть реку и выйти на другой берег. Охота была прервана появлением людей. 29 сентября 1973 г. в 6 часов утра на месте описанных выше неудачных охот обнаружен труп оленухи (7 — 9 лет), убитой волками. Эти наблюдения дают основание полагать, что оленуха держалась здесь в течение указанных 15 — 20 дней. При этом она неоднократно и успешно спасалась от хищников в реке.

### Охота на кабана.

Приемы охоты волков на кабана несколько иные. Убить взрослого кабана-секача часто не под силу даже стае хищников, поэтому волки более охотно преследуют молодых животных.

Так, 23 мая 1973 г. в 15 час. 30 мин. на склоне хр. Уруштен автор наблюдал охоту пары волков на гурт кабанов. Свинья и шесть поросят примерно полуторамесячного возраста кормились на лесной поляне в 1 — 10 м от свиньи. На поляну в 20 — 30 м от кабанов вышли два волка. Встреча, видимо, не была неожиданной, так как свинья не проявила особого бес-

покойства, хотя поросята за несколько секунд собрались около нее. Один из волков начал обходить выводок по кругу, другой остался на месте. Когда волки оказались друг против друга, тот, который обходил жертву, сделал выпад в сторону кабачев. Свинья бросилась ему навстречу, в это время второй волк схватил поросенка и скрылся в кустах. Услышав визг поросенка, свинья устремилась за ним. Воспользовавшись отсутствием самки, первый волк также схватил одного из поросят и бросился бежать. Свинья собрала оставшееся потомство и торопливо повела его под полог леса в пихтовый молодняк. Была бы успешной охота, если бы в ней участвовал один хищник, судить трудно. В другом случае, в мае 1974 г. (наблюдение на отрогах Мастаканского хребта) волк в течение 20 минут сделал 8 безуспешных попыток схватить одного из семи поросят, которых охраняли две самки. Все атаки хищника были отрезаны, попыток нападения на взрослых животных не было. Случаи встреч двух самок вместе с поросятами в заповеднике не редкость (Дуров, 1974). Можно полагать, что временное объединение выводков кабанов является приспособлением к сохранению потомства.

В. П. Теплов (1938), оценивая темпы отхода поросят, отмечает, что их гибель нарастает довольно плавно и резко возрастает лишь на седьмом месяце жизни в октябре — ноябре, когда самки перестают охранять свое потомство.

Способы охоты на подсвинков и взрослых иные. 10 февраля 1973 г. на склоне г. Ахцархва по следам на снегу наблюдали, как пять волков после двух безуспешных попыток преследовать оленей, поднимались по хребту к скалам, где часто останавливались на дневку. Примерно в 600 м выше тропы Умышерь — Алоус волки обнаружили в 20 м от себя отдыхающих под пихтой шесть свиней. Хищники некоторое время топтались на месте, причем два из них ложились на снег. Затем группа разделилась: матерый и прибылой ушли влево и, как выяснилось позже, устроили внизу засаду; три других стали подниматься правее и вверх по склону горы, как бы обходя свиней стороной. Примерно в 15 м от жертв волки поползли. На снегу четко обозначились следы двух ползущих хищников, третий, видимо, полз сзади. Когда расстояние сократилось до 9—10 метров, свињи, вероятно, обнаружили врагов и встали. Здесь волки лежали несколько минут, так как снег был уплотнен сильнее. Затем свињи побежали вдоль склона, за ними бросились волки. Можно полагать, что волки не имели намерения догнать жертв, поскольку длина их прыжков не

превышала двух метров. Маршрут свиней проходил мимо двух волков, отделившихся от стаи раньше. При этом три кабана пошли по верхней тропе, два по нижней, один, видимо, секач, с лежки бросился вверх по склону горы. Верхние (тропе) прошли в трех метрах выше залегающих за упавшим деревом волков, но не были атакованы. Двое других, судя по следам, подсвинки, шли в 18—20 м ниже хищников и были атакованы. На седьмом прыжке (20—23 метра от места засады) волк, скорее всего матерый самец, сшиб одного из подсвинков. Оба зверя 10 м катились по склону горы, после чего кабан освободился от хищника и продолжал бежать вниз. Вслед за ним устремилась вся стая. На протяжении следующих 50 м волки уже всей стайей еще три раза атаковали жертву, остановили и убили ее.

В другом случае (17 февраля 1974 г.) волки убили 3—5-летнего, сильно истощенного кабана на левом берегу реки Цахэа. Из-за отсутствия снега не удалось проследить полную картину этой охоты, однако было выяснено, что в охоте участвовало четыре волка. Сначала они преследовали кабана по тропе и нанесли ему несколько ранений (на тропе остались клочки шкуры  $2 \times 2$  см и большие пятна крови). Но неизвестно, чем окончилась бы охота, но спасаясь от хищников, кабан подал в узкий проход между скалами, оканчивающийся тузиком, где и был убит. Судя по следам, кабан отразил несколько атак хищников, так как на земле кроме щетины валялись и клочки волчьей шерсти.

В 28 полностью прослеженных нами охотах, в 10 — кабаны спасались бегством, в 10 — волки атаковали жертву по 2—3 раза, после чего прекращали преследование, в 8 — кабаны не проявили страха, не убежали и были оставлены хищниками. Так, 14 января 1973 г. (тропление) два матерых волка поднимались вверх по склону горы Ахсархва. В зоне пихтового леса волки наткнулись на отдыхающего под пихтой секача. Судя по следам, волки находились от него в 10—12 метрах. Здесь хищники потоптались на месте, затем возвратились по своему следу 10 метров назад и по дуге радиусом 30 м обошли лежавшего кабана, который, видимо, их видел, но с лежки не вставал. Уже с другой стороны волки приблизились к нему на 12—15 м, но нападать не стали, а продолжали свой маршрут. Кабан поднялся с лежки лишь при нашем приближении к нему на 10 м. Судя по лежке, кабан поворачивался по ходу волков и все время был к ним мордой.

4 февраля 1973 г. (тропление) три волка встретили кормящегося секача на поляне Алычевой. Они обошли его по кругу радиусом 25 — 27 м, придерживаясь кромки леса и, не предприняв попыток к нападению, ушли.

При охоте на кабанов волки убивали своих жертв, определенным приемом — хваткой за бок около паха. Раны в этой области тела обнаружены почти у всех погибших кабанов, остатки которых нам удалось обследовать.

### Охота на туров и серн.

По данным В. А. Котова (1968), туры мало уязвимы для волка в условиях скального рельефа, на ровных же участках они уступают хищникам в скорости бега. Видимо, это одна из важных причин того, что туры всегда тяготеют к скалам. Однако стада взрослых туров не редко можно видеть на значительном от них удалении.

15 июля 1968 г. на горе Малая Джуга В. В. Дуров наблюдал охоту за турами. При приближении волка к пасущимся турам взрослые козлы сбились в стадо, образовав при этом замкнутый круг. Самки и козлята бросились к скалам. Волк преследовал их до начала скалистого участка, однако успеха не имел.

25 мая 1974 г. на Аспидном перевале найдены остатки тура самца (13 лет), погибшего от волков. По оставшимся на снегу следам и клочкам шерсти удалось установить, что тур был убит волками при переходе со скального участка хр. Аспидного на гору Большая Джуга. Расстояние между ближайшими выходами скал в этом месте превышало километр. Этого расстояния для стаи из 4 волков оказалось достаточно, чтобы догнать и убить жертву.

26 сентября 1976 г. в районе Дзитаку-Перевальная волки убили самца тура 6 — 7 лет. По сообщению лесника П. М. Сапельникова очевидца этого происшествия, удалось восстановить детали охоты. Ранним утром самки с сеголетками спустились к озерам, где имелись солевые источники. Ширина долины здесь 250 — 300 м, причем местность изобилует крупными валунами. Нападение на туров произведено с расстояния 30 — 40 м из-за камня. Длительность преследования, видимо, не превысила 150 м. Тур был убит в 20 метрах от скал горы Перевальной, куда ушли остальные животные. В охоте участвовало 4 хищника.

24 декабря 1976 г. лесники заповедника Г. И. Кулешов и А. И. Новоселов на горе Большая Джуга наблюдали охоту шести волков за стадом из 32 туров. Волки разделились на две группы. Два обошли стадо сверху, со стороны скал и сделали попытку атаковать. Туры побежали по тропе к другим выходам скал, где их в засаде ожидали четыре волка. Впереди стада шла старая коза. Не добежав до волчьей засады 15—20 м туры, как по команде, остановились и стали прыгать с 10—12 м обрыва на нижнюю тропу. Волки выскочили из засады, но прыгать вниз за жертвами не стали.

Гибель серн от волков зарегистрирована нами дважды: на отрогах хр. Ятыргварта в сентябре 1973 г. и на горе Лугань в августе 1975 г. Охоту волка на серн описывает И. В. Жарков (1959). Обычно серны мало реагируют на близость хищников — медведя или волка, полагаясь, видимо, на быстроту своих ног.

В августе 1967 г. опытный лесник заповедника П. Г. Елчин наблюдал на хр. Ятыргварта охоту волков на серн. Два волка поднялись на альпийский луг, где паслись шесть серн. Один из хищников залег за камнем в 400—500 м по пути передвигавшихся животных. Второй через 5—10 минут стал медленно к ним приближаться, направляя их ход в сторону засады. Серны при приближении волка побежали вдоль склона горы и оказались в 15—20 м выше камней, скрывавших второго зверя. Последний бросился на них, но серны легко ушли от погони вверх по склону горы. Через 300—400 м они успокоились и начали пастись. Волк-загонщик подбежал к своему напарнику и укусил его за плечо, после чего пошел вслед за убежавшими сернами. Через 15—20 минут серны внезапно бросились вниз, одна из них упала. Момента падения наблюдатель не видел. Можно полагать, что волк, обойдя серн сверху, удачно атаковал одну из них накоротке. Оставшиеся пять серн, отбежав 400—500 м ближе к скалам, тревожно посвистели и начали пастись. К волку, убившему серну, стал приближаться второй. Когда расстояние между волками сократилось до 10—15 м, хозяин добычи оскалил зубы и выступил навстречу неудачливому напарнику. Столкновения между хищниками не произошло. Пытавшийся приблизиться зверь остановился, затем медленно пошел вниз по склону горы и вскоре скрылся в лесу. Были эти волки членами одной семьи или нет, не ясно.

В августе 1975 г. на горе Лугань два волка атаковали серн у слонца из засады. Охота была успешной.

## Охота на зубров.

Достоверных нападений волков на взрослых зубров в заповеднике не отмечено, хотя поголовье последних уже превысило 800 особей (Калугин, 1978). В 1974 г. на Нижне-Алосских полянах лесник Н. И. Митрофанов наблюдал, как волк пытался схватить новорожденного зубренка, которого охраняла зубрица. Перед каждой атакой хищник делал несколько кругов вокруг жертвы, припадал к земле, выбирая удобный момент. Мать зорко следила за действиями врага, но пока он был далее 10 — 15 м, агрессии не проявляла. Когда же хищник подходил ближе, она коротким броском отпугивала его. Охота была прервана вмешательством наблюдателя, который выстрелом из карабина испугал зверей. На взрослых здоровых зубров волки, как правило, не нападают, хотя трупами павших животных питаются. Волки начинают посещать трупы зубров лишь после того, как они частично будут расклеваны хищными птицами. Ни в одном из 8 наблюдений не удалось установить, чтобы на свежем трупе зубра волки сделали самостоятельный разрыв шкуры. Вероятно, что волки проявляют повышенную осторожность даже к павшему зубру. Известно, что при охоте на бизонов стая волков нападает на отбившееся от стада животное и наносит ему несколько ран. В последующие дни хищники следят за подранком и, когда он ослабнет от ран и потери крови, убивают его (Fuller, 1966).

## Охота на других животных.

Косуля в заповеднике редка. Приемы охоты волка на нее сходны с охотой на оленя.

В некоторых районах заповедника обитает заяц-русак, встречающийся в пище волка (Теплов, 1938). Наибольшая плотность русака в долине Умпыря, по правому и левому берегу Малой Лабы, но волки редко охотятся на них. За 8 лет наблюдений отмечено всего две охоты волков на зайцев.

Взаимоотношения волка и копытных, судя по результатам охот, весьма сложны и многообразны. Наблюдения показали, что не все охоты волков заканчиваются благополучно для них. Например, в марте 1972 г. на льду Малой Лабы недалеко от погибшей оленихи найдена мертвая волчица с травмой черепа (личное сообщение помощника лесничего П. Ф. Цуканова). Судя по характеру травмы, волк был убит олснем. В мае 1973 г. сотрудник заповедника И. М. Шабанов

по правому берегу р. Ачинсты нашел волка переряка, убитого оленем. У волка было раздроблено правое плечо. В декабре 1978 г. на Малой Лабе найдены два волка-переряка, убитых оленями. Наряду с успехом волки по разным причинам часто терпели неудачу. В целом успешность охоты волков на копытных за рассмотренный период можно представить в виде схемы (рис. 16).

При охоте на оленей 57 (36,6%) нападений оказалось удачными, в остальных 99 (63,4%) случаях хищникам по разным причинам не удалось убить встреченное или преследовавшееся ими животное. Сходные показатели получены и для кабана: удачных охот 12 (30,0%), неудачных 28 (70,0%).

Успешность охоты волков на копытных зависит не только от способов ее проведения и внешних условий, но и от числа участвующих хищников. Возможностей убить жертву (копытное) у стаи несомненно больше, чем у одиночки. Этим, видимо, объясняется стайный образ жизни волков зимой, в наиболее трудный для жизни вида период (Зворыкин, 1950, Козлов, 1955 и др.). В 200 охотах волков на оленя и кабана, зарегистрированных в заповеднике, участвовали одиночные звери, пары и стаи (табл.). Общее число неудачных охот как у одиночных волков, так и при действии стай значительно выше удачных. Стаи чаще убивали своих жертв (37,9%), чем одиночные (30,1%) и пары.

Таблица 13

**ЧИСЛО СОВМЕСТНО ОХОТЯЩИХСЯ ВОЛКОВ И УСПЕШНОСТЬ  
ИХ ОХОТЫ НА ОЛЕНЯ И КАБАНА**

Количество волков, участвующих в охоте	Абсолютное число охот		Успешные		Неуспешные	
	кол-во	%	кол-во	%	кол-во	%
1	63	100,0	19	30,1	44	69,9
2	58	100,0	21	36,2	37	63,8
3 и более	79	100,0	30	37,9	49	62,1
Всего	200	100,0	70	35,0	130	65,0

Самая большая стая, зарегистрированная у жертвы, объединяла восемь зверей. Обычно при охоте на копытных стая разделяется на несколько групп (см. описание отдельных охот). Такое поведение волков на охоте может быть связано с особенностями иерархии стаи или различиями в способности убить жертву у зверей разного возраста. Играет, вероят-



но, роль и задача обучения приемам охот молодняка. Вожаками разделившихся группы были матерая самка или самец, членами — прибылые и переярки. Разделение стаи на группы повышает вероятность успеха, так как, следуя различными маршрутами, хищники шире обследуют территорию и встречают большое число жертв. В случае успеха стая объединяется и совместно использует добычу.

### Взаимоотношения крупных хищников и копытных

В Кавказском заповеднике в разное время проблему взаимоотношений волка и копытных пытались разрешить сначала В. А. Котов (1969), К. Ю. Голгофская (1970), а позже Б. В. Дуров (1974), А. Н. Кудактин (1975 — 1985). Принципы и методы ее решения были различными: в первом и втором случаях сделан анализ соотношений пастбища — копытные, в последующих — копытные — хищники. При этом, анализировались показатели, характеризующие всю популяцию хищников и жертв. Такой подход давал общее представление о динамике соотношений в системе, но явно был недостаточным для определения баланса. Используя современный подход к решению этой сложной проблемы на уровне семьи волка и группировок копытных, обитающих на конкретной территории, удалось получить более конкретные объективные данные о функционировании экосистемы.

На участке обитания семьи «Уруштен-2» обитают все шесть видов копытных, населяющих заповедник. Сезонная динамика их численности варьирует в широких пределах, определяя благополучие хищников. За последнее десятилетие (1980 — 1990 гг.) на участке отмечено сначала двухкратное увеличение оседлой группировки оленей, а затем ее сокращение.

Численность туров остается относительно постоянной. Микропопуляция кабана претерпела большие изменения, появилась косуля. Существует мнение, что сокращение численности оленя — результат глобального загрязнения окружающей среды и последствия Чернобыльской аварии. Достоверность этих предположений требует проверки. Вместе с тем, зафиксированный факт сокращения численности оленей в пределах полигона стационара имеет место. Полагать, что в этом процесс ведущую роль играют хищники, нет оснований.

Наблюдения за пространственной структурой популяции оленей позволяют предположить о воздействии на группировку копытных антропогенного фактора. Во-первых, это интенсивное движение вертолетов над полигоном стационара, второе — изменение сроков и мест закладки искусственных солонцов и связанное с ним разрушение пространственной структуры популяции; третье — увеличение фактора беспокойства на сопредельной территории. Концентрация оленей в летние месяцы на хр. Б. Джуга, Аспидный и отрогах г. Урдутен привлекает наблюдателей. Посещение этих мест и облет на вертолете приводит к распаду крупных стад, разрушению социальной структуры, что не может не отразиться в целом на динамике популяции.

Вместе с тем, общие данные о численности копытных даже в абсолютных показателях не отражают степени воздействия на них хищников, поскольку популяцию составляют особи различного возраста, пола, физического состояния (табл. 14).

Попытки выявить точное или хотя бы близкое к реальному количество молодняка, погибающего от хищников, не дали положительного результата. Детальные наблюдения за отдельными особями и группами самок оленя, проведенные с мая по август, показали, что в первые 8—10 дней самки уводят телят выше в горы, где формируются смешанные стада численностью от 10 до 200 особей. Поскольку крупные стада разбиваются на части, затем вновь объединяются вместе, учесть темпы отхода сеголетков очень сложно. В сложившейся ситуации приходится использовать относительные показатели структуры разных стад. Начиная с середины июля, на отрогах г. Джуги почти ежегодно регистрируются крупные скопления оленей, объединяющие до 120—200 особей, но они обычно недолговечны, через 3—5 дней или после одной-двух охот на них волков стадо распадается на более мелкие группы, которые затем объединяются вновь. В случаях, когда стадо несколько дней держится в определенном месте, степень воздействия оленей на растительность может превысить допустимые нормы поскольку здесь на первое место выходит не эффект стравливания зеленой фитомассы, а механическое вытаптывание. Эти явления не характерны для туров и серн, воздействие которые на растительность более рационально.

Поскольку межвидовые взаимоотношения хищников и копытных многообразны и определяются конкретными условиями среды обитания, анализ их весьма сложен. В этой связи,

многолетняя сезонная динамика соотношений численности и биомассы в системе хищник — жертва может стать одним из универсальных показателей межвидовых взаимоотношений и быть отправной точкой при определении баланса трофической цепи.

В случаях, когда для анализа используются усредненные показатели биомассы или общие цифры численности, возникают определенные сложности в определении темпов использования пищевого ресурса, влияния хищников на экологическую структуру популяции жертвы, выявление оптимальных структурных взаимоотношений.

За последние пять лет постоянных наблюдений суммарная численность копытных как в целом, так и по отдельным видам, существенно изменилась (табл. 16). Увеличение численности копытных, т. е. насыщение копытными отдельных участков территории, при общем снижении поголовья неизбежно увеличило внутривидовую конкуренцию за кормовые ресурсы. Контакты зверей на солонцах и пастбищах, основных коммуникациях, стали более частыми. Это неизбежно привело к изменению их сезонного территориального распределения и уязвимости от хищников.

Таблица 14

#### ЧИСЛЕННОСТЬ КОПЫТНЫХ НА СТАЦИОНАРЕ

Вид	1966	1967	1968	1969	1990
Олень	725	635	524	520	490
Тур	220	227	231	225	232
Серна	107	97	33	83	75
Кабан	42	12	15	20	22
Зубр	12	10	14	16	13
Косуля	8	12	16	26	20
<b>Всего копытных:</b>	<b>1114</b>	<b>991</b>	<b>831</b>	<b>890</b>	<b>852</b>
Волк	6	6	9	9	7
Медведь	13	13	34	19	12

Общие показатели баланса хищник — жертва, отличаясь простотой и доступностью, не отражают сезонных изменений их взаимодействий.

Совершенно очевидно, что показатели баланса для весны, лета и зимы не могут быть однозначными, поскольку определяются флуктуациями численности как самих хищников, так и их жертв (табл. 15).

Таблица 15

**СООТНОШЕНИЕ ЧИСЛЕННОСТИ И БИОМАССЫ КОПЫТНЫХ —  
ВОЛК НА СТАЦИОНАРЕ В ЛЕТНИЕ МЕСЯЦЫ**

Вид	Количество копытных на одного волка					Биомасса копытных на одного волка				
	V	VI	VII	VIII	IX	V	VI	VII	VIII	IX
Тур	29	65	40	40	33	2146	4610	2960	2960	2443
Серна	18	27	19	19	13	450	675	475	475	325
Олень	52	110	94	70	61	6500	13750	11750	8750	7625
Кабан	9	14	11	8	6	720	1120	880	640	480
Зубр	3	2	—	0,4	0,2	1950	1300	—	260	130
Косуля	3	4	4	2	2	60	80	80	40	40
Всего:	111	218	164	137,4	113,2	11826	21846	21735	16105	11042

В весенне-летний период на одного волка, члена семьи «Уруштен-2», в среднем приходилось 158 копытных, при биомассе 12771 кг. Соотношение численности копытные — волк при этом колеблется от 111:1 в мае до 218:1 в июне, плавно снижаясь до величины 113:1 в сентябре. Таким образом, соотношение хищник — жертва, сформировавшееся весной, осенью, после летнего всплеска, возвращаются в исходное состояние, как бы подчеркивая динамическое равновесие в системе.

Вместе с тем, и майское, и сентябрьское соотношение численности копытные — волк ниже аналогичных данных для заповедника в целом: 200:1 — выше «нормы»: 1000:1, определенной зарубежными экологами (1970). Считать, что волки сокращают летнюю численность копытных до вседневного уровня, нет основания. Здесь имеет место сезонная миграция части популяции оленей.

Многолетние наблюдения за динамикой численности копытных показали, что в пределах полигона стационара дер-

\* Средняя биомасса копытных: тур — 74 кг (Когов, 1968); серна — 25 кг (Дубень, 1981); олень — 125 кг (Александров, 1968); кабан — 80 кг (Александров, Дуров, 1968); зубр — 650 кг (Калугин, 1968); косуля — 20 кг (Данилкин, 1981).

жится оседлая часть популяции оленей в количестве 110 — 115 особей, до 200 туров, 70 — 80 серн и 18 — 30 зубров.

Микропопуляция кабана, формировавшаяся здесь с конца 1960-х годов, с 1986 по 1990 гг. претерпела существенные изменения. После суровой многоснежной зимы 1986 — 1987 гг. численность кабана на участке снизилась с 40 — 45 до 10 — 15 особей. В последующие годы начался процесс становления микропопуляции за счет подкочевки зверей с сопредельной территории и размножения переживших критическую зиму.

Начиная с 1985 г. на участке появились косуля — вид, не свойственный высокогорьям, звери успешно перезимовали в районе лагеря Уруштен. Следует отметить, что зимовка косули находилась выше зимних стадий оленя. Глубина снега превышала 60 см, но косули не покидали долину. Можно полагать, что спуститься вниз, где снега было меньше, они не могли из-за снегового барьера. Волки в указанное место не заходили из-за отсутствия традиционных видов добычи — оленей, кабанов. Таким образом, косули, находясь в экстремальных условиях, с высокой степенью уязвимости, от хищников были изолированы, что обеспечило их сохранность. Уже в 1988 — 1990 гг. на участке зимовало не менее 30 косуль. Волки в первые годы практически не охотились на этот вид — несвойственную добычу. В системе хищник — жертва (волк — косуля) проходит процесс взаимного приспособления. Пока волки большого успеха при охоте на косулю не имеют. Волки, успешно освоив охоту на оленей, не охотно преследуют малочисленную косулю, «растворенную» в массе оленя (соотношение = 1 косуля : 20 оленей). Кроме того, косуля и олень занимают разные стадии. Только ранней весной эти копытные встречаются в одних и тех же местах. Олени тяготеют к открытым пространствам, верхнему пределу леса, субальпике, выходят в альпику, косули — наоборот — отдают предпочтение лесным полянам, рединам. Видимо, уже в ближайшее время волки «освоят» новый вид добычи и произойдет это при достижении определенной, пока не выясненной, плотности.

Если группировки туров и серн относительно стабильны и численность их варьирует в небольших пределах, этого нельзя сказать об оленях. Контрольная территория находится на миграционном пути оленей из низкогорных широколиственных лесов в субальпийский и альпийский поясы. Мигранты, отличаясь поведением от оседлых зверей, могут стать более

Таблица 16

**СООТНОШЕНИЕ ЧИСЛЕННОСТИ И БИОМАССЫ КОПЫТНЫХ — ВОЛК  
НА СТАЦИОНАРЕ В 1986 — 1990 гг.**

Вид животного	Количество копытных на одного волка — числитель, медведя — знаменатель					Вес (биомасса) копытных на 1 волка — числитель, медведя — знаменатель				
	Год									
	1986	1987	1988	1989	1990	1986	1987	1988	1989	1990
Олень	120	105	58	58	70	15104	13187	7278	7222	8750
	56	48,6	15,4	27,5	40,8	6971	6086,5	1926	3421	5104
Тур	36	25	26	25,6	33,1	2713	2799,7	1899	1850	2452
	7	17,5	6,8	11,8	19,3	1252	1292	503	876	1430
Серна	17,8	16,2	3,7	9,2	10,7	445,8	404	92	230	268
	8,2	7,5	0,9	4,3	6,3	205,7	186	24,3	109	156
Кабан	7	2	1,7	2,2	3,1	1560	160	200	178	251
	3,2	0,9	0,4	1,0	1,8	258,5	74	92	47	93
Косуля	1,3	2,6	1,7	2,9	2,8	26,6	40	36	58,0	57
	0,6	0,7	0,4	1,3	1,6	12,3	18	9,0	27	33
Зубр	2	1,7	1,5	1,7	1,8	1300	1083	9100	1155	1207
	0,9	0,7	0,4	8,4	1,1	600	500	267	479	704
Всего:	184	152	92	82	121	21150	16864	18605	10693	12985
	77	77	25	55	71	9300	8156	3748	4959	7520

легкой добычей хищников, снизить пресс на оседлую микропопуляцию.

Количественные и весовые характеристики взаимодействия в подсистеме хищник — жертва флуктуируют с тенденцией сокращения (табл.). Показательны балансы отдельных фрагментов соотношений: волк — олень, волк — тур и др. Так, количество и биомасса оленей на одного волка после суровой многоснежной зимы 1986/1987 гг. пошло на убыль, если приглядеть во внимание реальные расчеты. С другой стороны, анализируемая ситуация стала следствием увеличения численности волков на участке. Подобные тенденции прослеживаются и по остальным видам копытных. Общее же суммарное соотношение волк — копытные изменялось за пятилетие в пределах от 1:82 до 1:184 — в числовых и 1:10693 до 1:21150 — в весовых показателях. Вместе с тем, даже при минимальном балансе соотношений 1:82, что ниже оптимальных показателей, рассчитанных для волка и чернохвостового оленя в Канаде и на севере США (Пимлотт, 1969), весовые показатели, т. е. баланс биомассы даже несколько выше рекомендуемых 1:10000 кг. Это обусловлено прежде всего большим числом видов копытных в заповеднике, потенциально доступных для хищника. При наличии большого разнообразия пищевых объектов неизбежно присутствие «буферных» видов, сглаживающих пресс хищничества даже при выраженной пищевой специализации. Поэтому экосистему заповедника можно считать достаточно устойчивой, с мощными гомеостатическими механизмами, действующими на уровне популяций и экосистемы.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Александров В. Н. Экология кавказского оленя. Тр. Кав. гос. заповед., М., 1968, вып. X, с. 95 — 200.
- Голгофская К. Ю. Рост населения копытных и состояние кормовых угодий Кавказского заповедника. Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 125, вып. 4, 1970, с. 9 — 16.
- Данилкин А. А., Соколов В. Е. Сибирская косуля. М., 1981, 142 с.
- Дубень А. В. Серна в Краснодарском крае. В кн.: «Редкие виды млекопитающих и их охрана», М., 1977, с. 57 — 58.
- Дуров В. В. Волки и копытные в Кавказском заповеднике. Ж. «Охота и охотничье хозяйство», 1974, № 7, с. 12 — 13.
- Жарнов И. В. О взаимоотношениях серн с домашними животными на высокогорных пастбищах Северо-Западного Кавказа. Тр. Кав. гос. зап., вып. X, Майкоп, 1957, с. 3 — 38.
- Зворыкин Н. А. Сказочный зверь. В ст.: Волки и их истребление. М., Воениздат, МВС СССР, 1950, с. 9 — 46.



- Калугин С. Г. Восстановление зубра на Северо-Западном Кавказе. Тр. Кав. гос. зап., вып. X, М., 1968, с. 3 — 94.
- Козлов В. В. Волк и способы его истребления. М., 1955, 67 с.
- Котов Б. А. Кубанский тур, его экология и хозяйственное значение. Тр. Кав. гос. зап., вып. X, М., 1968, с. 201 — 293.
- Кудактин А. Н. Об избирательности охоты волка на копытных в Кавказском заповеднике. Бюлл. МОИП, отд. биол., 1978, т. 83, вып. 3, с. 19 — 28.
- Кудактин А. Н. Фенетические особенности бурого медведя (*Ursus arctos* L.) на Западном Кавказе. В сб.: Физиологическая и популяционная экология. Саратов, 1983, с. 145 — 147.
- Кудактин А. Н., Придня М. В., Семагина Р. Н. Методические рекомендации по выявлению взаимоотношений популяций хищников, копытных и растительных сообществ горных экосистем биосферных заповедников. Сочи, 1989, 52 с.
- Кудактин А. Н., Козин Ю. В. Влияние охоты на популяцию медведей Западного Кавказа. Сб.: «Медведи СССР» (тезисы докладов пятого совещания специалистов, изучающих медведей в СССР), Шушенское, 1990, с. 29 — 31.
- Лабачев В. С., Честин И. Е., Кудактин А. Н., Фомин С. А. Особенности использования территории медведями разных экоморф на Западном Кавказе. Бюлл. МОИП, отд. биол., 1988, т. 93, вып. 1, с. 23 — 34.
- Макридин В. П. Материалы по биологии волка в тундрах Ненецкого национального округа. Зоол. ж.
- Сабанеев Л. П. Волк. Ж.: «Природа», 1877, № 2, 331 с.
- Теплов В. П. Волк в Кавказском заповеднике. Тр. Кав. гос. зап., вып. I, М., 1938, с. 343 — 365.
- Формозов А. Н. Снежный покров, как фактор среды, его значение в жизни млекопитающих и птиц СССР, М., изд. МОИП, 1946, 152 с.

**ТАБЛИЦЫ  
И  
СХЕМЫ**

ТАБЛИЦА 2.

	Радияция солнца ч/год	2200					2080			2069			
	Рост биомассы ц/га	4400					4600			5400			
	Высота снега в см	90					75			80			
	Осадки с/г	5000					5200			5251			
	Влажность (сред./мес)	85%					90%			94%			
	Температурная полож. с/г	28°					26°			27,7°			
Номер квадрата	<p>МАТРИЦА ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ РОСТА ЗАПАСА СТВОЛОВОЙ ДРЕВЕСИНЫ ПИКЕТОВЫХ БУКОВОЙ ФИТОЦЕНОЗОВ ЗА ПРОВНОЙ ПЛОЩАДЬЮ 1Г за 50 лет</p>												
		1940	1945	1950	1955	1960	1965	1972	1980	1985	1990	1991	
		Число особей (деревьев)	768						764				698
		Температура отр. с/г	-25°						-22°				-20°
		Влажность средн./м	10%						6%				3%
		Вегет.	10/8						10/8				10/8
		Крутизна склона	4°						4°				4°
		Экспозиция склона	с/з						с/з				с/з

Масштаб: одно деление графика по вертикали равно 100 м<sup>3</sup> стволовой древесины

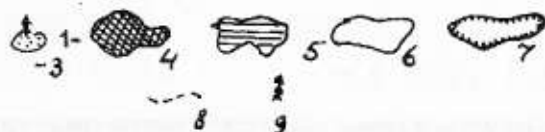
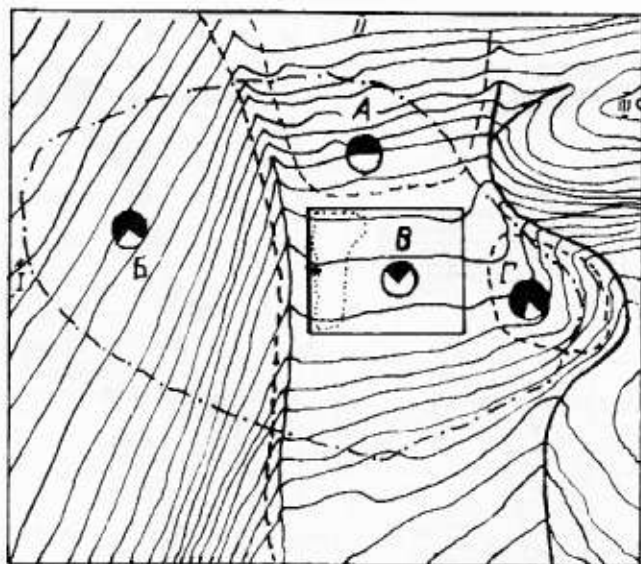


Рис. 1. Схема расположения семей кавказской пихты.  
1—3 — семьи, 4 — субальпийские луга, 5 — пихтовые леса, 6 — широколиственные леса, 7 — усадьба кордона, 8 — тропы, 9 — одиночные деревья пихты.



• 1 — 2 — 3 — 4 — 5 — 6 — 7 — 8

Рис. 2. Поселение семьи кавказской пихты среди группы биogeоценозов.

1 — материнская пихта; 2 — граница территории семьи; 3 — граница повышенной густоты семьи; 4 — границы биogeоценозов; 5 — граница пробной площади в дубо-грабовнике колхидском — место произрастания материнской пихты; 6 — горизонталь; 7 — ручьи; 8 — соотношение фенотипов пихты: черный — цельнолистный, белый — выемчатолистный; А—Г — биogeоценозы (характеристика в табл.)

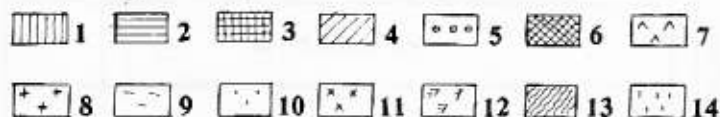
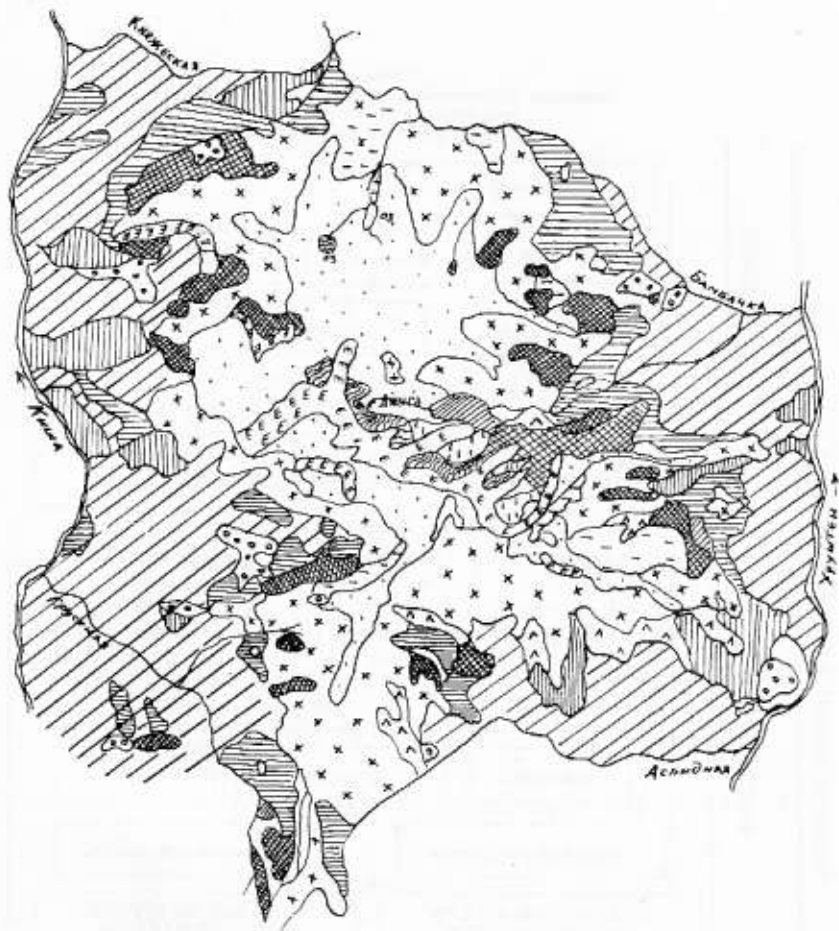


Рис. 3. Растительность стационара "Джуга".

Лесной пояс (по Сукачеву В.Н.) :1.— *Pineta hamata*; 2 — *Betuleta pendula*; 3 — *Fageta orientalis*; 4 — *Abieta nordmanniana*; 5 — *Acereta trautvetteri*; 6 — *Rhododendreta caucasicum*. Луговой пояс (по Браун-Бланке): 7 — *Aconito orientale* — *Heracleetum mantegazzianum*; 8 — *Caricetum dacica*; 9 — *Hedusaro caucasicae* — *Geranietum gymnocauli*; 10 — *Minuartio imbricato* — *Caricetum huetiani*; 11 — *Poo longifolii* — *Calamagrostietum arundinacea*; 12 — скалы, 13 — ледники, 14 — осыпи.

СХЕМА  
основных биотических структур в популяционной экосистеме и ее соотношений с биогеоценозом и ландшафтом.

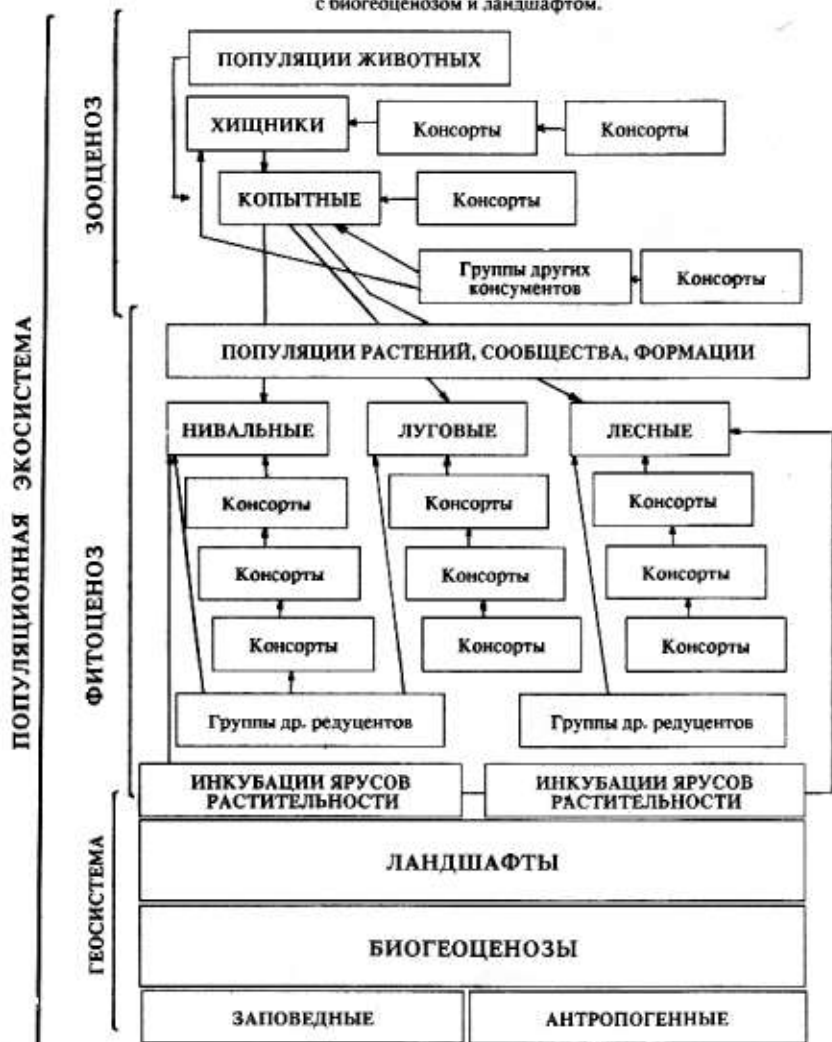


Рис. 4. Объяснение в тексте.



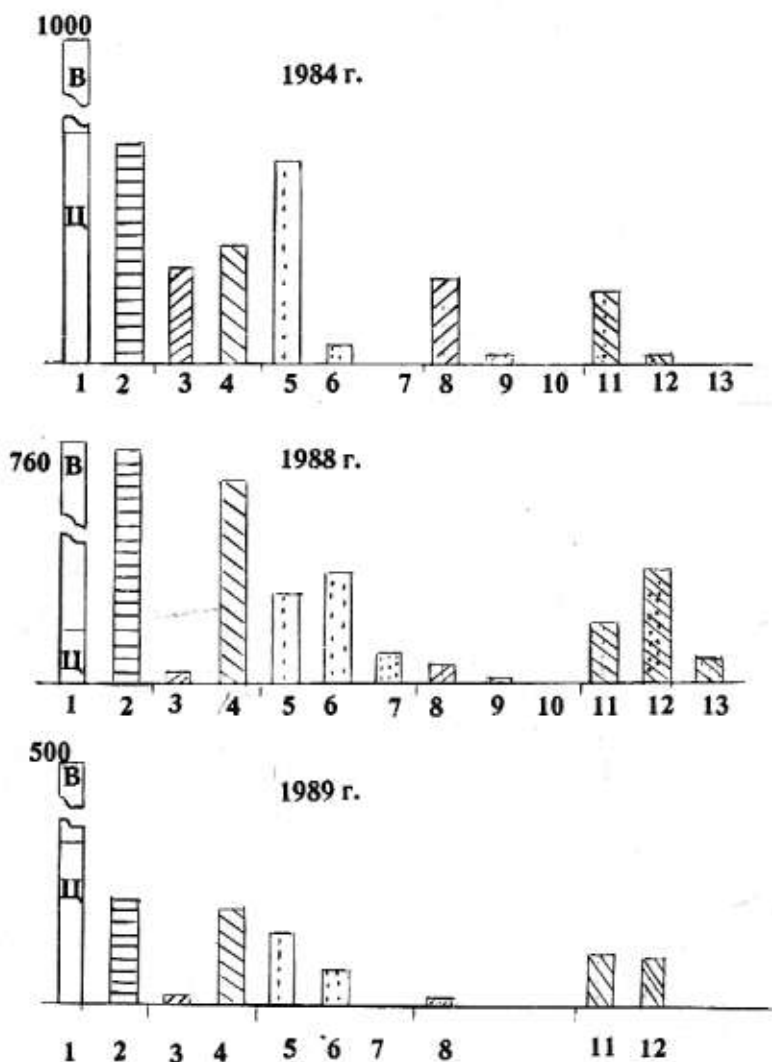


Рис. 5 Поедаемость фенотипов подростка кавказской пихты в 1984 — 1989 гг.

Рис. 6.

Система сохранения генофондов популяций и горных экосистем (Кавказского биосферного заповедника - региона западного Кавказа)

Объяснения в тексте.

Этапы выявления генофондов (генресурсов) популяций, экосистем

Механизмы сохранения и обогащения генофонда региона БЗ

Система особо охраняемых природных территорий региона БЗ

Система контроля сохранения генофондов и мониторинга среды обитания живых организмов.  
Система государственного управления

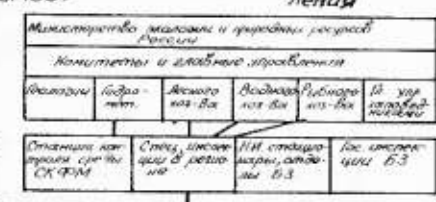
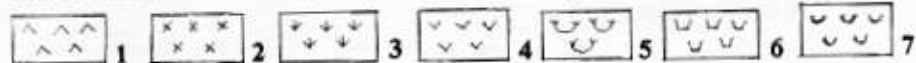




Рис. 7. Экосистема стационара "Джуга" (вторая декада мая) М 1:50000



Типы фитоценозов

1. *Aconito orientale*-*Heraclietum mantegazzianum*'
2. *Poa longifolia*-*Calamagrostietum arundinacea*'
3. P. l. — *C. a. vicietosum alpestris*.
4. P. l. — *C. a. agrostietosum planifolia*.

Весенние ареалы копытных

5 — олень; 6 — тур, серна; 7 — зубр.

□ — снег

.... — граница лесного и лугового пояса

1  
13,5 — номер выдела  
площадь в га

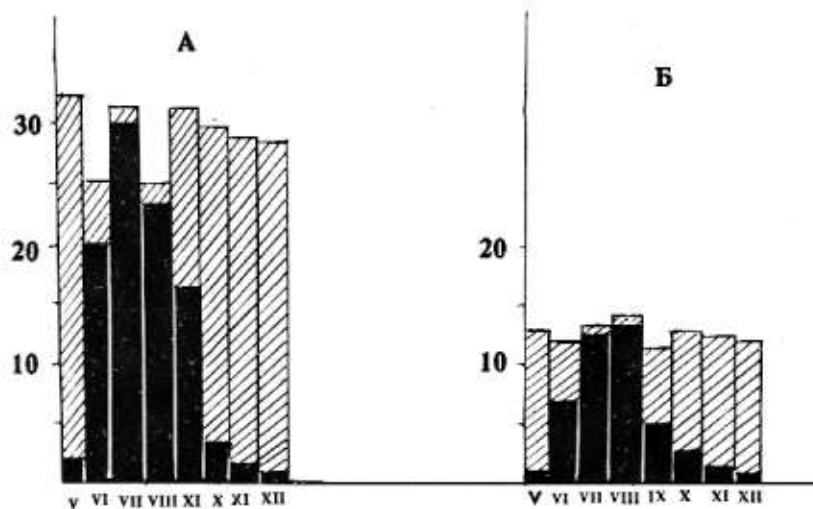


Рис. 8. Сезонная динамика продукции

А — субальпийский луг  
(субасс. *Poa longifolia*-  
*Calamagrostietum arundinacea*  
*vicietosum alpestris*)

Б — альпийский луг  
(асс. *Minuartio imbricato*-  
*Caricetum huetiani*)

■ — зеленая масса

▨ — ветошь

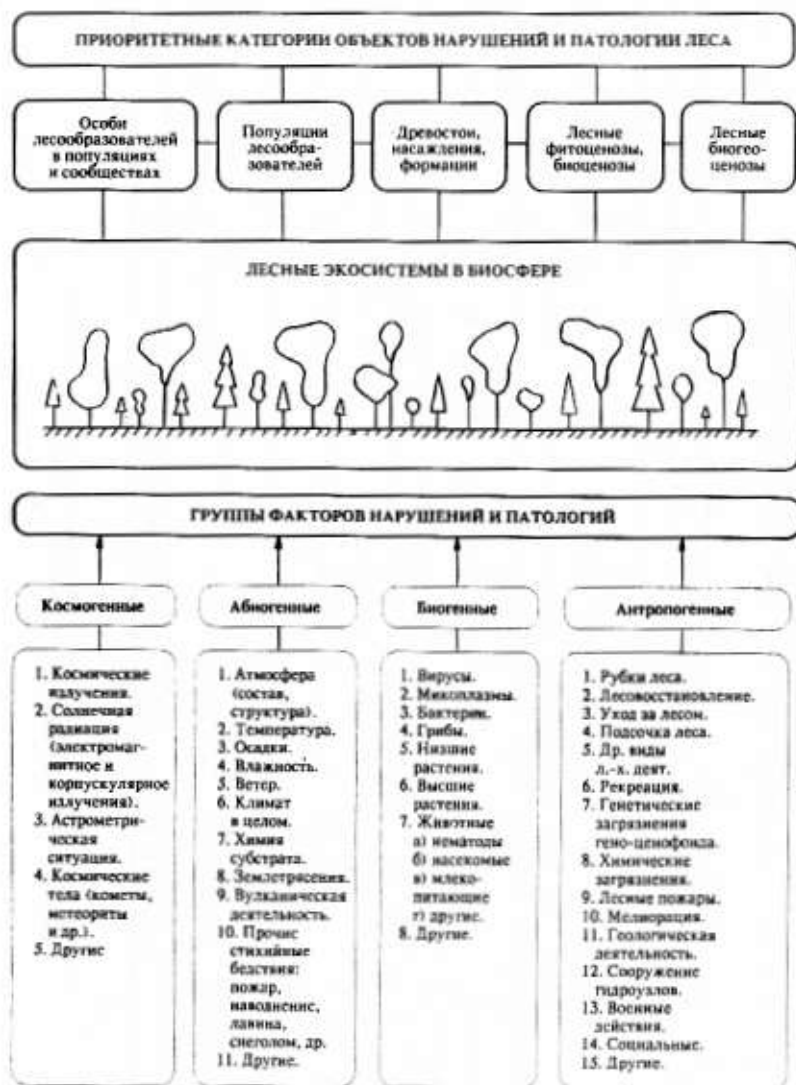


Рис. 9. Совокупности воздействующих факторов нарушений и патологий лесных экосистем и приоритетные категории объектов нарушений и патологий.



Рис. 10. Логическая модель обратных связей и взаимодействия факторов нарушений и патологий с лесной экосистемой и уровнями ее устойчивости.

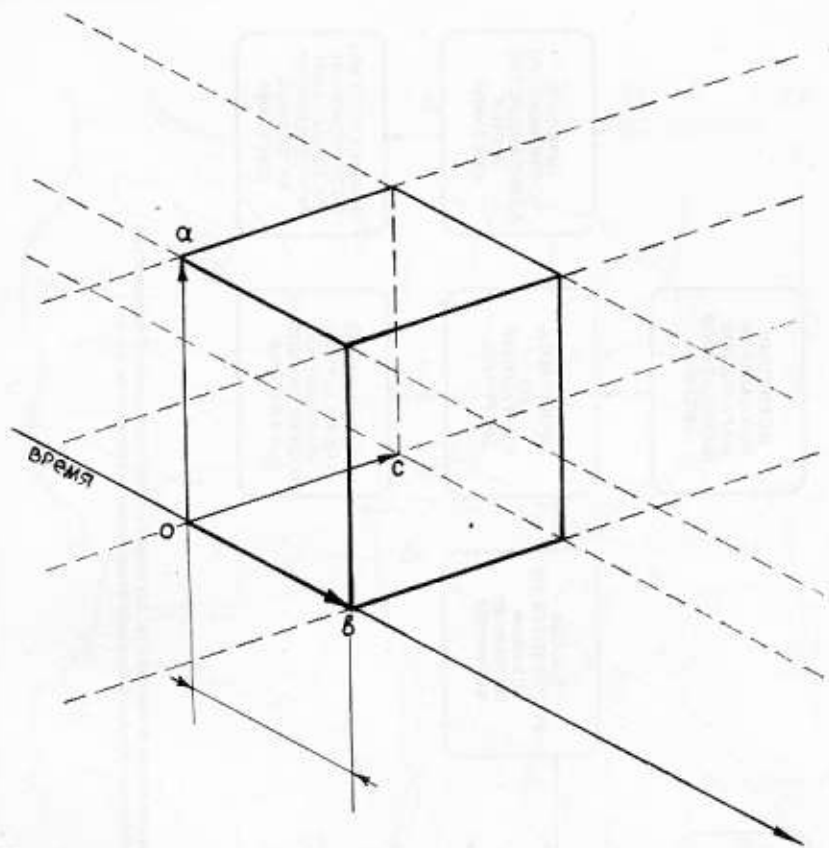


Рис. 10. Пространственно-временная оценка событий и роль времени.

Обозначения:

1. Куб с гранями "о-а", "о-в", "о-с", — ограниченное пространство (ОП), включающее живое вещество (ЖВ), неживое вещество (НВ), систему взаимоотношений (СВ), в котором происходят события;
2. Отрезок времени — "о-в".



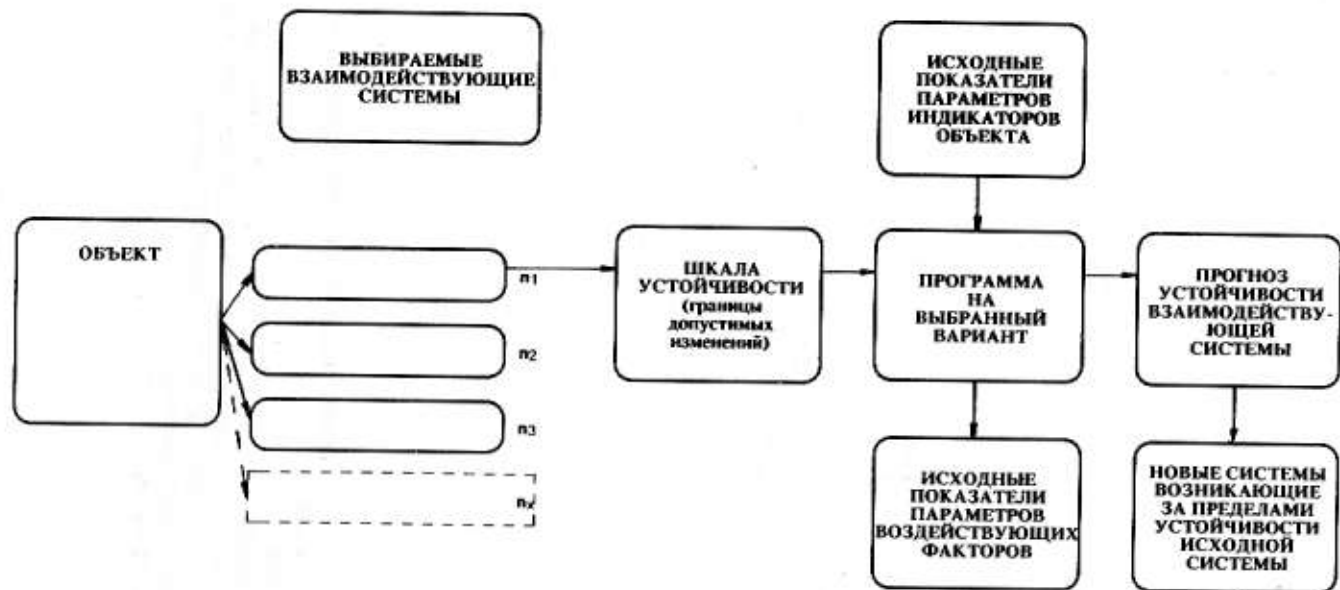


Рис. 11. Вариант моделирования прогноза устойчивости, как один из путей управления устойчивостью лесных экосистем (информационные блоки прогнозирования устойчивости лесов).

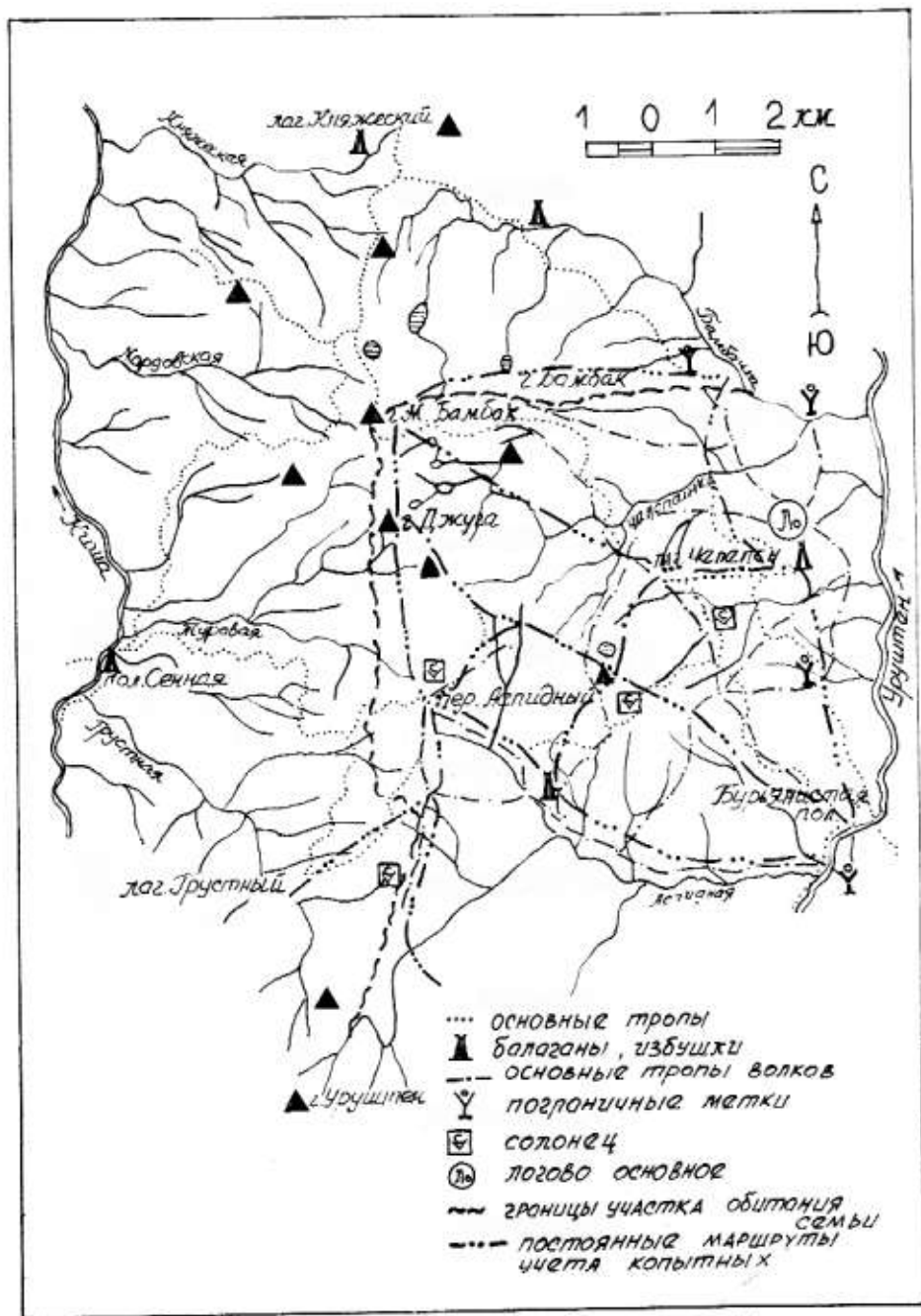
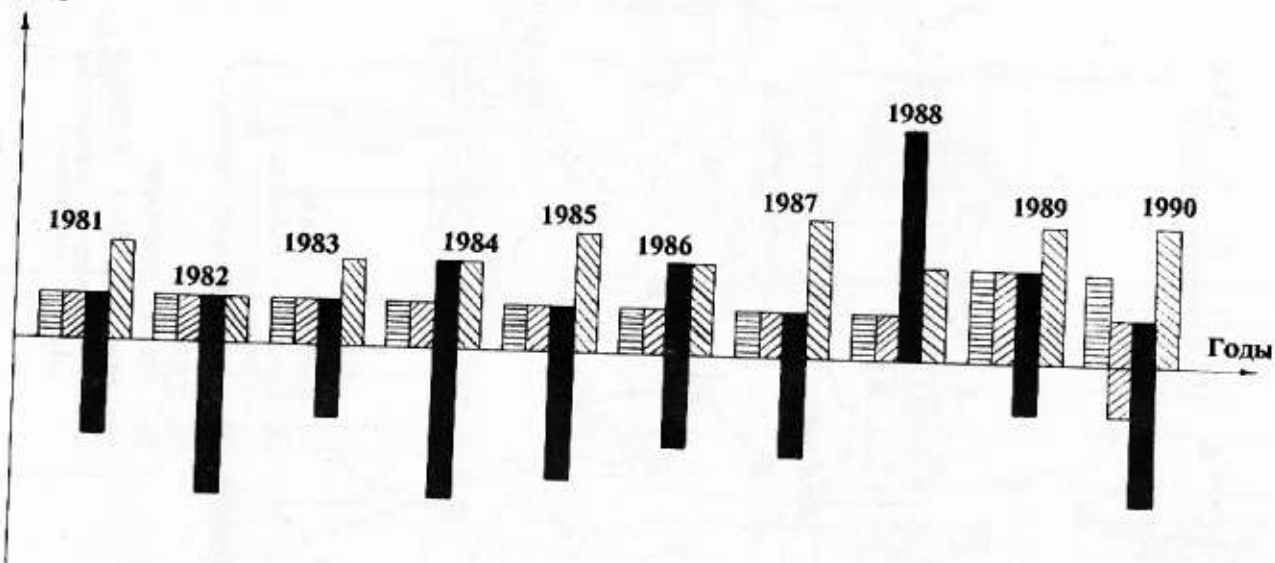


Рис. 12. Участок обитания семьи "Уруштен-2".

Кол-во



Условные обозначения





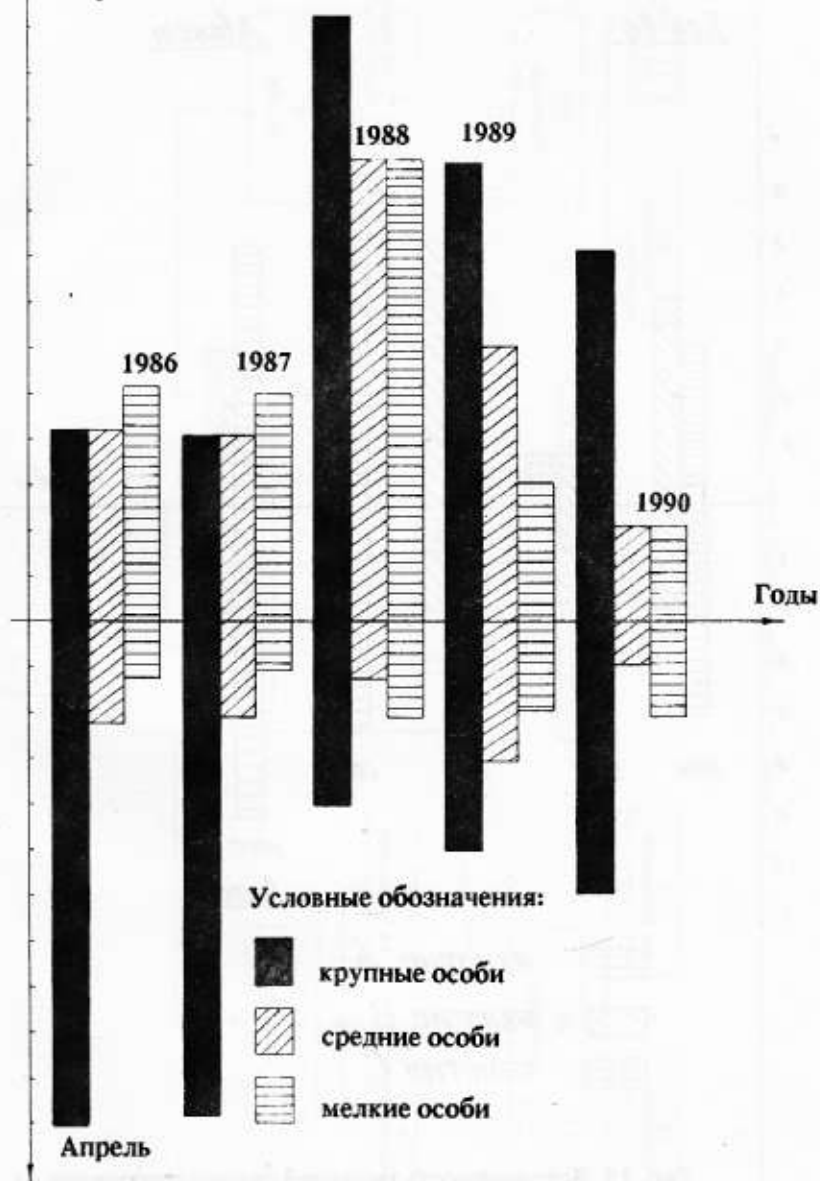
-  матерый самец
-  матерая самка
-  перярок
-  прибылой

Рис. 13. Структура волчьей семьи.

Кол-во

август



Условные обозначения:

- крупные особи
- ▨ средние особи
- ▤ мелкие особи

Апрель

Годы

Рис. 14. Состав популяции медведей на стационаре.

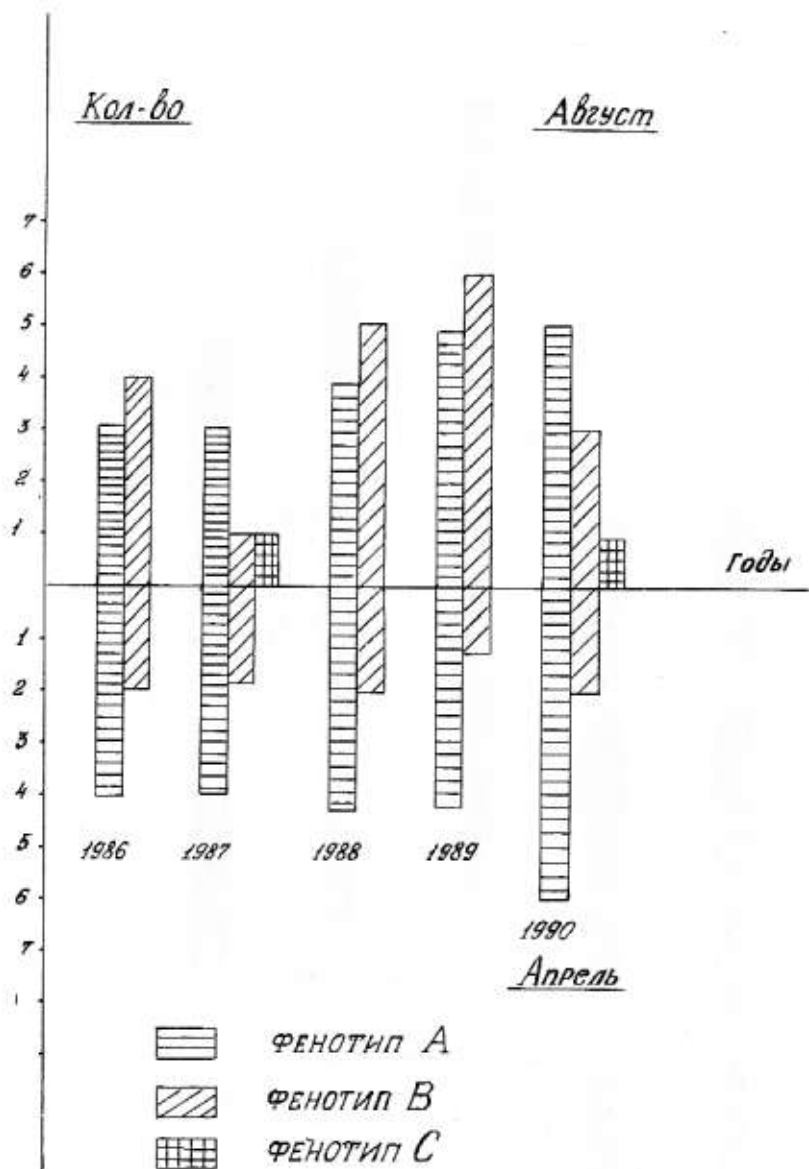


Рис. 15. Встречаемость медведей разных фенотипов на стационаре.

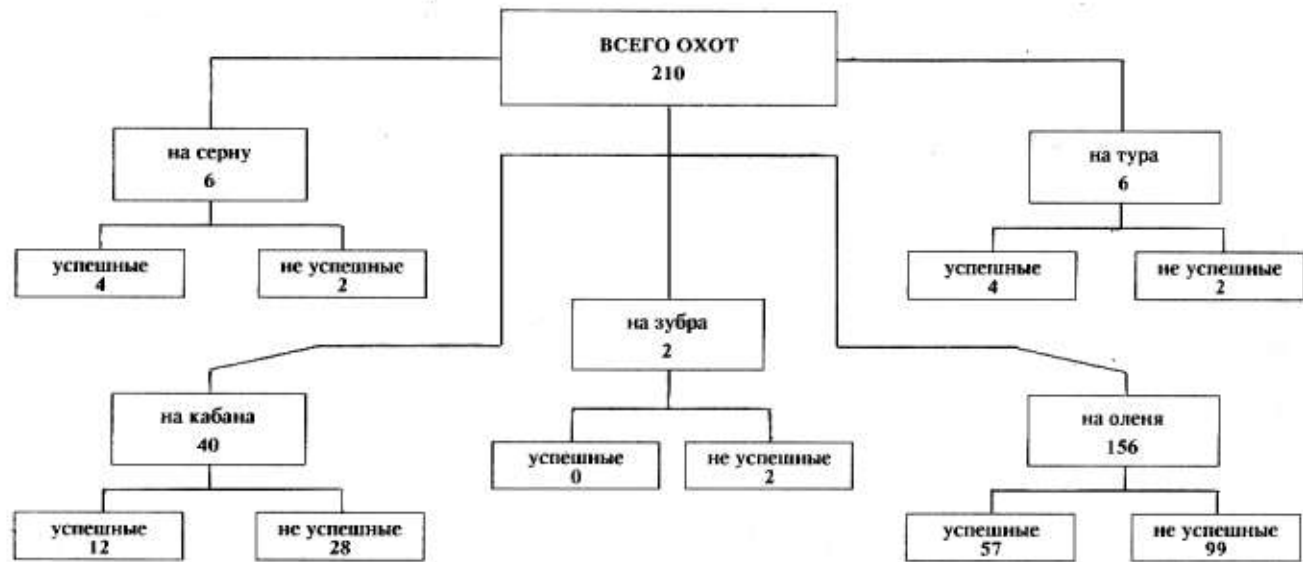


Рис. 16. Успешность охоты волка на копытных.