



# Сохранение и имитация естественного динамического разнообразия лесного покрова: обзор концепций и методических подходов

**А. Загидуллина**, СПбГУ;  
**И. Дробышев**, Ph. D., Университет  
сельскохозяйственных наук Швеции (SLU)

## Введение

Сохранение и имитация естественного разнообразия лесного покрова являются одной из предпосылок сохранения биоразнообразия и экосистемных сервисов (услуг) леса. Мозаичность коренных лесов формируется как на основе ландшафтного и экотопического разнообразия (жесткого каркаса) территории, так и под влиянием естественных нарушений, которые отражают географические (в том числе климатические) особенности ландшафтов. Жесткий каркас, определяющий лесотипологическую структуру, относительно постоянен, тогда как возрастная структура и пространственное размещение разновозрастных участков — результат естественных нарушений.

Масштабы естественных нарушений варьируют как в пространстве, так и во времени, что во многом определяет разнообразие и комплексность мозаики мест обитания и связанного с ней биоразнообразия. В промышленных лесах (там, где ведутся рубки с целью заготовки древесины) лесохозяйственная деятельность в значительной степени замещает естественные нарушения, что может приводить к кардинальному изменению возрастной структуры лесного покрова и важных характеристик лесных экосистем (меняется, например, количество мертвой древесины, структура полога, напочвенного покрова, режим микроразрушений, связанность подходящих мест обитания). Поскольку диапазон свойств, изменяемых при лесохозяйственной деятельности, затрагивает разные пространственно-временные уровни организации природно-территориальных систем, необходимо, чтобы

и стратегия сохранения биоразнообразия и других экосистемных функций охватывала столь же широкий диапазон масштабов. Чтобы соответствовать данному требованию, данная стратегия должна использовать различные инструменты — развитие региональных сетей охраняемых территорий, экологических сетей в промышленных лесах и мероприятий, имитирующих естественную динамику при лесохозяйственной деятельности.

## Постановка проблемы

Значительная площадь бореальных лесов подвергалась и подвергается активной эксплуатации, поэтому их естественная динамика все больше замещается сукцессионными процессами, инициируемыми в результате сплошных рубок разных размеров [8], которые проводились уже с начала XX века. Основой применения экстенсивной модели, преобладающей в России, являются массивы первичных лесов. Однако наиболее продуктивных и транспортно доступных из них к настоящему времени практически не осталось. Альтернатива экстенсивной модели — интенсивная модель лесопользования, которая позволяет достигнуть высокой экономической эффективности при меньшей площади лесов, вовлеченных в хозяйственную деятельность. Тем не менее развитие лишь экономической составляющей интенсивной модели также ведет к ряду серьезных экологических последствий и, как следствие, к снижению экономических показателей. Далее перечислены основные изменения, происходящие в лесах в результате лесохозяйственной деятельности.

## Снижение устойчивости

В Российской Федерации в настоящее время широко применяются сплошные концентрированные рубки (10–50 га). Пространственный масштаб, интенсивность выборки и оборот этих рубок существенно отличаются от исторически сложившегося диапазона вариации естественных нарушений, что ведет к снижению биоразнообразия и структурной сложности [28]. Деградикация биогеоценозов и утрата биологического разнообразия сокращают способность экологических систем к самовосстановлению [1]. Как правило, хозяйственная деятельность приводит к снижению устойчивости экосистем путем перевода сообществ в определенную стадию восстановительной сукцессии. При одновременном уничтожении естественных лесов на площади, превышающей исторически сложившийся предел интенсивности и размер естественных нарушений, разрушаются взаимосвязи не только внутри биогеоценозов, но и между геосистемами более высокого уровня. Скорость восстановления данных связей отражает степень гибкой устойчивости. Последняя определяется интенсивностью функционирования ландшафта, что тесно связано с широтной зональностью: таежные ландшафты в целом намного менее устойчивы к антропогенным воздействиям, чем ландшафты более южных территорий в силу более низкой скорости процессов и продуктивности [3]. Поэтому концентрированные рубки в таежной зоне приводят к долговременной трансформации ландшафта и снижению потенциала леса к выполнению экологических функций.

Особую роль в ландшафте играют позднесукцессионные старовозрастные леса, развивающиеся без воздействия катастрофических нарушений в течение длительного времени. В существующей практике лесохозяйственной деятельности они вырубаются в первую очередь и не воспроизводятся в ходе лесохозяйственного цикла, что влечет за собой ряд долгосрочных отрицательных последствий (в том числе снижение устойчивости лесов к патогенным организмам). Выруб-



ка малонарушенных лесных массивов (особенно на больших площадях и за короткий срок) приводит и к негативным последствиям на уровне ландшафта, например к снижению почвозащитного, водоохранного, углероддепонирующего потенциала лесного покрова [21].

### Фрагментация

При сплошных концентрированных рубках сокращается площадь и связность подходящих мест обитания, от которой зависят возможности воспроизводства и распространения популяций, т. е. происходят уменьшение размера и фрагментация мест обитания. Отрицательным эффектом этих явлений уделено большое внимание в работах, посвященных ландшафтной экологии и теории метапопуляций [6]. В результате фрагментации расстояние между частями популяций увеличивается, размеры их уменьшаются, а внешнее воздействие на них возрастает, что ведет к снижению численности или исчезновению видов. Вырубки влияют на микроклимат лесных опушек и куртин. Пограничные условия особенно сильно влияют на состояние популяций. Фрагментация воздействует на выбор путей миграции животными, что влечет ухудшение условий воспроизводства, снижение доступности кормовых ресурсов, возникновение физиологического стресса у организмов и увеличение вероятности возникновения негативных последствий, связанных с увеличением количества близкородственных скрещиваний в популяции. Реакция вида на фрагментацию, а также снижение площади доступных мест обитания проявляется как на локальном, так и на ландшафтном уровне [4]. В контексте разработки стратегий сохранения биоразнообразия критически важным является порог вымирания — такая плотность мест обитания, ниже которой вероятность выживания популяции быстро снижается. Поскольку пороги вымирания весьма трудно установить эмпирическим путем, на практике важно обеспечить такую плотность мест обитания, которая была бы заведомо выше пороговой величины [35].

### Изменение ключевых процессов и структур в лесных экосистемах

Технологии имитации естественной динамики основываются на том, что в лесных экосистемах нарушения играют важную роль в регуляции и поддержании экосистемных процессов, структур и связанных с ними элементов биоразнообразия [12]. Масштабы естественных нарушений варьируют как в пространстве, так и во времени, что во многом определяет разнообразие и комплексность мозаики мест обитания и связанного с ней биоразнообразия (рис. 1). Эти характеристики специфичны для разных регионов. В коммерческих лесах лесохозяйственная деятельность нацелена на равномерное по возрастной структуре распределение однородных древостоев, что достигается постоянным возраст-

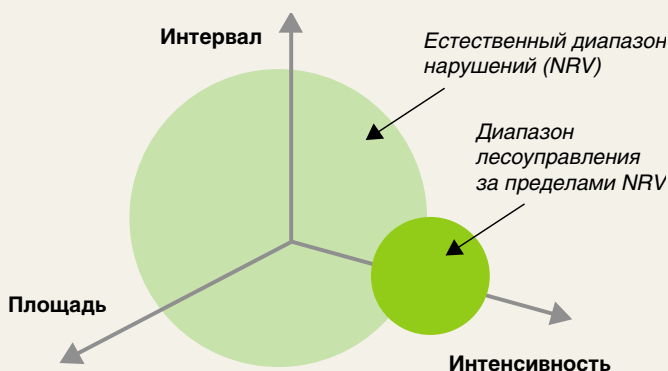


Рис. 1. Соотношение вариальности параметров естественных нарушений и лесохозяйственной деятельности [14]

том финальной рубки, ограниченным варьированием размеров лесосек, а также рубками ухода [14]. Леса, сформированные после традиционных сплошных и постепенных рубок, коренным образом отличаются от разнообразных по структуре коренных лесов, сформированных в результате естественных нарушений (сукцессий) за счет снижения структурной сложности, запаса мертвой древесины и других показателей. В отличие от стандартных приемов, направленных на создание одновозрастного древостоя, технологии имитации должны обеспечивать восстановление и поддержание ключевых структур и процессов, происходящих в экосистемах.

При устойчивом ведении лесного хозяйства деятельность планируют таким образом, чтобы рубки и другие мероприятия в достаточной мере имитировали естественные нарушения разного масштаба и способствовали формированию соответствующего местообитания. В этой связи необходимо:

- разработать технологии, позволяющие вернуть эксплуатационным лесам черты естественной лесной экосистемы с ее мозаичной и иерархической организацией;
- изменить такие параметры лесохозяйственных мероприятий, как интенсивность рубки, ее характер, объем выборки деревьев и регулярность проведения.

Таким образом, для разработки технологий устойчивого управления лесными экосистемами требуются сведения о естественной динамике коренных лесов на разных временных и пространственных уровнях с учетом природных условий конкретного экорегиона.

## 1. Типы и пространственно-временные масштабы нарушений

Нарушения в древостое являются основным фактором естественной динамики лесных сообществ. Режим нарушений характеризуется рядом параметров, таких как размер, тип, оборот и интенсивность, напрямую влияющих на ход возобновления, а также пространственно-временные особенности накопления биомассы и смертность компонентов сообщества. Параметры нарушений имеют ключевое значение для описания естественных процессов в лесных экосистемах, являясь, таким образом, основой для разработки нормативов устойчивого лесопользования, направленного на поддержание разнообразия видов и мест обитания [28].

Нарушения варьируют от крупных, вызывающих сукцессионную смену древостоя (пожары, крупные ветровалы), до мелкомасштабных «окон», возникающих вследствие гибели одиночных деревьев. Для бореальных лесов Европы П. Ангельстам и Т. Куулувайнен [11] предложили выделить три основных типа лесной динамики:

- сукцессионную (последствия обширных нарушений, запускающие сукцессии и формирование одновозрастных древостоев);
- когортную или крупнооконную (вызывается частичной гибелью древостоя);
- мелкооконную или гар-динамику (мелкомасштабные нарушения, «окна» полога).

Данные типы динамики являются, скорее, континуумом и могут накладываться друг на друга, поскольку представляют собой процессы разного временного и пространственного масштаба (рис. 2).

Наиболее обширные нарушения в бореальных лесах Евразии и Северной Америки включают пожары (площадью до  $10^3$  км<sup>2</sup>) и крупные ветровалы (до  $10^3$  га) а также вспышки массового размножения насекомых (до  $10^6$  га). Возрастная структура естественных древостоев уровня ландшафта определяется оборотом крупных нарушений [11].

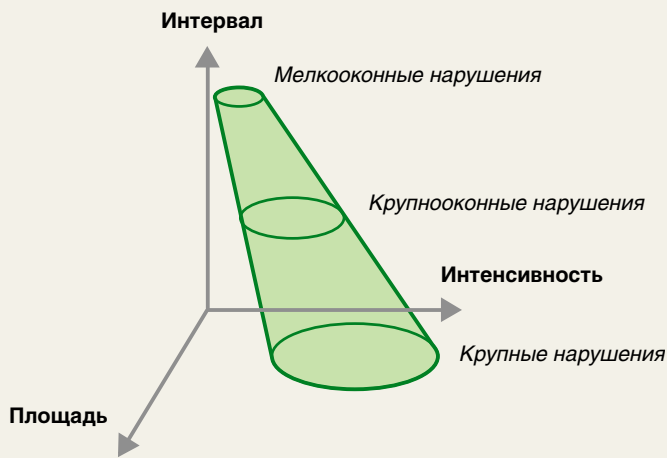


Рис. 2. Соотношение размеров, частот и интенсивности нарушений разных типов [11]

Основная доля лесов погибает от редких, но крупных пожаров, возникающих при определенных погодных условиях (засухи, ураганы), связанных с обширными блокирующими антициклонами [24]. В континентальном климате такие нарушения являются, видимо, основным фактором гибели древостоев.

Когортная динамика обычно отмечается в светлых лесах, где в результате повторяющихся низовых пожаров формируется сложный по возрастной структуре сосновый древостой [11]. Климатические колебания также влияют на семенную продуктивность, создавая когорты возобновления. Результаты многочисленных эмпирических наблюдений сходятся в том, что в малонарушенных сосняках господствуют старые многоярусные древостои, состоящие из нескольких поколений [11 и др.]. Вариантом данного типа в темнохвойных лесах является крупнооконая (patch) динамика с формированием «окон» площадью более 200 м<sup>2</sup>: главными ее агентами являются ветровалы и вспышки массового размножения насекомых. Повышенная чувствительность лесных сообществ к данным факторам также связана с кратковременной вариабельностью климата, например с летними засухами [29 и др.], или, наоборот, с периодами с экстремально высоким количеством осадков. Среднегодовая интенсивность смены полога при активной фазе формирования крупных «окон» может составлять около 3 % [25].

Мелкооконая динамика (мелкомасштабные нарушения < 200 м<sup>2</sup>) — результат гибели одного или нескольких деревьев верхнего яруса — преобладает, например, в темнохвойных лесах Северной Европы, на западе европейской части России — в некоторых типах леса с доминированием *Picea abies* [36]. Годовая интенсивность смены полога при мелких нарушениях составляет от 0,45 до 1,12 % [20]. Причины гибели деревьев разнообразны (старение, грибные инфекции, повреждение насекомыми и пр.) и часто находятся во взаимодействии друг с другом, что затрудняет определение ведущего фактора смертности деревьев [29 и др.].

### Жесткий каркас территории, или влияние географических и лесотипологических условий на характер естественной динамики

Режим нарушений создает рамки, в которые «вписывается» биоразнообразие [14]. Для планирования лесопользования важно определить роль локальных и региональных факторов, определяющих режим нарушений, поскольку они значительно варьируют в различных природных условиях (экорегionaх) [11 и др.]. Частота и интенсивность пожаров обусловлены продолжительностью пожароопасного сезона

и объемом источников возгорания [26]. Как правило, разреженная северная тайга с преобладанием сфагновых лесов обычно имеет более длинные обороты пожаров. В бореальных лесах Северной Америки средний оборот пожаров составляет 50–800, в горных районах — 50–500 лет, но размеры пожаров в горах в среднем меньше в силу отсутствия больших однородных площадей и наличия естественных границ. Районы горных темнохвойных лесов Северной Фенноскандии, Урала и Альп, видимо, не испытывают влияния пожаров. В равнинной части Фенноскандии верховые пожары происходят редко: там преобладают частичные нарушения; но в более сухие исторические периоды (XVII и XIX века) пожары в этом регионе возникали существенно чаще. Пожары в Скандинавии участились в период распространения подсечно-огневого земледелия (с начала XVII века), однако степень обусловленности данного явления именно земледелием неясна, поскольку в данную эпоху также увеличилась засушливость климата [16, 32].

В более континентальных условиях Европейской России пожары не часты, но большую роль играют усыхания, ветровалы (с интервалом 40–200 лет и более) и связанные с ними вспышки массового размножения насекомых. На Урале, в Сибири и на Дальнем Востоке реже всего горят относительно влажные темнохвойные леса (елово-пихтово-кедровые), что связано с горной местностью и обилием водотоков, тогда как лиственничники и сосняки горят существенно чаще. В пожарных рефугиумах сохраняются темнохвойные леса с преобладанием оконной динамики, а на часто выгорающих участках формируются светлых леса с *Larix gmelinii*, *Pinus sylvestris*, *P. sibirica* [37]. Одним из факторов крупномасштабной динамики лесов Сибири и Дальнего Востока является сибирский шелкопряд. Вспышки его массового размножения приводят к дефолиации и гибели хвойных насаждений на обширных площадях (до 10<sup>5</sup> га). Подъемы численности шелкопряда происходят регулярно, с периодичностью в 10–12 лет [7].

Особенности естественной динамики во многом обусловлены характером почвообразующих пород, сочетанием основных параметров урочища (позиция в рельефе, режим увлажнения), которые определяют характер экотопа и, как следствие, присущий ему вероятный набор фитоценозов как динамических систем. Влияние локальных условий местообразования на возобновление, структуру древостоев и ход сукцессий было показано целым рядом исследований. Структура древостоев является отражением происходящих в них динамических процессов. Например, разновозрастные еловые древостои (с мелкооконой динамикой) могут формироваться в определенных типах леса — черничном (средние показатели питания и увлажнения), черничном влажном, долгомошном и черничном сфагновом (бедные почвенные условия, атмосферное увлажнение), сфагновом (очень бедные почвенные условия, атмосферное увлажнение), осоково-сфагновом (бедные почвенные условия, увлажнение за счет осадков и грунтовых вод) [38]. На черничных и чернично-сфагновых участках могут формироваться также относительно разновозрастные древостои (с оконным или когортным типом динамики); разно- или разновозрастная структура древостоев характерна также для кисличных типов леса. В более бедных условиях, в брусничных и бруснично-лишайниковых типах леса преобладают разновозрастные сосняки с разновозрастным ярусом ели [2]. Возрастные когорты выражены в наиболее продуктивных типах леса, где ветровалы формируют крупные «окна», либо в сухих и бедных условиях, где периодические низовые пожары обуславливают возобновление сосны [37]. В целом, для темнохвойных формаций, произрастающих в более богатых и влажных условиях, свойственны частичные нарушения в виде ветровалов, тогда как для сосняков — низовые пожары [4].



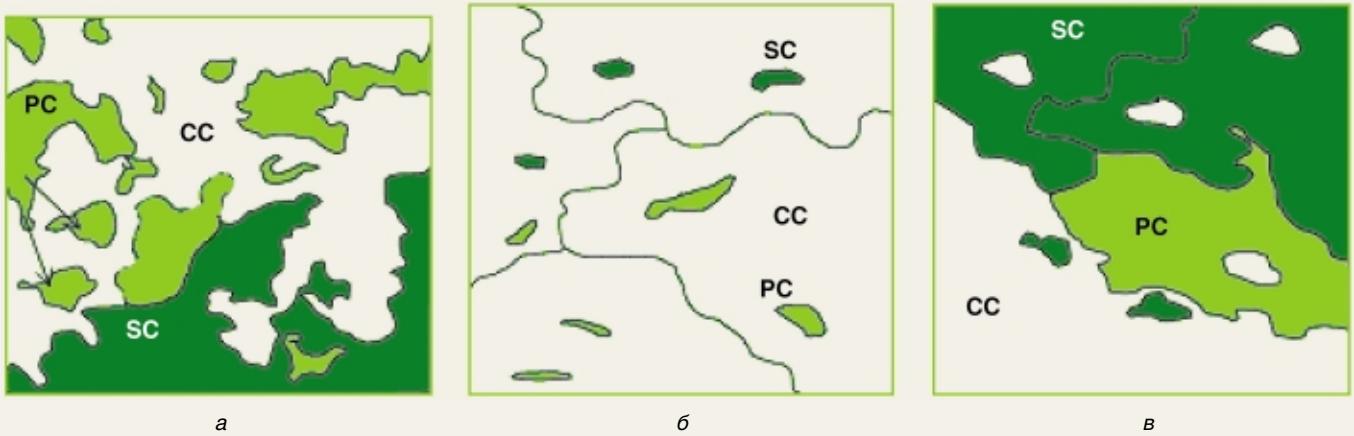


Рис. 3. Схема, иллюстрирующая результаты разных лесохозяйственных мероприятий как последствия пожаров (CC — сплошные рубки, PC — частичные, SC — выборочные рубки относительно регионального оборота крупных нарушений (пожаров)). Мероприятие в какой-то мере воспроизводит состояние насаждений после пожара (CC < 100 лет, PC 100–200 лет, SC > 200 лет): а — реальная мозаика при средней продолжительности пожарного цикла в Западном Квебеке; б — гипотетическая мозаика при коротком цикле пожаров (50–80 лет), короче, чем средний возраст финальной рубки; с — гипотетическая мозаика при длинном цикле пожаров (300–500 лет), значительно превышающем продолжительность жизни первого послепожарного поколения древостоя

## 2. Принципы лесопользования, основанные на имитации естественной динамики и поддержании мозаичности

Концепция имитации естественной динамики (Natural Dynamics Emulation, далее — NDE) использует общеэкологическое представление о том, что сложные системы обладают свойством поддерживать долговременную гибкую устойчивость в ходе изменений и адаптаций [30]. С NDE тесно связаны концепции грубого и тонкого фильтров и естественного диапазона вариабельности (рис. 3). Стратегия управления по принципу грубого фильтра основана на гипотезе о том, что поддержание естественной структуры и динамики лесных экосистем, т. е. набора мест обитания разного масштабного уровня, может обеспечивать разнообразие видов и стабильность экосистемных сервисов, основанных на природных круговоротах (гидрологическом, элементах минерального питания, углерода и др.). На этой основе разработана концепция лесопользования, имитирующего крупные природные нарушения с учетом разнообразия их размеров и оборота [22]. Применение данного подхода предполагает оценку пространственно-временных колебаний, происходящих при отсутствии антропогенного влияния. Лесопользование, основанное на естественной динамике, является динамической реализацией принципа грубого фильтра [30]. Принцип тонкого фильтра предполагает дополнительный учет требований видов, в том числе редких и уязвимых (например, популяции лесного северного оленя и др.).

Методы лесопользования, основанные на понимании естественной динамики леса описаны в целом ряде работ [12, 28]. Для разных уровней планирования предлагается применять различные методы сохранения разнообразия мест обитаний и имитации естественной динамики. Преобладание разных подходов обусловлено разной историей лесопользования. В странах Северной Европы большее развитие получают технологии сохранения и восстановления элементов лесной среды на уровне делянки, поскольку леса там подвергались интенсивной эксплуатации в течение последних 200 лет и крупные участки естественных лесов не сохранились. Так, в Скандинавии в основном предпринимались попытки имитации процессов и структур уровня древостоя, включая технологии несплошных рубок, сохранения ключевых структур, элементов лесной среды и т. д. [15, 18]. В Северной Америке в большей мере развиваются

технологии, предназначенные для сохранения структуры ландшафта, содержащего значительную долю естественных или частично освоенных лесов, основанные на сведениях о режиме пожаров. Поскольку площадь коренных лесов там значительна, главной целью является поддержание существующего биоразнообразия [14]. В Канаде разработаны рекомендации для имитации естественной динамики древостоев при проектировании лесохозяйственных мероприятий — данные нормативы применяются на уровне штатов [33]. Планирование ландшафтного и регионального уровней, выделение ценных мест обитания и охраняемых территорий во всех регионах являются предметом комплексной работы специалистов и преимущественно осуществляется в рамках международных и государственных программ [24].

### 2.1. Ландшафтный уровень

#### 2.1.1. Оборот естественных нарушений и возможные виды хозяйственной деятельности

Параметры естественных нарушений определяют типы и объемы возможных лесохозяйственных мероприятий [14]. В коренных лесах существует градиент лесной мозаики в соответствии с режимом естественных нарушений. С одной стороны этого градиента — участки, проходящие через короткий оборот пожаров, сопоставимый с оборотом рубки (50–100 лет). Такие леса, как правило, располагаются в зонах с резко континентальным климатом и обладают преимущественно разновозрастной структурой. Они содержат редкие фрагменты старовозрастных участков (рефугиумы), образовавшиеся после наиболее старых нарушений. При данном характере возрастной мозаики оправдано применение сплошных рубок. На другом конце градиента — мозаика в регионах с более влажным климатом, где пожары происходят достаточно редко и их оборот существенно превышает продолжительность жизни одной возрастной когорты (> 500 лет). Лесохозяйственная деятельность в таких ландшафтах должна быть основана не на сплошных, а на узколесосечных и выборочных рубках, имитирующих последствия частичных нарушений, происходящих вне пожаров (когортная и оконная динамика) [14]. Площадь старовозрастных участков, оставляемых без вмешательства, также должна быть существенно больше. Диапазон необходимой площади охраняемых лесов может быть определен на основе моделирования потенциальной возрастной структуры лесов.



### 2.1.2. Определение возрастной структуры и доли сохраняемых лесов в ландшафте

Наиболее эффективным методом сохранения естественных лесных экосистем на всех стадиях их формирования является создание крупных ООПТ в составе единого экологического каркаса. Однако определение доли сохраняемых лесов является непростой задачей с точки зрения и экологического, и экономического обоснования. Один из возможных подходов к оценке площади охраняемых территорий — применение накопленных знаний о естественных лесах [31], включая сведения о параметрах крупных естественных нарушений — их частоты, размеры и интенсивность (см. рис. 1).

Малонарушенные лесные территории представляют собой не однородный массив, а мозаику выделов, отличающихся по возрасту древостоев. Сукцессии коренной лесной растительности обуславливают непрекращающиеся изменения растительного покрова во времени и пространстве. Представленность всего спектра возрастных состояний в пределах ландшафта — основа долговременной устойчивости лесных территорий. За счет этого обеспечивается динамическое разнообразие лесных экосистем, мест обитания и видов, связанных с различными сукцессионными стадиями [28 и др.].

Наиболее уязвимым объектом при лесохозяйственной деятельности являются старовозрастные леса. Их доля в естественных условиях определяется оборотом крупных нарушений. Оценка их возрастного диапазона и потенциальной площади может быть дана на основе долговременных (на длительную ретроспективу) оценок среднегодовой площади, испытавшей естественные нарушения [24]. П. Ангельстам и Л. Андеррссон предложили для различных природных зон Швеции методику оценки минимально необходимого количества старовозрастных лесов, которые нужно исключить из пользования для сохранения биоразнообразия [10]. Суть методики состоит в том, чтобы сравнить существующее и потенциальное распределение площади лесов по возрастным классам и типам леса (для типизации использовались природная зона и преобладающая порода) и определить минимально необходимые площади лесов, подлежащих охране, используя известные пороговые величины. В качестве пороговых величин предложены диапазоны не менее 20–30 % потенциальной площади местообитания (например, старовозрастных лесов) [40]. Нужно отметить, что эти показатели получены для некоторых видов-генералистов (птиц и беспозвоночных) и, видимо, не могут применяться для сохранения популяций редких и специализированных видов, имеющих особые требования к местообитанию.

### 2.1.3. Комплексное планирование лесопользования с учетом естественной динамики и физико-географических особенностей региона

Для территорий регионального и ландшафтного уровней [23] предложен алгоритм планирования экологически устойчивого лесопользования, который позволяет, с одной стороны, выделить зоны, где возможно ведение интенсивного лесного хозяйства, а с другой — сформировать каркас охраняемых территорий. Алгоритм предполагает послойную оценку устойчивости лесопользования и исключение из него тех хозяйственных единиц, где оно либо затруднено постоянными особенностями природной среды или характером естественной динамики, либо должно быть ограничено в целях сохранения биоразнообразия. Ниже перечислены основные группы критериев, по которым проводилось зонирование.

**Физико-географические ограничения.** Почвообразующие породы и рельеф во многом определяют характер растительного покрова. В качестве индикаторов, ограничивающих возможность лесохозяйственной деятельности и поддержания лесного покрова выделены: гидроморфные почвы (торфяники); вечномерзлотные грунты; каменистые россыпи; почвы,

легко подверженные дефляции и водной эрозии; крутые склоны. В качестве пороговой меры, предполагающей ограничение хозяйственной деятельности, указывается наличие таких грунтов от 40 % площади хозяйственной единицы.

**Продуктивность лесов.** Потенциал продуктивности участка оценивается исходя из особенностей климата, почвообразующих пород и дренажа. В качестве минимально рентабельной для ведения хозяйства потенциальной продуктивности рассматривалась величина не менее 100 м<sup>3</sup>/га. В качестве пороговой определена мера, при которой продуктивность выше минимальной более чем на 20 % площади хозяйственной единицы.

**Вероятность нарушений (высокий риск пожаров).** Необходимо ограничивать рубки в районах с высокой горимостью и вероятностью пожаров, поскольку здесь существует риск полной утраты лесного покрова. Индикатор уязвимости к пожарам оценивается как доля площади с потенциально продуктивными древостоями, для которой велика вероятность не достичь минимального возраста рубки при данном обороте пожаров. Территории, где не менее 20 % площади лесов имеют значительную (> 33 %) вероятность сгореть, не достигнув минимального возраста рубки, следует исключить из хозяйственной деятельности.

**Ценность для сохранения биоразнообразия.** Для оценки важности участка с точки зрения сохранения биоразнообразия рассматривались три группы индикаторов, соответствующие так называемым грубому и тонкому фильтрам (coarse, fine filters) [22]. Отбор с помощью грубого фильтра нацелен на обеспечение достаточного количества и широкого спектра ценных мест обитания для сохранения разнообразия видов (в том числе характерных для спелых и старовозрастных лесов). Как уже упоминалось, минимальный пороговый уровень площади данных мест обитания предлагается установить в размере 20–30 % потенциальной, которая могла бы присутствовать на территории в условиях отсутствия хозяйственной деятельности [40]. Тонкий фильтр связан с оценкой степени фрагментации мест обитания в пределах хозяйственных единиц. Кроме того, с помощью тонкого фильтра отбираются ключевые места обитания уязвимых видов, которые не были учтены при грубой фильтрации. Например, для сохранения популяций лесного северного оленя ландшафты должны содержать не менее 65 % связанных и старовозрастных лесных и лесоболотных стадий, в связи с чем на территориях обитания данных популяций необходимо сохранение малонарушенных массивов и путей миграций [17].

Таким образом, данный подход позволяет сформировать основу процедуры принятия решений при планировании хозяйственной деятельности. В качестве основных ограничений рассматриваются низкая степень устойчивости ландшафтной местности, высокая вероятность гибели древостоев (горимость), низкая продуктивность, а также необходимость охраны ценных мест обитания, что предполагает достаточную степень изученности территории.

## 2.2. Эксплуатационные леса (повыделный уровень планирования)

Существенная часть ценных лесных мест обитания находится за пределами особо охраняемых природных территорий, в эксплуатационных лесах. При этом ведение лесохозяйственной деятельности на данных территориях сильно влияет на биоразнообразие лесных сообществ, определяя процесс формирования и качество мест обитания, а также влияет на миграции организмов. Обеспечение сохранности биоразнообразия предполагает функционирование эксплуатационных лесов и охраняемых территорий как единой территориальной системы [31].

Экологически устойчивое природопользование должно поддерживать и создавать лесные территории с присущими им развитием и мозаикой мест обитания. В этом случае со-



храняется также устойчивость экосистем, их способность восстанавливаться после нарушений и адаптироваться, например, к изменяющимся климатическим условиям. Поддерживая и реконструируя естественную мозаичность лесов, совершенствуя методы ведения лесного хозяйства и сохраняя элементы естественных сообществ (крупномерный валяж, старовозрастные деревья и др.), можно обеспечить подходящие условия для обитания уязвимых видов в эксплуатационных лесах [4, 31]. Меры по сохранению биоразнообразия имеют особое значение, когда заготовка древесины ведется в малонарушенных лесах или в лесах, структура которых уже кардинально изменена (вторичные леса, выросшие на сплошных концентрированных вырубках, леса на давно освоенных территориях и т. д.). В первом случае нужно, прежде всего, выявлять и сохранять ценные с точки зрения биоразнообразия лесные территории, участки и элементы (например, в формате экологических сетей), во втором — также восстанавливать и повышать качество существующих мест обитания [4].

NDE является основой сохранения биоразнообразия в эксплуатационных лесах [30]. Можно выделить три основных класса моделей NDE, которые могут иметь практическое приложение на практике: модели patch — corridor — matrix и модель ландшафтного континуума; ASIO-модель; многокортная модель.

**2.2.1. Модели, учитывающие пространственную структуру и связующие компоненты лесного массива (модель patch — corridor — matrix и модель ландшафтного континуума)**

Модель patch — corridor — matrix основана на представлении ландшафтной экологии, постулирующем, что природная территория состоит из мозаики различных по качеству мест обитания: ядер — нелинейных участков, существенно отличающихся от окружения (обычно в качестве ядер рассматриваются биологически ценные леса), коридоров, сходных по качеству с ядрами, а также с окружающим матриксом, который составлен менее ценными местами обитания [19]. Модель основана на представлениях биогеографии и метапопуляционной теории [6]. Другая сходная стратегия планирования — модель ландшафтного континуума — указывает, что ядра не всегда легко идентифицируемы, а разнообразие растительного покрова, создающее основу для выживания как популяций отдельных видов, так и их ансамблей, имеет ключевое значение. На практике значимы и пространственная конфигурация, и функциональное разнообразие территории [30].

Структура лесной территории, как на уровне ландшафта, так и на уровне выделов, в большой степени влияет на экологические процессы и, соответственно, на численность популяций. В этой связи необходимо учитывать и требования популяций к площади местообитания, и пространственное расположение охраняемых участков. Конфигурация экологической сети (размеры, форма, взаимное расположение выделов и их пространственная связанность) является важным фактором, определяющим выживание и численность разных видов. Когда доля площади подходящих для некоторого вида мест обитания становится менее 20–30 %, расстояние между такими участками экспоненциально увеличивается, вследствие чего выживание популяции становится проблематичным, поэтому, если доля мест обитания приближается к этому уровню, особую важность приобретает пространственное расположение (связность) объектов [6, 19 и др.].

Основные принципы данных моделей применимы в бо-реальных лесах, но не учитывают современные представления о многоуровневой динамической сложности структуры лесных территорий [30].

**2.2.2. ASIO-модель**

В ASIO-модели, разработанной в Швеции [36], реализована попытка привязать тип динамики и частоту естественных нарушений (прежде всего пирогенных) к типу условий местопроизрастания. Модель основана на сведениях о роли крупных нарушений (в первую очередь пожаров) в северных бореальных лесах, согласно которым в Фенноскандии естественная частота пожаров тесно связана с продуктивностью и влажностью почв и варьирует от низкой в богатых высококислотных лесах до высокой на сухих песчаных почвах. На основе данных о типах условий и обороте пожаров в них места произрастания могут быть разделены на четыре категории по динамике естественного развития и режимам ведения лесного хозяйства [9] (рис. 4).

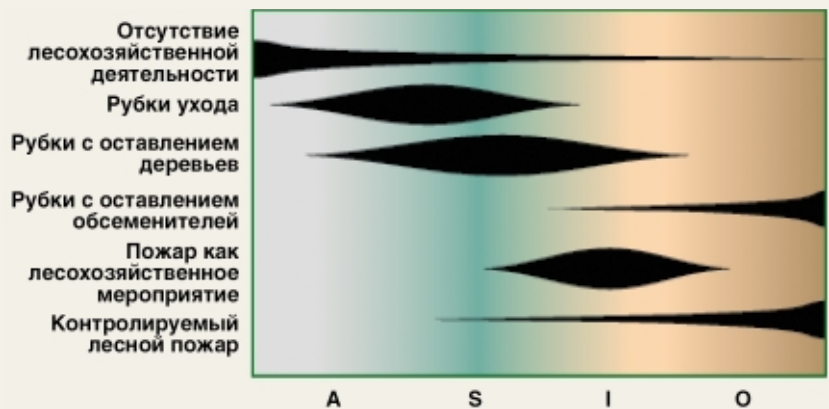


Рис. 4. Принципы ASIO-модели [36]. Четыре категории территории в соответствии с градиентом условий минерального питания и увлажнения, для которых предполагаются разные частоты нарушений

Применяя ASIO-модель, следует учитывать не только естественную динамику пожаров, но и характер влияния огня на элементы лесной экосистемы. В свою очередь этот показатель зависит от интенсивности пожаров, а также от того, как деревья выдерживают воздействие огня. Часто повторяющиеся пожары могут длительное время поддерживать сосняки в устойчивом состоянии, формируя разновозрастный древостой [28]. Редко горящие сырые леса, особенно приручейные и высококислотные, имеющие при этом высокую ценность для сохранения биоразнообразия, должны быть полностью выведены из пользования. Таким образом, модель предполагает оставление интактных коридоров и ядер, в чем она сходна с моделью patch — corridor — matrix и моделью ландшафтного континуума. Кроме того, она учитывает роль нарушений в формировании лесов. Несомненным достоинством модели является ее прямая соотносимость с лесотипологической структурой территории. Однако заложенное в модели предположение о том, что частота пожаров определяется лишь локальными условиями участка, без учета окружающего ландшафта, сильно упрощено и не всегда состоятельно [4]. Наблюдаемые в разных типах лесорастительных условий сообщества, на которых основана ASIO-модель, — это, как правило, результат пожаров прошлого, когда их частота и интенсивность могли существенно отличаться от современной.

**2.2.3. Мультикортная модель**

Модель основана на исследованиях пожарных нарушений и сукцессионной динамики в восточных районах Кана-





Рис. 5. Принципы применения многокогортной модели [14]. Лесная территория подразделяется на участки, представляющие разные стадии послепожарной сукцессии древостоя. К ним применяются различные виды рубок разной интенсивности. Часть лесной территории обновляется сплошными рубками (например, при обороте 100 лет). Таким образом имитируется естественное развитие леса, которое с периодичностью раз в 100 лет подвергается сильным пожарам, уничтожающим древостой. Часть площади оставляется на более длительный период (200 лет и более), в течение которого в них проводят выборочные рубки, имитируя оконную динамику, характерную для длительного беспожарного периода. Часть этих участков в конце оборота подвергают сплошнолесосечной рубке, другую оставляют для дальнейшего развития. Последнюю часть лесов либо оставляют интактной, либо осваивают различными добровольно-выборочными и группово-постепенными рубками

ды и предполагает применение NDE на разных уровнях пространственной организации [14]. В качестве основного фактора нарушений рассматриваются пожары разной периодичности, формирующие новый древостой. Главное отличие данной модели от ASIO — предположение о случайном характере возникновения пожаров на территории и о том, что в ходе сукцессии после пожара лесной участок проходит через различные фазы развития (structural cohorts), которые также могут подвергаться воздействию других нарушений (рис. 5). Необходимая доля и диапазон варьирования разных фаз развития древостоя оцениваются путем пространственно-временного анализа исторических (ретроспективных) режимов нарушений. Если крупные нарушения редки, то на территории преобладают структурно сложные старовозрастные леса, тогда как при частых и обширных пожарах — одновозрастные насаждения и молодняки [14].

Цель применения модели — формирование сложной структуры насаждения, близкой к естественной за счет разнообразия хозяйственных мероприятий. На практике это означает, что в пределах территории лесопользования на различных участках насаждений возможно использование различных видов рубок. Имитация естественной динамики осуществляется с учетом возникновения открытых площадей после сплошных рубок, а также сохранения разновозрастных лесов, где не проводится финальная рубка. Территорию делят на несколько видов режимов хозяйствования, для каждого из которых устанавливают определенные виды и обороты рубок (см. рис. 5). Помимо сплошных применяют различные постепенные и группово-постепенные рубки (вырубают мелкими «окнами»), расширяют диапазон размеров рубок. Предусматривается вариативность таких параметров, как оборот рубки, ее интенсивность и доля изымаемой части древостоя. Как и в ASIO-модели, подчеркивается важность сохранения интактных лесных участков, окруженных буферными зонами, где могут проводиться выборочные или мелкоконтурные рубки низкой интенсивности. Такой подход позволяет имитировать мозаичные структуры лесных эко-

систем, близкие по механизму формирования к естественным.

### 2.2.3. Синтез моделей

Естественные нарушения играют ключевую роль в создании разнообразия и функционировании природно-территориальных систем на разных уровнях их организации. Поэтому разные модели NDE (рис. 6) необходимо использовать совместно, рассматривая их как взаимодополняющие компоненты при планировании лесопользования на разных иерархических уровнях [30]. Модели ландшафтного континуума и patch — corridor — matrix формируют основное природоохранное зонирование территории, содержащее наиболее ценные лесные территории — ядра и другие участки и элементы экологической сети, подлежащие строгой постоянной охране. ASIO и мультикогортная модели могут использоваться как инструменты

для создания целевой структуры матрикса, содержащей динамичную сеть мест обитания, включая буферные зоны и экологические коридоры [28 и др.].

### 2.2.4. Рекомендации применения NDE для бореальных лесов Европы

Для формирования инструментария экологически устойчивого лесного хозяйства необходимо применение знаний о естественных лесах с целью обеспечить и сохранение природного биоразнообразия, и осуществление других целей лесопользования [31]. По результатам работы в коренных боре-



Рис. 6. Модель patch — corridor — matrix, разделяющая лесную территорию на три зоны — на охраняемые территории и выделы (тонкий фильтр), коридоры и буферные зоны, а также на лесохозяйственную зону — матрикс (грубый фильтр). В этих зонах могут быть применимы подходы NDE (планирование, реставрация и специальные модели лесопользования — ASIO и мультикогортная) [30]



альных лесах Финноскандии и севера Русской равнины предложены [4] комплексные рекомендации по NDE, основные из которых приведены ниже.

Обеспечение охраны биоразнообразия на территориальном уровне требует оценки соответствия массива целевой модели, характеризующейся следующими показателями:

- возрастной структурой насаждений и площадью старовозрастных лесов;
- пространственной структурой территории, степенью связности и примыкания.

Сравнивая современное состояние леса с ситуацией, смоделированной на основе параметров естественной динамики, и используя имеющиеся знания о пороговых значениях в области экологии видов, можно определить рамочные краткие и долгосрочные целевые показатели сохранения и развития лесных экосистем [10]. Целевые показатели устанавливаются также на основе того, насколько близкой к естественному состоянию можно сохранить территорию лесопользования, т. е. на основе экономических требований [4].

#### *Возрастная структура и доля старовозрастных лесов*

Образованная в результате сильных пожаров возрастная структура насаждений чаще всего описывается неэкспоненциальной моделью, согласно которой в ландшафте преобладают младшие классы возраста. Данное распределение характерно для районов с континентальным климатом, но неприменимо для Финноскандии и Северо-Западной России, где крупные лесные пожары случаются редко и далеко не всегда уничтожают древостой полностью. Распространение пожаров ограничено большим количеством сырых лесов, водотоков, водоемов и болот. В ненарушенных хозяйственной деятельностью лесах Северной Европы, характеризующихся длительным оборотом крупных пожаров, преобладают территории, на которых произрастают старовозрастные насаждения, что требует сохранения максимально возможной их площади.

В сосняках при низовых пожарах крупные деревья часто выживают, формируя разновозрастный древостой [28]. Для развития естественных еловых лесов характерна оконная динамика и режим длительного разложения древесины. Развитие старовозрастного леса с богатым видовым составом и большим количеством мертвой древесины является очень медленным процессом, который после масштабного пожара длится как минимум 200 лет. Такие ельники обладают широким диапазоном видов, в том числе редких и уязвимых. Необходимо сохранять в пределах лесного ландшафта максимально возможную долю старовозрастных темнохвойных лесов [4]. Сохранить и повысить долю старых древостоев в эксплуатационных лесах можно путем увеличения оборота рубки в части насаждений, применением выборочных и узколесосечных рубок с оставлением крупномерных живых и мертвых деревьев, а также сохранением существенной доли высоковозрастных участков в составе ядер.

#### *Пространственная структура и связность*

По сравнению с эксплуатационными лесами в естественных лесных массивах примыкание участков выражено намного сильнее. Коренные леса также отличаются от эксплуатационных дифференциацией выделов по площади, границы же выделов при этом довольно расплывчаты. Наилучшее ландшафтное примыкание в сочетании с наименьшим количеством пространств, подверженных краевым эффектам, достигается правильным выбором размеров и видов рубок, размещением лесосек в пространстве, а также сохранением сети интактных участков.

Важным условием сохранения биоразнообразия и пространственной связности лесных массивов являются водные и околососисемные экосистемы, такие как ручьи, озера и при-

уроченные к ним прибрежные зоны и болота. Важность сохранения водных и болотных экосистем обусловлена присутствием только им местами обитания. Видовой состав растительности прибрежных лесов очень разнообразен. К околососисемным и болотным объектам приурочено высокое обилие и разнообразие видов всего сообщества живых организмов. Ввиду повышенной влажности пожары в прибрежных лесах случаются редко. Для таких лесов характерно восстановление мелкими «окнами», что обуславливает формирование сложных древостоев, обилие мертвой древесины, сомкнутый полог, постоянный микроклимат. Для сохранения качества воды и водных сообществ водотоков необходимо, чтобы минимальная ширина защитной полосы составляла не менее 30 м, однако существование специализированных в прибрежных лесах видов требует создания защитной полосы шириной не менее 50–100 м [31], а для сохранения водной и околососисемной фауны и долинных лесов рекомендуется выделение более широких водоохранных полос. Выборочные рубки в водоохранных полосах не рекомендуются, так как они существенно изменяют микроклиматические условия и ведут к исчезновению ряда специализированных видов.

### **2.3. Структурная неоднородность на уровне насаждений — методы ее создания и поддержания**

#### *2.3.1. Хозяйственные мероприятия при NDE*

Трем основным классам нарушений древостоя (см. рис. 2) соответствуют три группы лесных экосистем [11]:

- катастрофические нарушения, вызывающие гибель всех деревьев и последующие сукцессии одновозрастного древостоя;
  - периодически повторяющиеся низовые подстильно-гумусовые пожары и другие обширные фрагментарные нарушения, формирующие неоднородный древостой с разновозрастным, многоярусным пологом;
  - образование в результате нарушений мелких «окон», формирующих фрагментированный лес с неоднородной высотной-возрастной структурой, преобладающей породой в котором часто является ель или пихта.
- Рубками, имитирующими естественную структуру насаждения, возникающую в результате данных процессов, соответственно являются:

- сплошные рубки и рубки ухода в одновозрастном насаждении;
- узколесосечные рубки, группово-постепенные рубки (вырубают мелкими «окнами»), а также рубки ухода и постепенные рубки, предполагающие формирование сложного по возрасту и высоте древостоя (деланка остается покрытой лесом);
- группово-постепенные и добровольно-выборочные рубки, с помощью которых формируют в насаждении типичную мелкооконную структуру (деланка остается покрытой лесом).

Соотношение видового состава древесных пород, его возрастную, пространственную и ярусную структуру можно регулировать рубками ухода. Эти рубки должны быть нацелены на поддержание типичной для девственных лесов неоднородной пространственной структуры, от которой, в свою очередь, зависит биоразнообразие [4].

Необходимо учитывать, что по сравнению со сплошными рубками процесс возобновления участков после постепенных и проходных рубок характеризуется затрудненным поселением (обусловленным в том числе недостаточным осветлением и быстрым задернением волоков) и замедленным развитием подраста. Равномерная выборка при постепенных рубках в ельниках создает разреженный древостой, не похожий на возникающий вследствие естественных нару-





шений. При проведении таких рубок часто не учитываются особенности грунтов — в заболоченных лесах, на глинистых и торфянистых грунтах проведение выборочных рубок ели старше 60 лет ведет к неустойчивости насаждения и ветровалам, а также к последующим санитарным рубкам и полному уничтожению участка как местообитания. Поэтому в ельниках предпочтительнее проводить узколесосечные и группово-выборочные рубки, имитирующие «окна». Одновременно с проведением постепенной рубки необходимо обеспечивать возобновление древостоя: лучшему поселению и росту возобновления способствуют осветление и сохранение таких микробиотопов, как валеж и ветровально-почвенные комплексы [28].

### 2.3.2. Сохранение и воссоздание важных компонентов лесной среды на делянке

#### Разнообразие компонентов лесной среды

При всех способах рубок необходимо оставлять на участке важные элементы лесной среды, унаследованные от предыдущего древостоя и образованные в результате естественных нарушений, — сухостой, ветровально-почвенные комплексы, крупномерный валеж на разных стадиях разложения, а также характерные для многоярусных насаждений разновысотные деревья [39]. Важно поддерживать разнообразие структуры древостоя, т. е. сохранение деревьев разных пород и размеров (например, для сохранения разнообразия эпифитных мохообразных и лишайников). Необходимо сохранять на делянках такие естественные экологические коридоры, как влажные ложбины и прибрежные зоны постоянных и временных водотоков, по возможности оставлять ветроустойчивые линейные элементы и фрагменты лесных мест обитания [4 и др.]. Основными компонентами лесной среды, которые необходимо сохранять или восстанавливать, являются:

- старые деревья, как хвойные, так и лиственные;
- сломанные, наклонные и дуслистые деревья;
- деревья, являющиеся субстратом для эпифитных мохообразных и лишайников (осина, широколиственные породы, рябина, ива козья и др.);
- обгоревшие живые и мертвые деревья;
- ветровально-почвенные комплексы;
- участки смешанных древостоев (с участием лиственных деревьев);
- неоднородный по структуре и породному составу нижний ярус;
- многоярусный полог древостоя;
- сложная возрастная структура древостоя;
- окраины болот;
- водотоки и водоемы (включая буферную зону);
- мертвая древесина (валеж различного размера, особенно крупномерный, скопления мертвой древесины, сухостой).

#### Количественные требования к сохранению мертвой древесины

Многие виды получают возможность выжить, если сохраняется или появляется подходящее для них микроместообитание. Например, некоторые виды живых организмов, обитающие на мертвой древесине, продолжают обитать в лесах, пройденных несплошными рубками, если там остается подходящий субстрат (крупномерные мертвые деревья). Снижение объема мертвой древесины (КДО) — одно из наиболее существенных изменений в структуре сообщества под влиянием хозяйственных мероприятий [34 и др.]. Средний объем мертвой древесины в коммерческих лесах Швеции составляет около 6 м<sup>3</sup>/га, для Финляндии рекомендовано 5–10 м<sup>3</sup>/га, тогда как в старовозрастных лесах Фенноскандии эта величина колеблется от 20 до 130 м<sup>3</sup>/га. На примере

некоторых групп видов были выявлены пороговые величины объемов КДО (белоспинный дятел — 10–20, сапроксильные виды жуков — 8–28 м<sup>3</sup>/га). Установлены пропорциональные зависимости числа видов афиллофоровых грибов при увеличении запаса КДО в коммерческих лесах, которые, однако, не касаются редких и специализированных видов: последние отмечаются в старовозрастных лесах, которые имеют другую историю освоения, а не только иное количество и качество мертвой древесины. При объеме КДО от 20 м<sup>3</sup>/га могут выживать виды-генералисты и некоторые уязвимые виды, но редкие виды отмечаются только в старовозрастных лесах с объемом древесины более 100 м<sup>3</sup>/га.

На практике совместить интенсивное лесное хозяйство и объемы КДО, близкие к таковым в старовозрастных лесах, невозможно. Запас КДО варьирует в ходе цикла лесохозяйственных мероприятий, что затрудняет сохранение непрерывности данного местообитания. Согласно данным последних исследований для североевропейских бореальных лесов пороговый объем КДО у большинства видов соответствует 20–30 м<sup>3</sup>/га [34 и др.]. Должны также учитываться пространственное распределение мертвой древесины, порода, размеры и стадии разложения. Фрагменты мест обитания, включающих особенно большое количество мертвой древесины, следует оставлять вне заготовительной деятельности.

Выделение такого рода участков и элементов на вырубках нельзя, однако, рассматривать как меру, достаточную для сохранения популяций редких видов. Достоверных данных, которые подтверждали бы долгосрочное выживание популяций редких видов на отдельных небольших ключевых элементах на вырубках, нет [6]. Сокращение площади среды обитания редких и уязвимых видов неизбежно приведет к уменьшению численности их популяций и может привести к их вымиранию на данной территории.

## Заключение

Лесное хозяйство, которое ведется на основании имитации естественной динамики лесов, стремится сохранить в насаждениях структурную неоднородность и разнообразие среды мест обитания [4]. Сравнение с традиционным лесопользованием, базирующимся на создании одноярусных древостоев, показывает лучший результат NDE при оценке воздействия на биоразнообразие [30].

Большинство работ по практическому применению NDE относятся к Северной Америке, для Евразии пока опубликованы лишь теоретические работы [30]. Для бореальных лесов Российской Федерации в большей степени применим опыт Канады, нацеленный на сохранение прежде всего существующего биоразнообразия на региональном и ландшафтном уровнях, что не исключает и применения скандинавских технологий реставрации и сохранения мест обитания локального уровня (это особенно актуально для вторичных лесов с длительной историей природопользования и лесов на месте сплошных концентрированных рубок XX века). Однако разработка новых технологий планирования, основанных на природном режиме крупных естественных нарушений, значительно затрудняется крайней скудостью информации о них, равно как и о биоразнообразии, связанном с разными стадиями динамики. Для развития устойчивого лесного хозяйства, основанного на понимании функционирования коренных лесов, остро не хватает знаний о естественной структуре и динамике леса [14, 22].

Параметры NDE могут быть определены на основе моделирования потенциальной (без антропогенного воздействия) структуры лесов. Для этого необходимо выполнить оценку частот и площадей естественных нарушений в корен-



ных лесах различных природных регионов, приводящих к образованию природных аналогов рубок разного типа, — крупных пожаров, ветровалов, повреждений насекомыми [13] с учетом лесотипологических и ландшафтных особенностей. При этом надо принимать во внимание то, что на уровне природных зон, физико-географических регионов смена климата и геологического строения территории становится достаточно выраженной и обуславливает значительные различия структуры лесных ландшафтов, в составе лесных сообществ и в связи между составом лесных сообществ, их динамикой (ходом сукцессий) и лесорастительными условиями [3]. Таким образом, характер протекания естественных нарушений и сукцессий лесов меняется в зависимости от территориальных и географических факторов, в связи с чем параметры NDE должны составляться для каждой территории с учетом ее специфики. Необходимо также избегать распространения данных, полученных для небольших территорий, на всю бореальную зону [13].

В условиях недостаточной информации всегда существует риск непредсказуемой реакции экосистем на хозяйственные воздействия, поэтому необходимо использовать принцип предосторожности — избегать мероприятий, которые могут привести к отрицательным или непредсказуемым последствиям для природной среды, в том числе заведомо изменяющих структуры сообществ и ландшафтов в большей сте-

пени, чем это было бы возможно при естественном режиме нарушений [14]. Поэтому при планировании и применении технологий NDE необходимо уделять особое внимание предварительной инвентаризации биологического разнообразия, применению тонкого фильтра для сохранения ценных и редких мест обитания, а также мониторингу последствий лесохозяйственной деятельности [5]. Необходимость инвентаризации биологического разнообразия и поддержания его устойчивого состояния отражена в важнейших нормативных правовых актах Российской Федерации, из нее проистекают законодательные требования федерального и регионального уровней по охране объектов растительного и животного мира и их среды обитания и, как следствие, экологически устойчивого лесопользования.

К сожалению, ждать результатов многолетних исследований для изменения практики лесопользования невозможно, так как коренные леса быстро исчезают, что возлагает на нас особую ответственность за поддержание существующего биоразнообразия лесов и сохранение малонарушенных лесов. В долгосрочной перспективе затраты на разработку методов лесного хозяйства, основанных на естественных процессах, скорее всего окажутся намного меньше, чем затраты на реставрацию лесных экосистем и попытки восстановить устойчивость лесных экосистем, которые уже сейчас вынуждены нести европейские страны [14].



## ЛИТЕРАТУРА

1. Гизатуллин Х. Н., Троицкий В. А. Концепция устойчивого развития: новая социально-экономическая парадигма // *Общественные науки и современность*. 1998. № 5.
2. Дыренков С. А. Структура и динамика таежных ельников. Л., 1984. 174 с.
3. Исаченко А. Г. Введение в экологическую географию: Учеб. пособие. СПб., 2003. 192 с.
4. Куудувайнен Т., Эса Х. Основы ведения экологически устойчивого лесного хозяйства / Хвойные леса северных широт — от исследования к экологически устойчивому лесному хозяйству. Йювяскюля, 2009. С. 8–16.
5. Стратегия и план действий по сохранению биологического разнообразия Российской Федерации. М., 2014. 275 с.
6. Хански И. Ускользящий мир. М., 2010. 344 с.
7. Юрченко Г. И., Турова Г. И., Кузьмин Э. А. Последствия массовых размножений сибирского шелкопряда в дальневосточных хвойно-широколиственных лесах // *Сб. тр. ДальНИИЛХ*. 2003. Вып. 36. С. 176–193.
8. Achard, F., Mollicone, D., Stibig, H. J. et al. 2006. Areas of rapid forest-cover change in boreal Eurasia. *Forest Ecology and Management* 237: 322–334.
9. Angelstam, P. K. 1998. Maintaining and restoring biodiversity in European boreal forests by developing natural disturbance regimes. *Journal of Vegetation Science* 9:593–602.
10. Angelstam, P., Andersson, L. 2001. Estimates of the needs for forest reserves in Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research* 3: 38–51.
11. Angelstam, P., Kuuluvainen, T. 2004. Boreal forest disturbance regimes, succession-al dynamics and landscape structures — a European perspective. *Ecol. Bull.* 51: 117–136.
12. Attiwill, P. M. 1994. The disturbance of forest ecosystems — the ecological basis for conservative management. *For. Ecol. Manage.* 63(2-3): 247–300.
13. Bergeron, Y., Gauthier, S., Kafka, V. et al. 2001. Natural fire frequency for the eastern Canadian boreal forest: consequences for sustainable forestry. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne de Recherche Forestiere* 31:384–91.
14. Bergeron, Y., Leduc, A., Harvey, B. D., Gauthier, S. 2002. Natural fire regime: a guide for sustainable management of the Canadian boreal forest. *Silva Fennica* vol. 36, no. 1, article id 553. <http://dx.doi.org/10.14214/sf.553>
15. Bevarande och restaurering av biologisk mangfold [Maintenance and restoration of biological diversity]. 2013. Umeå, Sweden: Sveriges Lantbruksuniversitet, Institutionen fur vilt, fisk och milju; [cited 2013 Aug 27]. Available from: [www.slu.se/viltfiskmiljo/biocoore](http://www.slu.se/viltfiskmiljo/biocoore). Swedish.
16. Drobyshev, I., Bergeron, Y., de Vernal, A. et al. 2016. Atlantic SSTs control regime shifts in forest fire activity of Northern Scandinavia. *Scientific Reports* 6: 1–13.
17. Dzus E, Ray J, Thompson Y, Wedeles C. 2010. Caribou and the National Boreal Standard: Report of the FSC Canada Science Panel. 71 p.
18. Forest management regimes based on natural disturbance dynamics. 2010. Vantaa, Finland: Finnish Forest Research Institute; [cited 2014 June 4]. Available from: [www.metla.fi/hanke/3524/index-en.htm](http://www.metla.fi/hanke/3524/index-en.htm). Finnish.
19. Forman, R. T. T. 1995. Land mosaics: the ecology of landscapes and regions. Cambridge University Press, Cambridge, U. K.
20. Fraver, S., Jonsson, B. G., Junsson, M., Esseen, P. A. 2008. Demographics and disturbance history of a boreal old-growth Picea abies forest. *Journal of Vegetation Science* 19: 789–798.
21. Fries, C., Johansson, o., Pettersson, B., Simonsson, P. 1997. Silvicultural models to maintain and restore natural stand structures in Swedish boreal forests. *Forest Ecology and Management* 94:89–103.
22. Hunter, M. L. (ed.). 1999. Maintaining biodiversity in forest ecosystems. Cambridge University Press. 698 pp.
23. Jobidon, R., Bergeron, Y., Robitaille, A. et al. 2015. A biophysical approach to delineate a northern limit to commercial forestry: the case of Quebec's boreal forest. *Can. J. For. Res.* 45: 515–528.
24. Johnson, E. A., Miyayoshi, K., Weir, J. M. H. 1995. Old growth, disturbance, and ecosystem management. *Canadian Journal of Botany* 73: 918–926.
25. Khakimulina, T., Fraver, S., Drobyshev, I. 2016. Mixed-severity natural disturbance regime dominates in an old-growth Norway spruce forest of northwest Russia. *Journal of Vegetation Science* 27(2): 400–413.
26. Kneeshaw, D., Bergeron, Y., Kuuluvainen, T. 2011. Forest ecosystem structure and disturbance dynamics across the circumboreal forest. In *The Sage handbook of biogeography*, ed. A. C. Millington, M. B. Blumler, and U. Schickhoff, 263–280. Los Angeles: Sage.
27. Koivula, M., Kuuluvainen, T., Hallman, E. et al. 2014. Forest management inspired by natural disturbance dynamics (DISTDYN) — a long-term research and development project in Finland, *Scandinavian Journal of Forest Research* 29: 6, 579–592.
28. Kuuluvainen, T. 2002. Natural variability of forests as a reference for restoring and managing biological diversity in boreal Fennoscandia. *Silva Fennica* 36: 97–125.
29. Kuuluvainen, T., Aakala, T. 2011. Natural Forest Dynamics in Boreal Fennoscandia: a Review and Classification. *Silva Fennica* 45: 823–841.
30. Kuuluvainen, T., Grenfell, R. 2012. Natural disturbance emulation in boreal forest ecosystem management — theories, strategies, and a comparison with conventional even-aged management. *Can. J. Forest Res.* 42: 1185–1203.
31. Lindenmayer, D., Franklin, J. F. 2002. *Conserving forest biodiversity. A comprehensive multiscaled approach*. Island Press, Washington, D. C.
32. Niklasson, M., Granström, A. 2000. Numbers and sizes of fires: Long-term spatially explicit fire history in a Swedish boreal landscape. *Ecology* 81: 1484–1499.
33. OMNR. (2001). *Forest management guide for natural disturbance pattern emulation, Version 3.1*. Ont. Min. Nat. Res., Queen's Printer for Ontario, Toronto. 40 p.
34. Penttilä, R., Siitonen, J., Kuusinen, M. 2004. Polypore diversity in managed and old-growth boreal Picea abies forests in southern Finland. *Biol. Conserv.* 117: 271–283.
35. Ranius, T., Johansson, V., Fahrig, L. 2010. A comparison of patch connectivity measures using data on invertebrates in hollow oaks. *Ecography*, Vol. 33, 5: 971–978.
36. Rulcker, C., Angelstam, P., Rosenberg, P. 1994. Natural forest-fire dynamics can guide conservation and silviculture in boreal forests. *SkogForsk* 2: 1–4.
37. Shorohova, E., Kneeshaw, D., Kuuluvainen, T., Gauthier, S. 2011. Variability and dynamics of old-growth forests in the circumboreal zone: implications for conservation, restoration and management. *Silva Fennica*, vol. 45, no. 5, article id 72. <http://dx.doi.org/10.14214/sf.72>
38. Shorohova E., Kuuluvainen T., Kangur A., Jxgiste K. 2009. Natural stand structures, disturbance regimes and successional dynamics in the Eurasian boreal forests: a review with special reference to Russian studies. *Annals of Forest Science* 66 (2): 1–20.
39. Siitonen, J. 2001. Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: fennoscandian boreal forests as an example. *Ecol. Bull.* 49: 11–41.
40. Swift, T. L., Hannon, S. J. 2010. Critical thresholds associated with habitat loss: a review of the concepts, evidence, and applications. *Biol. Rev.* 85:35–53.