

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
ЦЕНТР ПО ПРОБЛЕМАМ ЭКОЛОГИИ  
И ПРОДУКТИВНОСТИ ЛЕСОВ

# МОНИТОРИНГ БИОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ЛЕСОВ РОССИИ

Методология и методы



МОСКВА НАУКА 2008

УДК 581  
ББК 28.5  
М77

Ответственный редактор  
академик *А.С. Исаев*

Рецензенты:

доктор биологических наук *Д.Г. Замолодчиков*,  
член-корреспондент РАН *Л.П. Рысин*

**Мониторинг биологического разнообразия лесов России: методология и методы /**  
[Отв. ред. А.С. Исаев] ; Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов  
РАН. – М. : Наука, 2008. – 453 с. – ISBN 978-5-02-035751-8.

В книге представлена методологическая основа мониторинга биоразнообразия бореальных лесов России. Она базируется на концептуальном подходе мониторинга биоразнообразия с учетом пространственно-временной динамики лесообразовательного процесса и современного состояния лесов. Представлены оптимальные оценочные процедуры биоразнообразия лесных экосистем, даны результаты инвентаризации их зонального типологического разнообразия. Изложены принципы организации и тематическое содержание ГИС-мониторинга.

Для экологов, геоботаников, лесоводов, преподавателей и студентов высших учебных заведений.

По сети “Академкнига”

ISBN 978-5-02-035751-8

© Центр по проблемам экологии  
и продуктивности лесов  
Российской академии наук, 2008  
© Редакционно-издательское  
оформление. Издательство “Наука”.  
2008

лей восстановления растительного покрова с учетом расположения рефугиумов квазиклиматических лесных экосистем и скоростей расселения их обитателей.

## 6.2. ОСНОВНЫЕ ВАРИАНТЫ СУКЦЕССИЙ В ЛЕСНОМ ПОКРОВЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

Современный растительный покров лесного пояса, как следует из обширной литературы, представляет собой множество сукцессионных экосистем, развитие которых осуществляется преимущественно аллогенным путем (Восточноевропейские леса..., 2004). Основные причины сукцессионных процессов – традиционное природопользование, которое на Русской равнине регистрируется, начиная с четырех тысяч лет назад (бронзовый век), а также индустриальные воздействия последних столетий.

### 6.2.1. Традиционное природопользование на территории Европейской России и его влияние на лесные экосистемы

Среди основных видов традиционного природопользования наиболее существенное влияние на динамику растительности и почв лесного пояса Европейской России и Европы в целом оказало подсечно-огневое, переложное и паровое земледелие, лесной выпас, сенокосение в лесу, заготовка веточного корма, сбор подстилки, рубки разных типов и создание лесных культур (Абатуров и др., 1997; Традиционный опыт..., 1998; Восточноевропейские леса..., 2004; Forest biodiversity..., 2004). В западной литературе представления о традиционном природопользовании синтезированы в виде нового научного направления – экологической истории (Motzkin et al., 1996; The ecological history..., 1998; European woods..., 1999; Tree-ring analysis..., 1999; A history..., 2000; Forest history..., 2000; Vera, 2000). Итоги отечественных исследований представлены ниже.

#### Земледелие

*При подсечно-огневом земледелии* участок леса, отведенный под расчистку, засекали или рубили; высохшие деревья сжигали, стараясь равномерно прожечь почву по всей площади подсеки, затем участок засевали 1–3 года на песчаных и 5–8 лет на суглинистых почвах. После этого участок оставляли зарастать лесом или некоторое время использовали как сенокос или пастбище. Общая длительность хозяйственного цикла составляла 25–80 лет. За это время на вторично лесной территории восстанавливались не все лесные виды, а преимущественно раннесукцессионные.

*При переложной системе земледелия* участок земли отводился для отдыха на 10–15 лет. Обычно в условиях лесного пояса за это время он зарастал лесом, после чего его опять расчищали и выжигали. В перелог отпускали земли выпаханые, не способные дать приемлемый урожай. При такой системе земледелия только небольшая часть лесных видов успевала внедриться на бывшую пашню.

Очевидное следствие подсечно-огневого и переложного земледелия – локальное периодическое нарушение лесной растительности. При этом уничтожается большое разнообразие микроместообитаний, сформированных в результате жизни и смерти деревьев, нивелируется биогенный микро-рельеф, что существенным образом снижает биоразнообразие. Характер восстановления лесов при забрасывании полей зависит от размеров безлесной площади и от степени преобразования почвы и экотопа. Чем больше безлесная площадь, тем сложнее восстановление всего биоразнообразия из-за больших разрывов в ареалах, и тем большую роль в лесном покрове начинают играть раннесукцессионные (пионерные) виды, дальность распространения семян которых обычно значительно больше, чем поздне-сукцессионных видов. Именно поэтому так велика доля мелколиственных и сосновых лесов в южной части лесного пояса, где большая часть современных лесов сформирована на крупных безлесных территориях.

Наиболее существенные последствия любой системы земледелия для почвы связаны с обнажением ее поверхности, что ведет к разрушению агрегатов, поверхностному перемыву почвенного материала, а затем переносу сепарированных частиц как латерально, так и в глубь профиля. Сортировка частиц при фильтрации суспензий приводит к морфологической дифференциации профиля. По мере заполнения каналов миграции водопроницаемость уменьшается и развивается поверхностное оглеение (Ремезов, Погребняк, 1965; Пономаренко и др., 1993; Караваева, 1996; Дюшофур, 1998; Зайдельман, 1998). В результате вместо почв с недифференцированным темногумусовым профилем формируются подзолистые почвы и подзолы с четко дифференцированными горизонтами. На таких почвах могут существовать только наименее экологически требовательные лесные виды.

Другие последствия земледелия – исчезновение или сокращение численности видов почвенной фауны, снижение степени зоогенной проработки почв, развитие ветровой и водной эрозии (Турсина и др., 1982; Караваева и др., 1985; Пономаренко, 1999; Орлов и др., 2002; Бобровский, 2004; и др.).

Интенсивность воздействия традиционного земледелия на состав и структуру лесов определяется применением огня в течение длительного времени и на огромных площадях. Так, в современной лесостепи и в широколиственных лесах подсечно-огневое земледелие появилось не позднее 5000 л. н., в хвойно-широколиственных лесах и в южной тайге – 4000 л.н., в средней и северной тайге – 2500 л.н.

Классическая подсека представляет собой весьма интенсивную технологию с очень мощной нагрузкой на экосистемы (Бобровский, 2004). Размер полей при подсеке обычно не превышал 2 га (Кульпин, Пантин, 1993), однако в сумме площадь расчищенных участков могла охватывать район в десятки или даже сотни квадратных километров (История крестьянства, 1985). Площадь выжигаемых участков часто в десятки-тысячи раз превышала собственно посевные площади. При этом нельзя считать безусловным мнение о небольшой доле земель, пригодных для подсечно-огневого земледелия – например, в Финляндии за XVIII–XIX века через подсеку прошло 85% территории, при этом оборот подсеки составлял 25–40 лет (Куусела, 1991), а урожайность зерновых за эти два века уменьшилась в два раза (История крестьянства, 1985).

С пашенным земледелием связаны свои особенности воздействия на экосистемы. Эволюция плужных орудий, увеличение числа операций обработки почвы вели к более интенсивной дезагрегации, нарушению равновесия между выносом и возвращением в верхний горизонт тонких продуктов перемыва (илистые фракции), интенсификации процессов минерализации и трансформации органического вещества. В результате происходило истощение, выпахивание почвы.

Время максимального сокращения площадей лесов и наиболее экстенсивного использования лесных земель под пашню варьировало по регионам. В XI–XIII веках были практически полностью освоены водораздельные территории центральных и северо-западных районов, с XIII–XIV века здесь отмечается дефицит пахотных земель. К началу XVI века во многих районах Европейской России уровень распахек достиг максимально возможного (Колчин, Куза, 1985; История крестьянства, 1985; и др.), а лесистость некоторых центральных уездов упала до 6% (Колчин, Куза, 1985).

Очень большая длительность применения подсеčno-огневого и переложного земледелия в Европейской России и отсутствие постоянного удобрения пашен привели к массовой деградации почвенного покрова – *широкому распространению подзолистых почв* в центре и на севере Восточной Европы, а также к деградации экотопов и изменению гидрологического режима территорий (Офман и др., 1998; Бобровский, 2001). На почвах тяжелого гранулометрического состава в условиях пологих склонов или плакоров получило развитие заболочивание. В результате были сформированы обширные массивы торфяно-глебовых, глеево-подзолистых и т.п. почв. Увеличивающийся дефицит площадей пашен и сенокосов обусловил необходимость осушения болот, что привело к увеличению скорости сезонного «сброса» грунтовых вод, уменьшению числа ручьев и малых рек.

### Рубки

В лесных областях рубки неизменно сопутствовали человеку с давних времен. При приисковых или выборочных рубках малой интенсивности лесная среда сохраняется, поскольку напочвенный покров нарушается слабо, а почва практически непрерывно находится под пологом древесной растительности. Основное воздействие таких рубок заключается в отчуждении биомассы и препятствовании оборачиванию почвы вывалами, при этом исчезают ниши для возобновления некоторых видов деревьев, кустарников и трав. Сокращение видового разнообразия деревьев и кустарников на больших площадях связано также с разнообразными лесными промыслами (Абатуров, 2000).

Наиболее существенные преобразования лесной растительности происходят при сплошных рубках. Считается, что в лесах Европейской России они получили широкое распространение в 1930-х годах, однако, они были неотъемлемой частью технологии подсечного земледелия. Следует отметить, что выборочные рубки высокой интенсивности, которые по воздействию на экосистемы сходны со сплошными, проводились в лесах практически всех категорий (Пономарев, 1901).

Помимо полного уничтожения древесной растительности, повреждения напочвенного покрова и почвы, сплошные рубки приводят к резкому изме-

нению условий среды: освещенности, режимов температуры и влажности, почвенного богатства и кислотности. При сплошных рубках создаются условия для минерализации подстилки и других растительных остатков. Происходит обогащение верхнего горизонта почвы доступными формами элементов минерального питания растений, особенно азота, не используемого полностью живыми растениями. Значительная часть нитратов вымывается с поверхностным и внутрипочвенным стоком (Likens et al., 1970; Работнов, 1983). В северных районах одним из важнейших последствий сплошных рубок является заболочивание вследствие изменения гидрологического режима. Оно обусловлено значительным увеличением количества осадков, поступающих на поверхность почвы; уменьшением влаги, испаряемой в результате транспирации растений. Чем беднее средне и сильно увлажненные почвы, тем вероятнее их заболочивание. Таким образом, имеет место «цепная реакция» – верхние горизонты почв обедняются в результате вырубок, пожаров и других воздействий, что увеличивает вероятность их временного или длительного заболочивания. Важна для развития заболочивания и роль растительности, развивающейся на первых стадиях сукцессии. В условиях значительной гумидности после вырубки древостоя формируется сплошной моховой покров, обладающий большой влагоемкостью и снижающий газообмен между атмосферой приземного слоя и почвой. Это создает условия для повышения уровня верховодки, и развития оглеения (Ремезов, Погребняк, 1965; Работнов, 1983).

Принципиальное значение имеет оборот рубки – это время, в течение которого восстанавливается растительность и почва. Издавна в Европейской России практиковался крайне малый оборот рубки деревьев, составлявший 25–80 лет при подсеке, 10–20 лет при перелоге и 10–30 лет в дровяных лесах. В центральных и южных губерниях дровяные леса занимали основную часть лесопокрытой площади, доля строевых и корабельных лесов редко превышала 10%. Кроме рубок, большое значение для отчуждения биомассы имели такие воздействия, как сбор хвороста и вырубка сухостоя, практиковавшиеся во всех лесах.

В настоящее время с рубками по-прежнему связаны значительные потери лесного биоразнообразия (Ярошенко, 1999; Ярошенко и др., 2001; Состояние биоразнообразия..., 2004). Причина этого – преобладание сплошных рубок с большими площадями лесосек, малыми сроками примыкания. В настоящее время наиболее интенсивно рубят леса в северной и средней тайге от Карелии до Урала. Серьезную проблему в центральных и южных районах представляет рост объемов рубок ухода, многие из которых технологически неотличимы от сплошнолесосечных рубок. В последние десятилетия угрозой фактором стало отторжение лесных земель для целей, не связанных с ведением лесного хозяйства: под строительство, добычу полезных ископаемых и др.

Сплошнолесосечные концентрированные рубки в средней и северной тайге, как и распахки в более южных районах, определили господство мелколиственных видов и, в первую очередь, березы пушистой и бородавчатой на ранних этапах сукцессий.

### Сбор лесной подстилки

Еще один фактор, который с давних времен, в совокупности с рубками, практически нацело исключал возможность поступления древесной органики в почву и катастрофически уменьшал гумусообразование в лесах – сбор листового опада (лесной подстилки). Обнажение почвы в сезон дождей (время сбора подстилки обычно осень) стимулировало также развитие поверхностных процессов деградации.

Отрицательное влияние сбора лесной подстилки на почву, повсеместно распространенное в XVIII–XIX веках (Гомилевский, 1897; Скворцов, 1865), было доказано уже в конце XIX века (Ремезов, Погребняк, 1965). Сбор подстилки приводит к снижению содержания гумуса, азота, кальция, магния, фосфора; к значительному уплотнению верхнего горизонта, особенно на глинистых почвах; к потере почвой ее структуры (Эвальд, 1980). Длительный сбор подстилки, в сочетании с низовыми пожарами, выпасом скота и пр. приводит к исчезновению многих видов почвенной мезофауны, изменению детритных цепей и, как следствие, к изменению типа гумусонакопления (от мулля к модеру, а иногда и к мору). В результате произрастание наиболее требовательных к богатству почвы видов становится невозможным. Так, сбор лесной подстилки – это одна из причин сильного сокращения доли широколиственных видов деревьев в южной тайге.

### Лесной выпас

Выпас скота в лесах Европы был распространен с бронзового века (Антипова, 2006). Первые документальные свидетельства выпаса в лесах Центральной Европы относятся к VII веку (Арнольд, 1895; Vera, 2000). В лесных областях Европы, в связи с дефицитом расчищенных из-под леса земель и необходимостью их использования для пашен и сенокосов, лес являлся основным местом содержания скота в течение всего вегетационного периода.

Под влиянием пастбы происходит уплотнение верхних почвенных горизонтов, по крайней мере, до глубины 20 см; в течение года они испытывают контрастный режим увлажнения. Уплотнение и вызываемое им пересыхание изменяют азотный баланс, понижают эффективность азотфиксации, аммонификации и нитрификации почвы (Жуков, 1949; Ремезов, Погребняк, 1965). В условиях интенсивного выпаса возникает не свойственный лесу в нормальных условиях поверхностный сток. Можно предположить, что именно с неумеренным лесным выпасом на протяжении многих сотен лет связано формирование сильно расчлененного эрозионного рельефа в широколиственных лесах и лесостепи, в первую очередь на лессовидных суглинках и песках.

При выпасе в лесу объедается и затаптывается подрост и подлесок, и выпасаемые леса имеют «парковый» облик. При прекращении возобновления деревьев формируются пустыри: в зависимости от интенсивности выпаса и исходного состояния почв это могут быть как сравнительно богатые луга, так и вересково-лишайниковые пустоши (Гомилевский, 1897; Spek, 1998). На почвах легкого механического состава интенсивный выпас может вести к прогрессирующему развитию дефляции и опустыниванию. Для самых разных областей Европы начало антропогенной дефляции от разрушения песчаных почв из-за выпаса домашнего скота и распашки супесчаных и даже

суглинистых с песчаным скелетом почв исследователи датируют эпохой бронзы; особенно интенсивное развитие это явление получило в железном веке (Van Gijn, Waterbolk, 1984; Гаель, 1990).

### Пожары

Пирогенные нарушения – один из наиболее древних типов нарушений, связанных с деятельностью человека, выжигавшего леса для формирования охотничьих и пастбищных угодий, а затем в цикле подсеčno-огневого земледелия (История..., 1986; История..., 1987). О повсеместном распространения подсеčno-огневого земледелия свидетельствует наличие углей в почвах на всем протяжении лесного пояса: от северной тайги до лесостепи. Однако последствия одних и тех же воздействий по-разному проявляются в разных климатических зонах: восстановление растительности и почв в северной тайге происходит значительно более медленно, чем в лесостепи. Кроме того, более ранняя стабилизация угодий (пашни, луга, дровяного и строевого леса) и сильное сокращение лесистости на юге лесного пояса уже в железном веке обусловило меньшее распространение здесь пирогенных нарушений по сравнению с остальными вариантами.

Сгорание травяно-мохового покрова, подстилки, почвенного перегноя ведет к единовременному освобождению из сгорающих органических веществ заключенных в них зольных элементов, улетучиванию в атмосферу содержащихся в этом органическом веществе углерода, азота и в какой-то части серы, фосфора, калия. Существенное значение имеет единовременное освобождение заключенных в сгораемых растительных материалах зольных элементов, которые освобождаются преимущественно в форме растворимых карбонатов и сульфатов. В условиях сравнительно медленного восстановления растительности на горячих это создает опасность вымывания и вовлечения в большой геологический круговорот значительной части растворимых солей (Ремезов, Погребняк, 1965). При сгорании подстилки и мохового покрова повышается аэрация почвы, получают развитие окислительные процессы. Увеличивается микробиологическая активность почвы, на более богатых почвах интенсивно идет аммонификация и нитрификация (Работнов, 1983). В результате органическое вещество почвы «выгорает», минерализуется (Александровский, 1984).

Сгорание перегноя приводит к потере структуры почвы, заметному увеличению ее плотности, уменьшению общей, капиллярной и некапиллярной скважности, снижению водопроницаемости и воздухообмена, что увеличивает поверхностный сток и часто ведет к заболочиванию (Трутнев, Былинкина, 1951; Стефин, 1981).

Для лесных территорий с почвами легкого механического состава влияние пожаров многократно превышает влияние земледелия. Более высокая по сравнению с суглинистыми почвами скорость смыва, большая водо- и воздухопроницаемость обуславливают здесь быстрые потери гумуса. На обедненных в результате многократных пожаров песчаных почвах в древостое начинает господствовать раннесукцессионный пирогенный вид – сосна обыкновенная, а в напочвенном покрове – лишайники и мхи (Корчагин, 1954; Кулешова и др., 1996 и др.). В таких экосистемах сильно сокращается видовое и структурное разнообразие почвенной фауны (Кулешова и др., 1996).



Воздействие пожаров на лесные экосистемы продолжается и в настоящее время. Так, только на активно охраняемой от пожаров территории, составляющей 75% лесного фонда, ежегодно возникает до 30 тыс. лесных пожаров, повреждающих леса на площади от 2 до 5 млн га. Ежегодные площади погибающих от огня древостоев могут составлять не менее 1 млн га (Коровин, Исаев, 1998).

В XX веке еще сохранялось значение большинства элементов традиционного природопользования как основного фактора влияния на лесной покров Центральной России. Вместе с тем сформировался новый, техногенный комплекс факторов, в настоящее время оказывающих существенное воздействие на лесные экосистемы. Так, площадь лесов, пораженных и погибших от воздействия промышленных эмиссий на Кольском полуострове, где расположены самые мощные в Северной Европе источники выбросов загрязняющих веществ, составляет около 4 млн га (Rigina, 1998).

Принципиально важной особенностью природопользования в Европейской России, по сравнению с Западной Европой, было чрезвычайно длительное (местами до 30-40-х годов XX века) чередование лесных и нелесных стадий одного и того же участка. Применение метода археологии экосистем (Пономаренко, 1999) показывает, что в лесах Европейской России по особенностям структуры почв можно различить до 10-15 последовательных воздействий на лесные экосистемы в циклах традиционного лесопользования. Интенсивное применение элементов традиционного природопользования (неконтролируемых рубок, удаления сухостоя и валежа, сбора хвороста, лесного выпаса) и в настоящее время представляяют опасность для сохранения биоразнообразия лесных экосистем в малолесных районах широколиственных лесов и лесостепи (Оценка и сохранение..., 2000). В результате этих воздействий усиливается фрагментация уцелевших лесных массивов, ослабевает естественное возобновление деревьев, уничтожаются ранее созданные лесополосы и пр.

Напротив, прекращение традиционного природопользования или существенное снижение его интенсивности в хвойно-широколиственных и хвойных лесах в настоящее время представляют опасность для сохранения биоразнообразия в связи с массовым зарастанием сельхозугодий. В 1990–1999 годах в России 4,8 млн га сельхозугодий переведены в раздел древесно-кустарниковых насаждений. Основные массивы зарастающих угодий расположены в Европейском Нечерноземье, Средней Сибири и на Дальнем Востоке (Россия как система, 1997). Уменьшение площади пашен и, прежде всего сенокосов, ранее воспринимавшиеся как положительный фактор, в частности, способствующий увеличению лесистости, при обретении массового характера (прежде всего в районах Центральной России) представляет реальную угрозу потерь экосистемного и видового разнообразия вследствие утраты луговых и опушечных экосистем.

Подводя итог рассмотрению влияния традиционного природопользования на лесной покров Европейской России, можно выделить последствия, наиболее значимые для биоты, почв и гидрологического режима экотопов.

- Разрывы ареалов, превышающие для многих видов растений, животных, грибов и представителей других царств возможность возвращения на исходное местообитание в течение жизни нескольких или даже многих поколений деревьев и вследствие этого существенное снижение видового разнообразия лесных экосистем.
- Упрощение структуры лесных экосистем из-за предотвращения развития природной гетерогенности (окон, ВПК, пороев и построек животных) и вследствие этого сокращения видового и экологического разнообразия биоты; формирование заметной сезонной неравномерности режима влажности почв и воздуха, приводящей к созданию в гумидном климате пирогенно опасных ситуаций.
- Господство лесных экосистем с монодоминантными насаждениями из ранне- или поздне-сукцессионных видов на месте природных полидоминантных лесов и вследствие этого массовое распространение фитоэпизоотий.
- Широкое распространение деградированных почв с подзолистым и элювиальным горизонтом и грубым гумусом.
- Уменьшение биомассы экосистемы, сокращение содержания доступных для организмов соединений элементов питания; размыкание круговорота элементов питания, снижения уровня их рециркуляции и, следовательно, снижение возможности полноценного использования ресурсов местообитания.

### **6.2.2. Основные типы автогенных сукцессий и особенности аллогенного развития в лесном поясе Европейской России**

Поскольку промежутки между соседними воздействиями при всех типах природопользования были меньше, чем длительность жизни одного поколения деревьев, то обнаружить экосистемы, спонтанно развивающиеся на протяжении нескольких (многих) поколений деревьев удается очень редко. Также сложно подобрать пространственные ряды экосистем, временная интерпретация которых дает возможность составить представление о ходе автогенной сукцессии. Чем дольше существует лесная экосистема, тем более вероятно, что естественный ход развития искажался антропогенными воздействиями. Так, например, широко практиковавшийся до 60-х годов XX столетия выпас скота в лесу и сенокосение приводили к разрыву потоков поколений древесных видов и выпадению из состава сообществ самых уязвимых видов. Сходным образом влияли выборочные и приисковые рубки, сбор подстилки и валежа и многие другие воздействия. Явные следы перечисленных воздействий хорошо заметны только на начальных этапах сукцессий, а по прошествии одного–двух поколений деревьев они уже трудно различимы в растительном покрове и обнаруживаются только в почвах при специальных исследованиях (Пономаренко, 1999). В связи с этим, многие авторы трактуют аллогенное развитие как автогенную сукцессию и делают необоснованные заключения об отсутствии зависимости между разными проявлениями структурно-динамических и вещественно-энергетических процессов в разных подсистемах экосистемы.

Несмотря на изложенные трудности, *реконструкция основных вариантов автогенных сукцессий* и сопоставление параметров конкретных сукцессионных экосистем с параметрами экосистем на разных этапах автогенной сукцессии – *наиболее перспективный путь познания динамических процессов.*

Исследования сукцессий с позиций, изложенных в литературе (Восточноевропейские широколиственные леса, 1994; Восточноевропейские леса..., 2004), показали, что автогенные сукцессии, происходящие после сильных антропогенных нарушений лесного покрова, по многим параметрам сходны в разных зонах. В связи с этим автогенные сукцессии сначала разделены по типам антропогенных нарушений, а затем по особенностям восстановления в разных климатических зонах.

Для установления однозначного соответствия типологического и сукцессионного разнообразия экосистем на каждой стадии сукцессии дана их характеристика в соответствии с типологической приуроченностью.

### Пирогенные сукцессии

Среди рассмотренных антропогенных воздействий на экосистемы наиболее разрушительным оказывается воздействие огня как в цикле подсечно-огневого земледелия, так и в результате верховых и многократных низовых пожаров. При этом наиболее сильно деградируют экотопы с песчаными и супесчаными почвообразующими породами (Бобровский, 2004), поэтому начальные стадии сукцессий представлены в этом случае наименее требовательными в отношении элементов минерального питания и влагообеспеченности сосновыми лесами.

В связи с этим, роль недавних пирогенных нарушений можно оценить по доле участия сосновых лесов в лесном покрове рассматриваемой территории.

Сосновые леса формируются в пределах всего лесного пояса Европейской России – от северной тайги до лесостепи – и по особенностям растительности и почв часто рассматриваются как интразональные сообщества (Растительность европейской части СССР, 1980), однако полученные к настоящему времени данные о завершающих стадиях автогенных сукцессий опровергают это представление.

Пирогенные сукцессии широко освещены в литературе (Самбук, 1932; Корчагин, 1954; Колесников и др., 1974; Рысин, 1975; Санников, 1992; Громцев, 1993; Кулешова, Коротков, 1998; и др.) однако исследований, проведенных в соответствии с принятой нами методологией, пока немного. Кроме того, конечные стадии таких сукцессий чрезвычайно редко можно найти в природе. К настоящему моменту получены данные о структурно-динамических и вещественно-энергетических процессах в пирогенных сукцессиях разных зон на песчаных и супесчаных почвообразующих породах. В северной тайге такие исследования проведены на Кольском полуострове (Лукина, Никонов, 1998) и в Карелии (Кулешова и др., 1996; Сукцессионные процессы..., 1999; Оценка и сохранение..., 2000; Смирнова, Коротков, 2001); в средней тайге – в равнинных и горных районах Коми и Пермской области (Восточноевропейские леса..., 2004; Лукина, и др., 2006; Смирнова и др., 2006); в южной тайге – в Костромской области (Браславская, Тихонова, 2006; в хвойно-

Таблица 33

**Типологическая характеристика экосистем на разных стадиях  
автогенных пирогенных сукцессий и их основные структурные параметры**

Секции	Подсекции	1. Северная тайга	2. Средняя тайга	3. Южная тайга	4. Хвойно-широколиственные леса
		Республика Карелия	Республика Коми	Костромская область	Брянская область
		Группы типов леса			
Лишайниково-вая	Собственно лишайниковая	Сосняк лишайниковый			Нет
	Зеленомошно-лишайниковая	Сосняк бруснично-зеленомошно-лишайниковый			
Зеленомошная	Кустарничковая	Сосняк (бруснично)-чернично-зеленомошный			
		Ельник зеленомошный	Пихто-ельник с кедром зеленомошный	Ельник зеленомошно-черничный	Нет
		Ельник черничный	Пихто-ельник с кедром черничный		
	Мелкотравная	Нет	Нет	Ельник бореально-мелкотравно-зеленомошный	
	Крупнопоротниковая	Нет	Пихто-ельник с кедром крупнопоротниковый	Нет	
Травяная	Мелкотравная	Ельник бореально-мелкотравный	Пихто-ельник с кедром бореально-неморально-мелкотравный	Ельник бореально-неморально-мелкотравный	Сосново-елово-дубовый лес бореально-неморальный
	Высокотравная	Ельник высокотравно-крупнопоротниковый	Пихто-ельник высокотравно-крупнопоротниковый	Нет	Нет
		Ельник высокотравный	Нет	Нет	
	Неморально-нитрофильно-высокотравная	Ельник высокотравно-нитрофильный	Пихто-ельник с кедром высокотравно-нитрофильный	Ельник бореально-неморально-нитрофильно-высокотравный	Елово-широколиственный лес бореально-неморально-нитрофильно-высокотравный

Стадии сукцессии	Показатели структуры			Стадии ВПК	Доминирующие ЭЦГ*
	возрастность древостоя	доминанты древостоя, тип стратегии	возрастные парцеллы		
Ранняя	Одновозрастный	Сосна – г-стратег	Не выражены	Не выражены	Pn
			Начальная стадия формирования		PnBr
Переходная от ранней к средней	Условно разновозрастный	Ель, пихта <sup>2</sup> , кедр <sup>2</sup> – К-стратеги		Первая стадия	Bг
					BrH <sup>2,3</sup>
Средняя		Ель, пихта <sup>2</sup> , кедр <sup>2</sup> – дуб <sup>4</sup> – К-стратеги, береза <sup>4</sup> – г-стратег	Средняя стадия формирования	Первая, вторая стадии	Bг, H <sup>2,3,4</sup> , Nm <sup>4</sup>
Поздняя	Разновозрастный	Ель, пихта <sup>2</sup> , кедр <sup>2</sup> – К-стратеги, береза, осина – г-стратеги			Bг, H, Nt <sup>3</sup> , Nm <sup>3</sup>
Субквaziк-лимакс		Ель, пихта <sup>2</sup> , кедр <sup>2</sup> , липа <sup>3,4</sup> ; дуб <sup>4</sup> , ясень <sup>4</sup> , клен <sup>4</sup> – К-стратеги, береза, осина – г-стратеги	Конечная стадия формирования	Первая, вторая, третья стадии	Bг, H, Nt, Nm <sup>3,4</sup>

Таблица 33 (окончание)

Секции	Подсекции	1. Северная тайга	2. Средняя тайга	3. Южная тайга	4. Хвойно-широколиственные леса
		Республика Карелия	Республика Коми	Костромская область	Брянская область
		Группы типов леса			
Травяная	Неморально-нитрофильно-высокотравная	Не найден	Пихто-ельник с кедром высокоотравно-нитрофильно-неморальный	Ельник с липой бореально-неморально-нитрофильно-высокотравный	Елово-широколиственный лес бореально-неморально-нитрофильно-высокотравный
<p><i>Примечание.</i> Эколого-ценотические группы (ЭЦГ): Pn – боровая, Bг – бореальная, Nm – неморальная, Nt – нитрофильная, H – высокотравная. Цифры над названиями видов деревьев соответствуют зонам лесного пояса.</p>					

широколиственных лесах – в Брянской области (Евстигнеев, 2004); в широколиственных лесах – в Воронежской области (Стародубцева и др., 2004). Обобщение этих данных позволяет установить последовательность стадий автогенной пирогенной сукцессии и выявить общие и специфические черты в разных зонах.

В соответствии с разработанной типологией лесов в табл. 33 дана типологическая характеристика стадий пирогенных сукцессий на автоморфных лесных участках и показаны их структурные особенности, общие для сообществ одинаковых сукцессионных стадий, вне зависимости от их зональной приуроченности.

В этой таблице обобщены данные, полученные в северной, средней, южной тайге и в хвойно-широколиственных лесах (на границе с широколиственными лесами) на автоморфных участках, в условиях, когда следы воздействия низовых пожаров и выборочных рубок не были выявлены. Все описанные сукцессионные сообщества относятся к трем секциям: лишайниковой, зеленомошной и травяной. По принадлежности к подсекциям этих секций наиболее сходны ранние стадии сукцессионных сообществ таежных лесов (№ 1–3 в табл. 33). Они отнесены к одним и тем же группам типов леса: соснякам лишайниковым, бруснично-зеленомошно-лишайниковым и бруснично-чернично-зеленомошным. На этой стадии сообщества северной, средней и южной тайги проявляют наибольшее сходство в отношении альфа-разнообразия: видовой насыщенности и видового богатства (табл. 34).

На следующих стадиях сукцессии типологическое разнообразие сообществ несколько больше. С одной стороны, это связано с их положением на оси север–юг, с другой – запад–восток. Сообщества северной тайги, относящиеся к зеленомошной секции, не отличаются по типологическому разнообразию от сообществ лишайниковой секции и характеризуются наименьшим разнообразием по сравнению с таежными сообществами других зон

Таблица 33 (окончание)

Стадии сукцессии	Показатели структуры			Стадии ВПК	Доминирующие ЭЦ†
	возрастность древостоя	доминанты древостоя, тип стратегии	возрастные парцеллы		
Квазикли-макс		Ель, пихта <sup>2</sup> , кедр <sup>2</sup> , липа <sup>3</sup> , ясень <sup>4</sup> , клен <sup>4</sup> , К-стратегии, береза, осина, г-стратегии	Конечная стадия формирования	Первая, вторая, третья стадии	Br, H, Nt, Nm

(табл. 33). Это следствие медленных темпов их развития и огромной роли зеленых мхов на ранней стадии сукцессии. Так, максимальный возраст ели в ельниках зеленомошниках северной тайги Карелии 350 лет, а средней тайги Коми – 200 лет (Восточноевропейские леса..., 2004), южной тайги Костромской области – 170 лет. Сообщества средней и южной тайги, относящиеся к зеленомошной секции, типологически более разнообразны, чем сообщества северной тайги (табл. 33).

В то же время в зоне хвойно-широколиственных лесов (№ 4 в табл. 33) типологическое разнообразие сообществ минимальное: здесь полностью отсутствуют сообщества лишайниковой секции, а сообщества зеленомошной секции относятся только к кустарничковой подсекции. Максимальный возраст сосен в сосняках бруснично-чернично-зеленомошных 80 лет. Это свидетельствует о значительно более быстрых темпах смены сообществ лишайниковых кустарничково-зеленомошными сообществами.

Типологические различия сообществ одной и той же стадии сукцессии в западной и восточной части европейской тайги определяются тем, что в восточной части таежные леса образованы не только елью сибирской, но и пихтой сибирской и сосной сибирской (кедром). Однако предварительные реконструкции западных частей ареалов пихты и кедра за последние два-три столетия (Бакун, 2006) свидетельствуют о том, что эти виды ранее были распространены на большей части европейской тайги, а их современное присутствие только на северо-востоке европейской тайги обусловлены разной интенсивностью антропогенных воздействий.

Сообщества лишайниковой и зеленомошной секций относятся к ранней стадии пирогенной сукцессии. Эта стадия очень широко описана в литературе (Восточноевропейские леса..., 2004). Сосняки лишайниковые большинство авторов относят к пионерным сообществам, а ельники зеленомошной секции, многократно подвергавшиеся антропогенным воздействиям, в том

Таблица 34

**Видовое разнообразие экосистем северной, средней и южной тайги  
на разных стадиях автогенных пирогенных сукцессий**

Секции	Подсекции	Стадии сукцессии	1. Северная тайга		2. Средняя тайга		3. Южная тайга	
			Видовая насыщенность	Видовое богатство	Видовая насыщенность	Видовое богатство	Видовая насыщенность	Видовое богатство
Лишайниковая	Собственно лишайниковая	Ранняя	5–10	15	5–13	18	5–12	21
	Зеленомошнелишайниковая		6–12	18	8–12	25	6–16	27
Зеленомошная	Кустарничковая	Переходная от ранней к средней	10–15	22	10–18	28	10–24	68
	Мелкотравная		Нет	Нет	12–34	63	Нет	Нет
	Крупнопапоротниковая		Нет	Нет	7–31	67	Нет	Нет
Травяная	Мелкотравная	Средняя	15–33	50	12–40	87	17–43	138
	Высокотравная	Поздняя	23–40	63	17–35	121	Нет	Нет
	Неморальновысокотравная	Субквизиклимакс	31–49	Не найдена	23–46	130	23–59	180
		Квизиклимакс	Не найдена	Не найдена	26–55	146	56–78	210

*Примечание.* Видовая насыщенность – число видов сосудистых растений на 100 м<sup>2</sup>. Видовое богатство – общее число видов сосудистых растений в группе типов леса.

числе и выборочным рубкам, и состоящие вследствие этого из двух и более поколений – к климаксовым сообществам. При этом делается заключение, что в климаксе видовое разнообразие очень невелико. Причина широко распространенного заключения о падении видового разнообразия в климаксе состоит в том, что исследователи принимают условную разновозрастность древостоя, созданную выборочными рубками, за природную и не учитывают остальных признаков климаксовых экосистем.

На поздней стадии автогенной сукцессии и в квазиклимаксе типологическое разнообразие возрастает, во-первых, за счет формирования полидоминантных древостоев, в составе которого участвуют как позднесукцессионные, так и раннесукцессионные виды, а во-вторых, за счет усложнения эколого-ценотической структуры (см. табл. 33). На этих стадиях пирогенной



сукцессии видовое богатство и видовая насыщенность максимальные (см. табл. 34).

В северной, средней и южной тайге при отсутствии низовых пожаров и наличии потока семян ели (и пихты) с соседних территорий сосняки постепенно сменяются ельниками или пихто-ельниками с кедром; в напочвенном покрове сначала возрастает роль мохообразных, а затем, на средних и поздних стадиях, сосудистых растений: хвощей, плаунов, папоротников и цветковых (обзор см.: Восточноевропейские леса..., 2004; Смирнова и др., 2006). Для достижения завершающих стадий автогенная сукцессия должна непрерывно длиться несколько столетий. На завершающих стадиях (от поздней стадии сукцессии до квазиклимакса) видовое и структурное разнообразие достигает максимума (см. табл. 34, рис. 27, 28). Физиономически эти стадии различаются хорошо выраженной мозаикой возрастных парцелл и ветровально-почвенных комплексов, доминированием в напочвенном покрове крупных папоротников и высоких цветковых трав. При этом практически все виды напочвенного покрова – цветковые растения, папоротники, хвощи, плауны, мхи (кроме напочвенных лишайников) – сохраняются в сообществе, но виды, доминирующие на ранних стадиях, здесь занимают подчиненное положение.

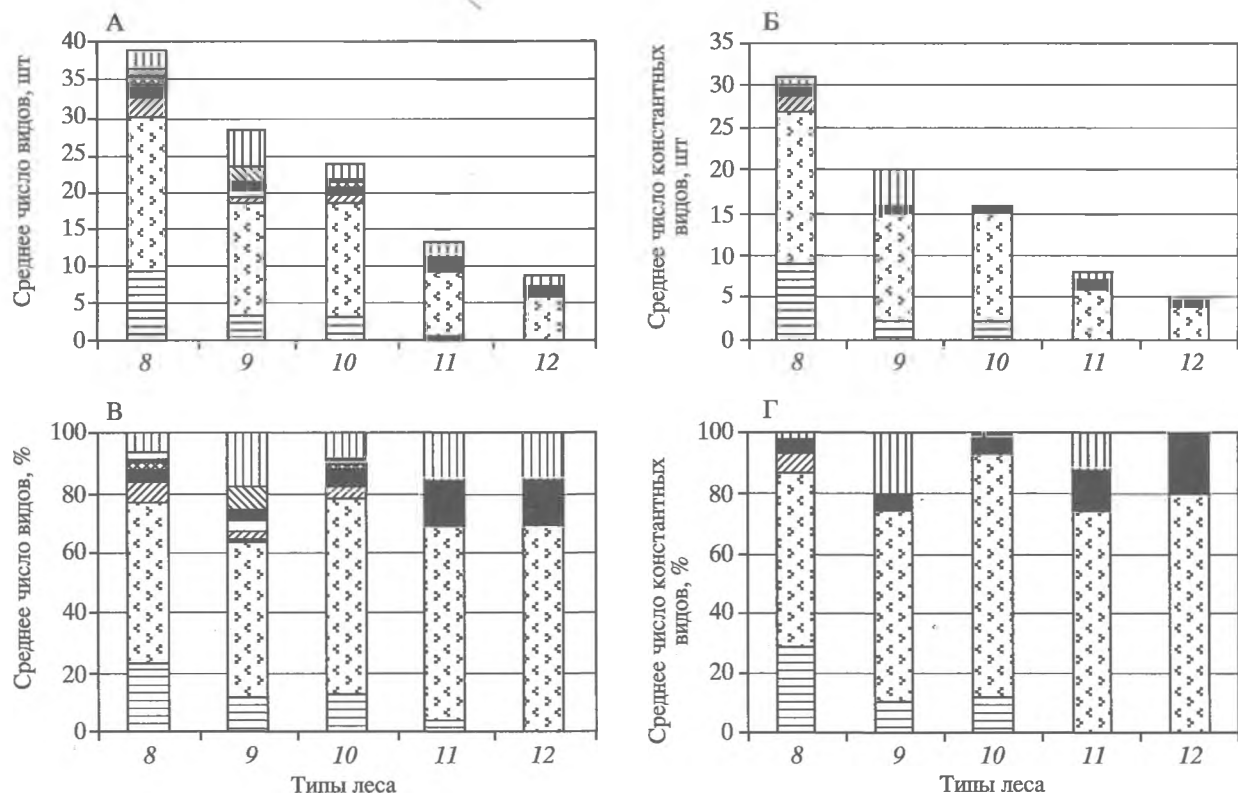
Изменение условий местообитания в процессе развития экосистем приводит к увеличению почвенного богатства, что проявляется в более высоком бонитете насаждений на поздних стадиях сукцессии.

Следует отметить, что высокотравные ельники и пихто-ельники с кедром были найдены в северной, средней и южной тайге на разных элементах рельефа, а не только в долинах ручьев и малых речек, как предполагалось ранее. Это подтверждает высказанные предположения, что именно эта группа типов леса представляет собой завершающую стадию автогенных сукцессий и приближается к квазиклимаксовому состоянию (Смирнова и др., 2006). При общем сходстве большинства параметров поздних сукцессионных стадий в сообществах северной, средней и южной тайги, в том числе и в сходстве эколого-ценотической структуры (см. рис. 27, 28), различия между ними проявляются в видовом богатстве (см. табл. 34), что определяется современными климатическими различиями.

В южной тайге особенности пирогенных сукцессий проявляются, начиная со среднесукцессионной стадии, когда становятся заметными различия в биоразнообразии северо- средне- и южнотаежных экосистем: в видовой насыщенности и видовом богатстве, в большой доле неморальных видов в эколого-ценотической структуре (см. табл. 34). На завершающих стадиях в древесной синузии появляются виды широколиственных деревьев (см. табл. 33), однако такие сообщества абсолютно уникальны и могут сформироваться только при условии близкого примыкания участков со взрослыми деревьями этих видов.

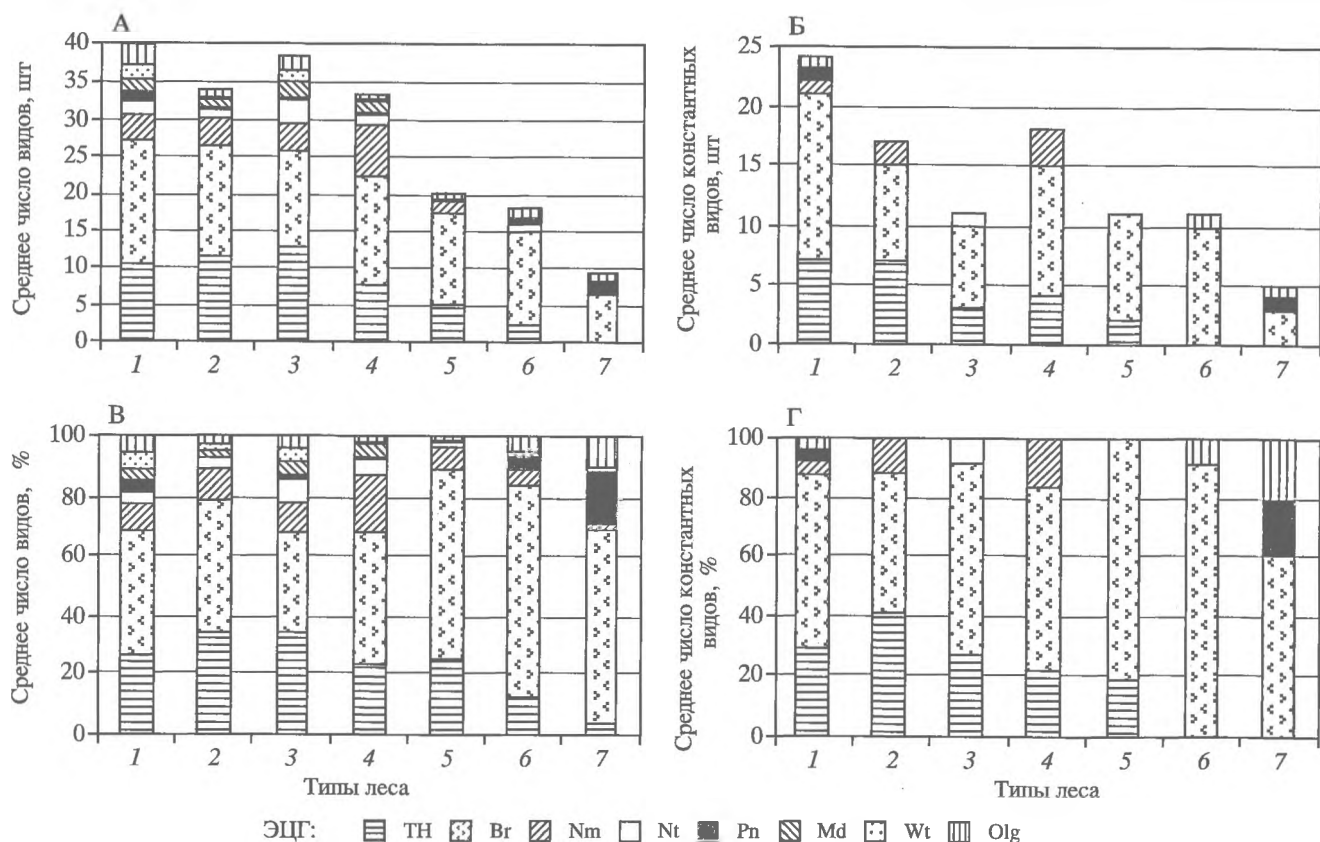
Пирогенные сукцессии в южной части зоны хвойно-широколиственных лесов подробно рассмотрены на примере лесов заповедника «Брянский лес», в зоне широколиственных лесов – на примере заповедника «Воронежский» (Восточноевропейские леса..., 2004).

В южной части зоны хвойно-широколиственных лесов на песчаных субстратах пирогенные сукцессии на автоморфных позициях описаны такой



**Рис. 27.** Эколого-ценотическая структура сообществ темнохвойных лесов Республики Коми и Пермской области. А, В – среднее число видов разных эколого-ценотических групп на площадке 10×10 м; Б, Г – число постоянных видов (IV–V классы постоянности) различных эколого-ценотических групп.

Типы сообществ: 1 – пихто-ельники высокотравные плакорно-склоновые равнинные, 2 – пихто-ельники высокотравные плакорно-склоновые горные, 3 – пихто-ельники высокотравные приручьевые, 4 – пихто-ельники неморально-бореально-мелкотравные, 5 – пихто-ельники крупнопоротниковые, 6 – пихто-ельники черничные, 7 – пихто-ельники зеленомошные, 8 – ельники высокотравные плакорно-склоновые, 9 – ельники высокотравные приручьевые, 10 – ельники бореально-мелкотравные, 11 – ельники черничные, 12 – ельники зеленомошные



**Рис. 28.** Эколого-ценотическая структура сообществ темнохвойных лесов Республики Карелии. А, В – среднее число видов разных эколого-ценотических групп на площадке 10×10 м; Б, Г – число постоянных видов (IV–V классы постоянности) различных эколого-ценотических групп.

Типы сообществ перечислены на рис. 27

последовательностью стадий: сосняк-зеленомошник–сосняк чернично-зеленомошный с подростом дуба и ели–смешанный дубово-сосновый лес с елью и подростом широколиственных видов неморально-бореальный–полидоминантный широколиственный лес с елью бореально-неморально-нитрофильный–квизиклимаксовый елово-широколиственный лес бореально-неморально-нитрофильно-высокотравный (без дуба). Длительность такой автогенной сукцессии, при условии свободного поступления семян всех видов, по предварительным подсчетам (Евстигнеев, 2004) составляет 350–400 лет.

В зоне широколиственных лесов на песчаных субстратах проведены уникальные наблюдения за ходом пирогенных сукцессий на постоянных площадках, заложенных в 20–30-х годах XX столетия. Периодические наблюдения в течение более чем семидесяти лет позволили выделить такую последовательность стадий автогенной сукцессии: сосняки лишайниково-зеленомошные–сосняки чернично-зеленомошные с подростом дуба–сосняки неморальные с дубом и подростом широколиственных и мелколиственных видов (липы, кленов остролистного и татарского, вяза, березы) (Стародубцева и др., 2004). Дальнейшее развитие этих лесов (судя по сохранившимся в заповеднике участкам старовозрастных широколиственных лесов на песчаных почвообразующих породах) завершится формированием квизиклимаксовых полидоминантных широколиственных лесов бореально-неморально-нитрофильно-высокотравных (без дуба). Наблюдения в примыкающих к заповеднику производственных лесах, до настоящего времени подвергающихся низовым пожарам, показывают, что периодическое уничтожение подроста широколиственных видов и напочвенного покрова приводит к длительному (до 200 и более лет) существованию сосняков лишайниковых, зеленомошных или кустарничковых, в которых сосна может быть представлена несколькими поколениями, формирующимися после низовых пожаров.

Таким образом, сравнение автогенных пирогенных сукцессий в разных климатических зонах показывает:

- большое сходство структурного и видового разнообразия на ранних стадиях;
- увеличение типологических различий по мере перехода от ранних стадий к поздним;
- согласованные изменения структурного и видового разнообразия.

Изменения сообществ, описанные в ходе пирогенных сукцессий, в значительной степени определяются процессами, происходящими в почвах, так как именно здесь, в результате активного взаимодействия растительности и почвенной биоты, создаются условия для успешного приживания и развития все более требовательных в отношении питательного режима почв компаний видов.

*Изменение почвенных параметров в ходе пирогенных сукцессий.* В ходе пирогенной сукцессии в таежных лесах существенно меняются многие почвенные параметры, и в первую очередь, *тип гумусообразования и мощность гумусового горизонта*. На ранних стадиях пирогенной сукцессии в сосняках лишайниковых ярко выражены процессы элювирования, о чем свидетельствует наличие подзолистых горизонтов. В аккумулятивных горизонтах накапливается грубый, бедный азотом и основаниями гумус. На сред-

них стадиях сукцессии в ельниках и пихто-ельниках мелкотравных и крупнопоротниковых, в связи с возрастанием доли травяного опада и началом педотурбаций глубина гумусового горизонта и его качественный состав постепенно меняются. В ельниках и пихто-ельниках высокотравных, при условии нормального хода автогенной сукцессии, фоновым типом почв становятся буроземы, гумусово-аккумулятивный горизонт которых соответствует глубине оборачивания почвы вывалами (Смирнова и др., 2006).

*Динамика кислотности и питательного режима почв в ходе пирогенных сукцессий* к настоящему времени исследована только на некоторых стадиях сукцессий в северотаежных лесах Кольского полуострова (Лапландский заповедник) и среднетаежных лесах республики Коми (Печоро-Ильчский заповедник). В Лапландском заповеднике сукцессионный ряд представлен следующими стадиями: сосняк лишайниковый, сосняк лишайниково-зеленомошно-черничный, сосняк чернично-зеленомошный и ельник кустарничково-зеленомошный, ельник зеленомошно-мелкотравный. Сообщества первых двух стадий относятся к лишайниковой секции, третьей стадии – у зеленомошной секции, четвертой – к травяной секции (см. табл. 33). Для Печоро-Ильчского заповедника проведена сравнительная оценка двух стадий сукцессии: пихто-ельника и кедра черничного и крупнопоротникового. Сообщества обеих стадий относятся к зеленомошной секции (см. табл. 33).

Лапландский заповедник (северная тайга). В лесном почвоведении господствует представление, согласно которому в хвойных лесах почвы древесных парцелл более кислые, чем почвы межкronовых пространств. Основания для таких утверждений весьма существенные: почвы древесных парцелл испытывают постоянную нагрузку кислотообразующих веществ, поступающих с кронными и ствольными водами, с корневыми выделениями, а также могут подкисляться в результате их более активного обеднения основными катионами, активно поглощаемыми деревьями в процессе их роста, особенно на начальных стадиях сукцессии. Однако в органогенных горизонтах почв еловых лесов обнаружена обратная тенденция (Лукина, Никонов, 1998). Оказалось, что в еловых лесах кислотность органогенных горизонтов почв под кронами ели значительно ниже, чем в межкronовых кустарничково-зеленомошных парцеллах. В сосновых лесах кислотность органогенных горизонтов почв сосновых парцелл действительно выше, чем межкronовых лишайниковых, однако и аккумуляция кальция во всех горизонтах почв под сосной выше. Таким образом, уже на начальных стадиях сукцессии под хвойными деревьями происходит относительная аккумуляция соединений кальция. В еловых лесах данная тенденция выражена значительно ярче. Это обусловлено:

- различиями в составе опадающей хвои, обусловленными генетической спецификой химического состава сосны (как раннесукцессионного вида) и ели (как поздне-сукцессионного вида); в опадающей хвое сосны преобладает азот, а ели – кальций;
- различиями в количестве возрастных классов: у хвои ели – 13 и более, у сосны – 7–8, известно, что кальций относится к малоподвижным элементам и накапливается в хвое с возрастом;

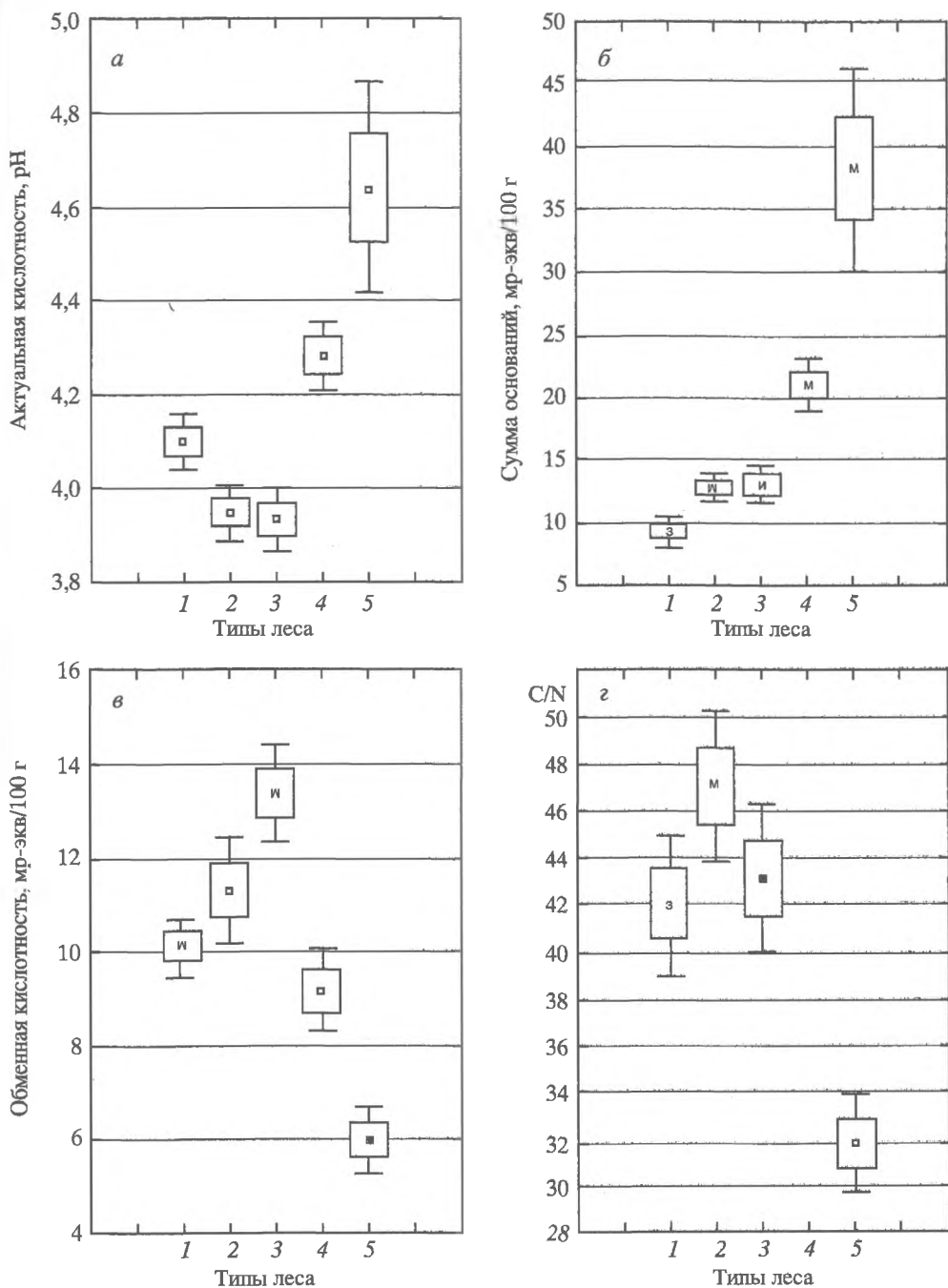
- интенсивным выветриванием минералов в почвах под елью (Berkvist, Folkeson, 1995) и поглощением кальция, высвобождающегося при этом;
- различиями в количестве осадков, проникающих под кроны ели и сосны; под высокий, ажурный сосновый полог проникает значительно больше осадков, чем под низкий и плотный еловый, это приводит к более интенсивному выщелачиванию и выносу оснований в сосновых лесах.

В процессе сукцессии северотаежных лесов содержание сильнокислотных компонентов в сосновых лесах увеличивается, а в еловых, напротив, снижается (рис. 29). Возрастание кислотности в органогенных горизонтах почв сосновых лесов можно объяснить накоплением кислого грубого гумуса, содержание которого достигало максимальных значений на стадии сосняка чернично-зеленомошного. В еловых лесах не обнаруживается отчетливая связь между актуальной кислотностью и содержанием гумуса, но наблюдается достоверная зависимость актуальной кислотности почв от содержания кальция (Орлова и др., 2003). В минеральных горизонтах почв в процессе сукцессии хвойных лесов Кольского полуострова происходит увеличение содержания как сильно-, так и слабокислотных компонентов почв, о чем свидетельствует изменение актуальной, обменной и гидролитической кислотности, особенно, в иллювиальных горизонтах почв. При этом в них возрастает и содержание обменных оснований (Лукина, Никонов, 1998; Орлова и др., 2003).

Согласно современным представлениям, «вихрь жизни», в котором элементы питания используются многократно, охватывает в бореальных лесах ограниченное пространство, включающее растительность и органогенные горизонты почв (Лукина, Никонов, 1998). Органогенные горизонты являются главным источником питания растений, поглощающих элементы из почвы, т.е. бореальные растения с корневой стратегией питания, главным образом, используют для продуцирования органического вещества элементы питания, высвобождающиеся в процессе разложения опада. Биологическое поглощение является эффективным барьером на пути нисходящей миграции элементов питания. Растения с корневой стратегией питания действуют подобно своеобразным насосам, перекачивая элементы питания из верхних горизонтов и препятствуя их безвозвратному выносу. Длительная аккумуляция элементов питания в многолетних растениях может рассматриваться как адаптация, направленная на их запасание в условиях элювиирования. Эффективным барьером для биогенов являются органогенные горизонты, способные благодаря разнообразным механизмам (фиксации микроорганизмами, осадению элементов с органическим веществом и др.) аккумулировать и длительное время сохранять наиболее доступные для растений соединения элементов.

Об эффективном действии двух барьеров – биологического поглощения и закрепления соединений элементов органическим веществом органогенных горизонтов почв – свидетельствует резкое снижение доступных для растений соединений биофилов – кальция, магния, калия, фосфора, серы, марганца, цинка в минеральных горизонтах почв по сравнению с органогенными (Лукина, Никонов, 1998).

Сравнительная оценка динамики содержания элементов питания в почвах сосняков и ельников Лапландского заповедника позволяет заключить,



**Рис. 29.** Актуальная кислотность (а), сумма оснований (б), обменная кислотность (в) и отношение C/N (г) в органогенных горизонтах почв. Типы леса: 1 – сосняк лишайниковый; 2 – сосняк лишайниково-зеленомошно-черничный; 3 – сосняк зеленомошно-черничный; 4 – ельник кустарничково-зеленомошный; 5 – ельник травяно-черничный

что в процессе сукцессии происходит значительная аккумуляция элементов питания в почвах. Среди исследованных стадий сукцессии она достигает максимального уровня в ельниках мелкотравных (см. рис. 29). Обнаруживается значительное сужение отношения  $C/N$ , т.е. органическое вещество почв обогащается азотом.

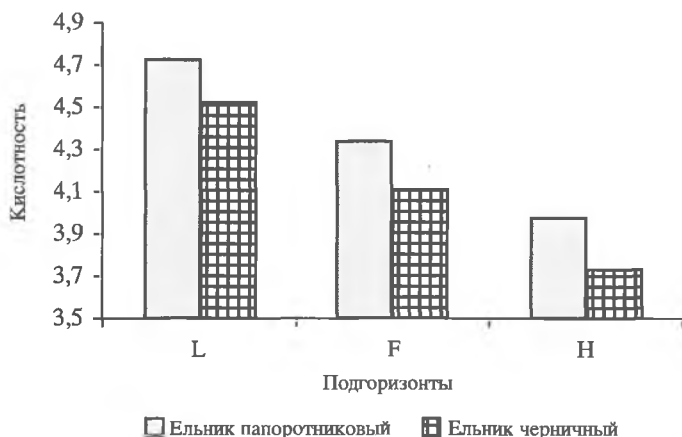
Печоро-Илычский заповедник (средняя тайга). В почвах пихто-ельников с кедром черничного и крупнопоротникового также обнаружены существенные парцеллярные и внутривидовые различия в кислотности и содержании элементов питания (Лукина и др., 2006). Несмотря на постоянный интенсивный поток кислотообразующих веществ, поступающих со стволовыми и кроновыми водами, содержание сильнокислотных компонентов в органогенных горизонтах под елью в обоих типах ельников ниже или сопоставимы со значениями, полученными для межкрупных парцелл (черничных и папоротниковых), о чем свидетельствуют актуальная и обменная кислотность (Лукина и др., 2006). Органогенные горизонты еловой и пихтовой парцелл содержат достоверно больше оснований, чем черничные или папоротниковые, хотя листья черники и папоротники концентрируют значительные количества оснований. Можно заключить, что важным фактором, определяющим условия накопления оснований в органогенных горизонтах почв, является количество осадков, способствующих их вымыванию из органогенных горизонтов почв. Количество осадков, проникающих под кроны ели и пихты, значительно ниже, чем в межкрупных черничных и крупнопоротниковых парцеллах, что в значительной мере препятствует выносу оснований из органогенных горизонтов почв в этих древесных парцеллах.

Другая картина обнаруживается в органогенных горизонтах почв кедровой парцеллы, где выявляется самая высокая актуальная кислотность и высокое содержание обменного алюминия (Лукина и др., 2006). Содержание оснований в опаде хвои кедра сопоставимо с их содержанием в опаде двух других видов деревьев, однако крона кедра более ажурная и высокая, и количество осадков, проникающих под полог значительно выше, чем под елью и пихтой, поэтому вынос оснований из органогенных горизонтов значительно интенсивнее. Следует также заметить, что в опадающей хвое кедра концентрируется значительное количество алюминия.

В минеральном профиле почв пихто-ельников крупнопоротниковых наиболее ярко выраженные парцеллярные различия выявляются в кислотности иллювиальных горизонтов, значения которой в древесных парцеллах, значительно выше, чем в межкрупных пространствах. В отличие от органогенных горизонтов, в иллювиальных горизонтах древесных парцелл содержится больше сильнокислотных компонентов, чем в межкрупных пространствах, о чем свидетельствует актуальная и обменная кислотность.

Питательный режим почв пихто-ельников черничных и крупнопоротниковых также имеет ярко выраженные парцеллярные различия. Максимальным содержанием оснований, а также марганца, фосфора и серы, характеризуются органогенные горизонты почв еловой и пихтовой парцелл (Лукина и др., 2006), что обусловлено составом опадающей хвои, стволовых и кроновых вод и меньшим количеством осадков, проникающих под плотный полог ели и пихты. Органогенные горизонты кедровой парцеллы имеют

**Рис. 30.** Актуальная кислотность (pH) в органогенных горизонтах почв

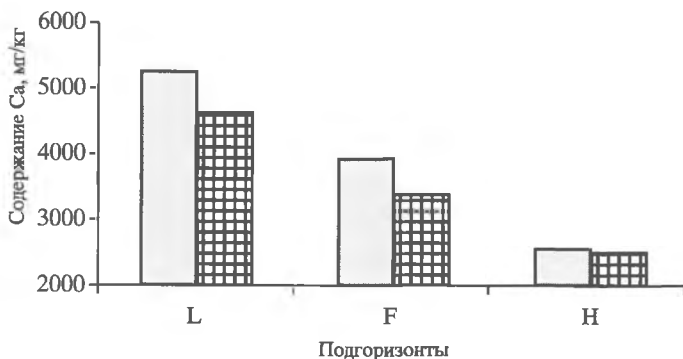


довольно высокое содержание алюминия и низкое – кальция, что связано с составом хвои и более интенсивным вымыванием оснований, благодаря значительному количеству осадков под высокой и ажурной кроной кедра. Соотношение между содержанием кальция и алюминия в хвое кедра (10–20) значительно уже, чем в хвое ели (80–100). Доминантом в межкروновых пространствах выступает либо аккумулятор кальция – черника, либо папоротники, накапливающие в значительных количествах калий и магний, что обуславливает относительно высокое содержание оснований в этих парцеллах.

Следовательно, парцеллярные различия в кислотности и питательном режиме почв во многом определяются как химическим составом опада растений, так и особенностями их функционирования как средообразователей (формирование стволовых и кроновых вод особого состава, прижизненные корневые выделения, количество проникающих сквозь кроны осадков и т.д.).

При сравнении кислотности почв двух пихто-ельников обнаруживается, что актуальная кислотность органогенных горизонтов почв пихто-ельника черничного существенно выше (рис. 30, Лукина и др., 2006). Почвы пихто-ельника крупнопоротникового имеют более высокий уровень аккумуляции доступных для растений элементов питания кальция, магния, калия, фосфора, азота, марганца (рис. 31, Лукина и др. 2006) в органогенных горизонтах почв, являющихся основными источниками питания бореальных

**Рис. 31.** Содержание кальция в органогенных горизонтах почв





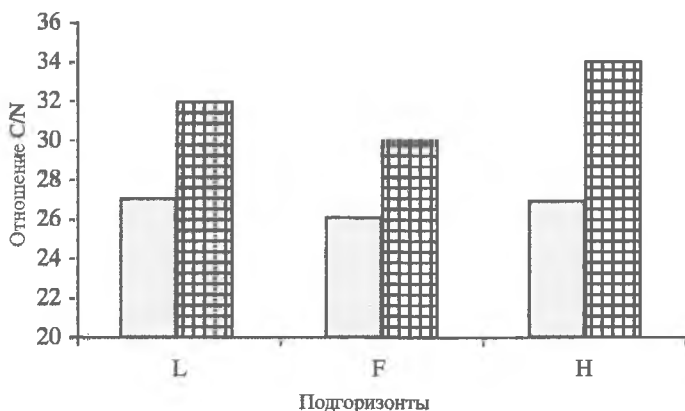


Рис. 32. Отношение C/N в органических горизонтах почв

растений. Отношение C/N значительно уже в органических горизонтах почв пихто-ельника крупнопоротникового (рис. 32, Лукина и др., 2006), при этом содержание органического углерода в почвах двух исследуемых пихто-ельников сопоставимо. Относительно высокое содержание элементов питания и низкая кислотность почв пихто-ельника крупнопоротникового свидетельствуют о том, что этот пихто-ельник развивался в отсутствие сильного действия аллогенных факторов более продолжительное время, чем пихто-ельник черничный. Таким образом, исследования динамики кислотности показывают, что в процессе пирогенной сукцессии в лесах северной и средней тайги кислотность органических горизонтов почв снижается. Сравнение кислотности почв под кронами сосны, кедра, пихты и ели показывает, что кислотность органических горизонтов почв под кронами позднесукцессионных видов деревьев значительно ниже, чем под кронами раннесукцессионных видов. В почвах под елью и пихтой накапливается значительно больше оснований, чем под сосной и кедром. При сравнении кислотности межкрупных парцелл обнаруживается, что самой низкой кислотностью характеризуются крупнопоротниковые парцеллы.

Несмотря на постоянный и интенсивный поток сильнокислотных компонентов, поступающих со ствольными и кроновыми водами, кислотность органических горизонтов почв древесных парцелл, сформированных позднесукцессионными видами – елью и пихтой, ниже, тогда как кислотность минеральных горизонтов почв этих парцелл, напротив, выше, чем в межкрупных пространствах. Это свидетельствует о «перекачивании» оснований, высвобождающихся в процессе выветривания в минеральных горизонтах, древесными растениями. Особенно ярко этот процесс выражен для позднесукцессионных видов, интенсивно накапливающих основания в многолетней хвое. Кедр, как и сосна, имеет ажурную и высокую крону, что приводит к интенсивному вымыванию оснований из органических горизонтов почв.

В процессе рассматриваемой пирогенной сукцессии в почвах накапливается органический углерод и элементы питания. Наличие тесной корреляционной связи между содержанием гумуса и кислотностью на начальных стадиях сукцессий и между кислотностью и содержанием оснований на поздних стадиях позволяет сделать вывод о насыщении органического вещества основаниями в процессе сукцессии. Уменьшение отношения C/N в органичен-

ных горизонтах в процессе сукцессии свидетельствует о насыщении органического вещества азотом.

Можно предположить, что на более поздних стадиях сукцессии и в квазиклимаксовых экосистемах не только северо- и среднетаежных, но и южнотаежных лесов выявленные тенденции в изменении кислотности и питательного режима почв усилятся.

Описанная последовательность сукцессионных этапов в пирогенных рядах реализуется в тех случаях, когда их развитие не прерывается антропогенными воздействиями. Наиболее обычный вариант прерывания спонтанного развития на ранних этапах в северо- и среднетаежных лесах – низовые пожары и выпас домашних северных оленей (Санников, 1983; Кулешова, Коротков, 1998; Hornberg, 1999) и выборочные рубки. В зависимости от интенсивности нарушения напочвенного покрова и размеров вырубki могут сформироваться самые разные варианты экосистем: от разновозрастных ельников-зеленомошников до березняков высокотравных.

Общие тенденции автогенных пирогенных сукцессий на песчаных почвообразующих породах, а именно, практически полное вытеснение раннесукцессионного вида – сосны обыкновенной – и господство поздесукцессионных темнохвойных и широколиственных видов, зарегистрированы не только для отдельных экосистем, но и для крупных территорий песчаных массивов в разных зонах (Восточноевропейские леса..., 2004).

В зоне средней тайги, в Костомукшском заповеднике, исследована смена сосновых лесов ельниками после прекращения низовых пожаров. При этом устойчивое возобновление ели зарегистрировано во всех типах сосновых лесов заповедника, включая лишайниковые сосняки (Сукцессионные процессы..., 1999; Оценка и сохранение..., 2000; Коротков, 2004). Эта же тенденция в северо- и среднетаежных лесах была отмечена ранее многими исследователями (Самбук, 1932; Корчагин, 1954; Колесников и др., 1972; Санников, 1992 и др.).

В зоне хвойно-широколиственных лесов, в Приокско-террасном заповеднике, сравнение таксационных данных за последние 50 лет и геоботанические исследования показали, что после организации заповедника и начала охраны от пожаров возобновление сосны полностью прекратилось, и к настоящему времени подрост и второй ярус древостоя во всех сосновых лесах на песчаных почвообразующих породах представлен елью и широколиственными видами деревьев. Те же процессы смены сосны елью и широколиственными видами деревьев, или только широколиственными видами, выявлены на территории Неруссо-Деснянского полесья (заповедник «Брянский лес») и Воронежского заповедника (Сукцессионные процессы..., 1999; Оценка и сохранение..., 2000; Восточноевропейские леса..., 2004).

Подводя итог исследованиям пирогенных сукцессий на песчаных почвообразующих породах в Европейской России, следует отметить, что существенное изменение способов природопользования ставит серьезные задачи перед специалистами лесного хозяйства и охраны природы, которые предстоит решать.

Во-первых, актуальным становится выращивание культур сосны, поскольку при отсутствии пожаров ее спонтанное возобновление невозможно. Во-вторых, уменьшение площадей сосновых лесов, видовое разнообразие

которых поддерживалось низовыми пожарами, приводит к сокращению видового разнообразия боровых видов растений и животных, в том числе ягодных кустарничков, боровой дичи и пр. и к локальным разрывам их ареалов.

В лесном хозяйстве стран Северной Европы эту проблему пытаются решать с помощью направленных палов, что чрезвычайно вредно для биоты в целом, поскольку при таких воздействиях существенно сокращается видовое разнообразие напочвенного покрова и подстилки, снижается плодородие почв и изменяется режим влажности. Разработка оптимальных мер сохранения видового разнообразия сосновых лесов требует как более глубоких теоретических исследований, так и экспериментов в природе.

### Послепахотные сукцессии

Экосистемы на ранних этапах послепахотных сукцессий в современном лесном покрове широко распространены в зоне хвойно-широколиственных и широколиственных лесов. Это связано с несколькими периодами массовых сокращений сельскохозяйственных земель во второй половине XX века. В средней тайге этот процесс начался значительно раньше и сейчас в большинстве случаев пахотные земли уже покрыты темнохвойным лесом.

В связи с тем, что пахотные почвы на песках и супесях деградируют значительно быстрее, чем на суглинках и глинах, в качестве пашен наиболее часто используют участки, где почвообразующие породы – суглинки и глины, и значительно реже – пески и супеси. В связи с этим, ранние стадии послепахотных сукцессий чаще представлены лесами с господством мелколиственных видов (березы, ивы, осины, ольхи серой), реже – сосны. Поскольку современные пашни из-за постоянного внесения удобрений отличаются от пашен, сформированных в цикле подсеčno-огневого земледелия, значительно более богатыми почвами, то раннесукцессионные сообщества как в южной тайге, так и в широколиственных лесах минуют как лишайниковую, так и зеленомошную стадии. Сразу после забрасывания пашен формируются травяные мелколиственные леса (табл. 35). Эти леса (березняки с осиной и ивами, иногда с примесью сосны, ели и/или широколиственных видов) отличаются высокой видовой насыщенностью и высоким видовым богатством, в них господствуют виды открытых пространств: луговые, сорные, водно-болотные и пр.

Дальнейшее развитие послепахотных экосистем существенным образом различается в зависимости от зональной приуроченности. В средней тайге и в тех участках южной тайги и хвойно-широколиственных лесов, где предшествующими воздействиями уничтожены широколиственные виды деревьев, по мере развития подроста ели (и пихты) мелколиственные леса сменяют ельники (или пихто-ельники). Обычно они относятся к кустарниковой и мелкотравной подсекциям зеленомошной секции. Их дальнейшее развитие происходит так же, как это описано в пирогенных сукцессиях (см. табл. 33). В тех участках южной тайги и хвойно-широколиственных лесов, где есть возможность заноса семян широколиственных видов, на завершающих стадиях послепахотных сукцессий возможно формирование квазиклимаксовых сообществ. Однако в современном лесном покрове южной тайги и хвойно-широколиственных лесов это происходит очень редко в связи с огромными разрывами ареалов широколиственных видов и неморальных трав.

Типологическая характеристика послепожарных сукцессионных экосистем широколиственных лесов и их основные параметры (на примере лесов Калужской области)

Секции (Подсекции)	Группы типов леса	Стадии сукцессии	Сингузия деревьев			Стадии ВПК	Доминирующая ЭЦ	Сингузия трав и кустарничков	
			возрастность древостоя	доминанты древостоя, тип стратегии	возрастные парцеллы			видовая насыщенность	видовое богатство
Травяная (луговая)	Березняк луговой	Ранняя	Одно-возрастный	Береза, осина, ивы – г-стратеги	Не выражены	Md	40–56	190	
Травяная (неморальная)	Березняк неморальный с подростом широколиственных видов	Переходная от ранней к средней	Условно-разновозрастный	Дуб, ясень, липа, клен, вяз – К-стратеги	Начальная стадия формирования	NmMd	36–48	138	
	Ясене-дубо-липняк с кленом неморальный	Средняя							
Травяная (неморально-нигрофильная)	Полидоминантный широколиственный лес (без дуба) неморально-нигрофильный	Поздняя	Разновозрастный	Ясень, липа, клен, вяз – К-стратеги	Средняя стадия формирования	NmNt	28–36	158	
		Субквази-климакс							
Травяная (неморально-нигрофильно-высокотравная)	Полидоминантный широколиственный лес (без дуба) неморально-нигрофильно-высокотравный	Квази-макс	Разновозрастный	Ясень, липа, клен, вяз – К-стратеги	Конечная стадия формирования	NmNtN	33–38	180	
		Квази-макс							
							36–42	260	

Примечание. Эколого-ценотические группы (ЭЦГ): Рп – боровая, Вг – бореальная, Нг – неморальная, Nt – нигрофильная, Н – высокотравная. Видовая насыщенность – число видов сосудистых растений на 100 м<sup>2</sup>. Видовое богатство – общее число видов сосудистых растений в группе типов леса.

Таблица 36

**Основные преобразования древесной синузии и почв  
в ходе автогенной послепахотной сукцессии  
в хвойно-широколиственных лесах на дерново-подзолистых почвах**

Стадии сукцессии	Процессы и признаки	
	древесная синузия	почвенный покров
Начальная	Начало инвазии раннесукцессионных видов (береза, осина, ивы, сосна)	Пахотная почва с дифференцированным контрастно окрашенным профилем, с хорошо выраженным горизонтным строением
Ранняя	Формирование первого зрелого поколения раннесукцессионных видов; начало инвазии поздне-сукцессионных видов: темнохвойных (ель) и широколиственных (дуб, ясень, вяз, клен, липа, черемуха и пр.)	Формирование протяженного гумусового горизонта, зоогенные педотурбации, в целом сохранение контрастного горизонтного строения
Переходная от ранней к средней	Распад древостоя из раннесукцессионных видов деревьев (синхронный, часто носящий катастрофический характер)	Оборачивание почвы на части территории вывалами деревьев раннесукцессионных видов, формирование мозаичной контрастно окрашенной почвы
Средняя	Формирование первого зрелого поколения поздне-сукцессионных видов (дуб, ясень, вяз, клен, липа, ель и пр.)	Продолжение аккумуляции гумуса, зоогенные педотурбации
Поздняя	Распад первого поколения поздне-сукцессионных видов (относительно синхронный), начало формирования мозаично-ярусной структуры лесного сообщества: возрастных парцелл и ВПК, образованных поздне-сукцессионными видами	Оборачивание почвы вывалами деревьев поздне-сукцессионных видов; формирование ярко выраженного ветровального микрорельефа; увеличение мозаичности почвенного покрова (чередуются участки со слабодифференцированным и дефференцированным профилем)
Субквази-климакс	Развитие второго и последующих поколений поздне-сукцессионных видов, появление раннесукцессионных видов, продолжение формирования мозаично-ярусной структуры лесного сообщества	Почва со слабодифференцированным профилем, сравнительно однородным среднемошным гумусовым горизонтом, отдельными контрастными морфонами
Квазиклимакс	Спонтанное развитие лесного сообщества в ходе жизни не менее 3–5 поколений поздне- и раннесукцессионных видов, окончательное формирование мозаично-ярусной организации лесного сообщества	Почва с недифференцированным профилем (бурая, темнотемно-гумусовая или др.)

В широколиственных лесах послепахотные автогенные сукцессии описаны на примере заповедника «Калужские засеки», где имеются участки леса, заповеданные еще в XVI веке (Бобровский, 2002). Особая ценность полученных данных состоит в том, что здесь весь набор видов квазиклимаксовых лесов находится на расстоянии радиуса репродуктивной активности. На ранней стадии сукцессии формируются березняки (березо-осинники) луговые, в которых основной набор видов трав относится к луговой эколого-ценотической группе. По мере формирования первого зрелого поколения раннесукцессионных видов, под их пологом формируется подрост широколиственных видов деревьев (дуба, ясеня, клена остролистного и полевого, липы, вяза и др.) и кустарников (табл. 36). В травяном покрове присутствуют виды луговой и неморальной эколого-ценотических групп. В первом позднесукцессионном поколении присутствуют все виды широколиственных деревьев и господствуют неморальные травы. Во втором и последующих поколениях дуб не возобновляется и на заключительной стадии формируется полидоминантный широколиственный лес без дуба, в травяном покрове содоминируют виды неморальной, нитрофильной и высокотравной эколого-ценотических групп.

Сходным образом осуществляются сукцессии на заброшенных пастбищах и сенокосах, но здесь по разным причинам длительность нелесной стадии может быть достаточно велика. Среди этих причин наиболее существенны постоянное выжигание весной сухой травы и ветоши, отсутствие животных, на выбросах которых могут приживаться раннесукцессионные виды (березы, ивы, сосна и др.), сильное уплотнение почв из-за выпаса скота, мощное задернение и переувлажнение и пр. После того, как раннесукцессионные виды деревьев образуют сомкнутое насаждение, развитие сообществ происходит по описанным выше способам.

*Необходимо отметить, что в связи с широким распространением в Центральной России заброшенных сельхозугодий, проблема восстановления природного разнообразия в ходе сукцессий на таких территориях весьма актуальна и требует активного содействия восстановлению оптимального видового разнообразия.*

### Послерубочные сукцессии

Послерубочные сукцессии очень разнообразны в зависимости от способов рубок, от размеров вырубленных участков и интенсивности рубок. При максимальном уничтожении растительного покрова на больших территориях в сочетании с огневой очисткой лесосек последовательность стадий близка к таковой в пирогенных сукцессиях. Основные отличия состоят в том, что ни при каких способах рубок биота не уничтожается полностью, всегда сохраняются отдельные виды или отдельные фрагменты сообществ, что существенно увеличивает скорость восстановления видового разнообразия. В отличие от пожаров и распахек, здесь восстановление идет не только фронтально, из оставшихся на периферии не горевших или не распаханных участков, но и мозаично, из сохранившихся в пределах рубки островков видового разнообразия.

При сильном нарушении подроста и напочвенного покрова послерубочные сукцессии начинаются с формирования мелколиственного или сосново-

го леса, в напочвенном покрове которого доминируют луговые и сорные виды. При минимальном уничтожении подроста и напочвенного покрова уже первое поколение образуют позднесукцессионные виды: темнохвойные (ель, пихта) и/или широколиственные, в первую очередь, способные к порослеобразованию (липа, затем ясень, клены, вяз и дуб). В обоих этих вариантах дальнейшее развитие осуществляется так же, как в послепахотных или в пирогенных сукцессиях соответствующих климатических зон, но в зависимости от степени нарушений после рубок восстанавливающиеся экосистемы соответствуют экосистемам более ранних или более поздних стадий развития пирогенных или послепахотных сукцессионных рядов.

Литература, посвященная послерубочным сукцессиям, достаточно велика, особенно о таежных лесах (обзор см: Восточноевропейские леса..., 2004), но особую ценность представляют данные, полученные в Пермской области, в заповеднике «Басеги» и его окрестностях (Ярошенко и др., 1998; Ярошенко, 1999). Ценность этих данных состоит в том, что было выполнено одно из основных условий автогенной сукцессии: в непосредственной близости к участкам условно-сплошных рубок находились квазиклимаксовые и субквазиклимаксовые леса. Наличие таких лесов позволяет их сопоставить с лесами, преобразованными рубками. Это дает большое методическое преимущество по сравнению с другими исследованиями вырубок.

При условно-сплошных рубках обязательно происходит частичная или полная смена темнохвойных видов деревьев мелколиственными.

Доля мелколиственных деревьев в первом после рубки поколении зависит от многих причин. При отсутствии механизированных способов разработки лесосек на валке и трелевке древесины и интенсивности выборки 85–90% по запасу сохранялось значительное число подроста и тонкомера хвойных: не менее 250–300 шт. тонкомера и 3–5 тыс. шт. подроста на 1 га (Жебряков, Никонов, 1982). Это обеспечивало достаточно высокую возобновляемость лесосек хвойными и формирование на месте вырубки смешанных хвойно-лиственных насаждений, реже – лиственных с примесью хвойных. Формирование хвойной части нового древостоя происходило на 32–78% за счет подроста, на 22–69% – за счет тонкомера (Шергольд и др., 1970). По нашим наблюдениям доля ели в составе формирующихся древостоев повсеместно сильно возрастала за счет интенсивного отпада пихты, поврежденной в процессе рубки.

Сохранившийся после рубки и вновь сформировавшийся подрост хвойных до 70–80-летнего возраста находится под пологом мелколиственного насаждения (Шавнин, 1962). В возрасте 70–80 лет начинается выход основной массы хвойных деревьев в верхний ярус, по времени совпадающий с началом распада березового полога. Распад мелколиственного полога и формирование условно-одновозрастного хвойного насаждения заканчивается к 120–130 годам (Шавнин, 1962).

Следует отметить, что сплошные рубки леса существенно изменяют характер лесовозобновительного процесса. Так, на участках сплошных и условно-сплошных вырубок валеж, подвергающийся воздействию прямых солнечных лучей и высыхающий иногда до воздушно-сухого состояния, перестает служить хорошим субстратом для возобновления хвойных пород. В частности, на 15-летней рубке отмечены значительные отличия, как по

численности проростков основных древесных видов, так и по наличию их особей в возрасте старше 1 года. Вместе с тем благоприятные световые условия и наличие техногенно-нарушенной почвы обуславливают значительно более высокую численность подроста ели непосредственно на почве (на той же 15-летней вырубке – около 350 шт/га; плотность послерубочного возобновления ели и пихты всех возрастов под пологом 64-летнего березняка достигает 3 тыс. шт/га).

В процессе развития формирующихся на вырубках вторичных лесов происходят сложные процессы изменения структуры древесного яруса, связанные как с развитием молодой составной части древостоя, так и с постепенным выпадением тонкомерных и фаутных деревьев, оставленных в процессе рубки. Результатом этого является резкое снижение суммарной сомкнутости древостоя после рубки, затем постепенный ее рост по мере роста мелколиственного древостоя, и уже после 60-70-летнего возраста – снова снижение, связанное как с гибелью значительной части оставленного при рубке тонкомера, так и с началом распада мелколиственного полога. Одновременно с этим происходит резкое изменение количества валежа, особенно в первые годы после рубки (что связано с сильным разрушением имевшегося под пологом валежа под воздействием лесозаготовительной техники). Восстановления исходного проективного покрытия валежа не происходит даже к 105-летнему возрасту.

В первые годы после рубки в структуре и, отчасти, в составе травяно-кустарничкового покрова происходят достаточно резкие изменения. Значительно сокращается доля таежного высокотравья, в частности, таких фоновых для малонарушенных лесов видов, как щитовник австрийский, кочедыжник женский, борец высокий и др. Выпадают или резко сокращают численность относительно стенотопные виды, обычные для малонарушенных лесов (тайник сердцелистный, гудайера ползучая, княженика, малина хмелелистная и др.). Несмотря на резкие количественные изменения в составе травяно-кустарничкового покрова, качественные изменения во флористическом составе в первые 10-15 лет на вырубках этого типа относительно невелики, что связано с наличием сохраняющихся групп подроста и тонкомерных деревьев, обеспечивающих на отдельных участках рубки условия, приемлемые для существования многих типично лесных видов растений. Однако, по мере распада этих групп и формирования сомкнутого мелколиственного полога, происходят дальнейшие качественные изменения во флористическом составе растительности вырубок этого типа.

Изменения флористического разнообразия, происходящие после сплошной рубки леса в течение последующих десятилетий, сложны и многообразны. Уменьшение обилия и встречаемости видов ненарушенных лесов (например, таежного высокотравья) происходит одновременно с поселением на вырубках ряда пионерных видов, в том числе и нетипичных для исходных малонарушенных лесов. Так, анализ видового состава и обилия видов таежного высокотравья, типичных для квазиклиматических лесов (*Aconitum septentrionale*, *Cacalia hastata*, *Cardamine macrophylla*, *Cicerbita uralensis*, *Cirsium heterophyllum*, *Crepis sibirica*, *Diplazium sibiricum* и др.), показал, что даже через 100 лет после рубки, несмотря на непосредственную близость источников семян, доля видов этой группы составляет лишь 30% общего состава, а сум-



марное обилие – 35% суммарного обилия видов этой группы в исходных квазиклиматических пихто-ельниках (Восточноевропейские леса..., 2004).

В конкретных условиях разные способы преобразования лесов могут осуществляться совместно (сплошные рубки в сочетании с огневой очисткой лесосек подобны верховым пожарам и пр.), интенсивность их может сильно варьировать и в результате возникает огромное число вариантов сукцессионных экосистем.

Выбор оптимальных систем рубок определяется как экологическими, так и экономическими задачами и в связи с большой длительностью формирования лесных сообществ требует создания адекватных моделей сукцессионной динамики, осуществляющейся как в условиях спонтанного развития, так и при разных способах рубок.

\* \* \*

Изучение и реконструкция основных типов автогенных сукцессий в лесном поясе Европейской России позволило выявить некоторые закономерности процессов, которые необходимо учитывать при организации мониторинга, прогнозировании динамики биоразнообразия и разработке экологически ориентированных комплексных программ природопользования и охраны природы:

- Вне зависимости от типа субстрата на автономных позициях всех климатических зон по завершению автогенных сукцессий могут сформироваться полидоминантные квазиклиматические экосистемы с максимальным разнообразием собственно лесных видов, с доминированием поздне-сукцессионных и участием некоторых ранесукцессионных видов древесной синузидии и с господством в напочвенном покрове высокотравных видов.
- В процессе автогенных сукцессий во всех климатических зонах формируются высокопродуктивные почвы с недифференцированным профилем, в котором аккумуляция элементов питания достигает максимального уровня, что определяет значительную автономность биоты от почвообразующих пород.
- Возможность восстановления квазиклиматических экосистем на заповедных территориях весьма ограничена в связи с огромными разрывами в ареалах, в первую очередь, ключевых видов деревьев, практически полным отсутствием флористически, фаунистически и микологически полноценных рефигиумов и в связи с сильной антропогенно обусловленной деградацией экотопов. В большинстве современных заповедников лесного пояса по прошествии времени жизни нескольких поколений поздне-сукцессионных деревьев возможно формирование лишь субквазиклиматических экосистем. В связи с этим сохранение всей потенциальной лесной флоры возможно только при условии постоянного поддержания сообществ на разных стадиях сукцессий.
- Абсолютное господство в современном лесном покрове экосистем на ранних этапах сукцессий определяется постоянными нарушениями естественного хода автогенных сукцессий в результате рубок, пожаров и иных воздействий. При этом сильно сокращается видовое разнообразие, общая продуктивность экосистемы и эффективность использования ресурсов местообитания.

- Светлолюбивые виды деревьев, относящиеся к г-стратегам (сосна, лиственница) и К-стратегам (дуб), и многие светлолюбивые виды трав, обитавшие в доантропогенных лесах, не способны существовать в квазиклиматических экосистемах. Сохранение их локальных популяций и возможность использования в качестве ресурса в лесном хозяйстве полностью зависят от целенаправленных антропогенных усилий.
- Современное состояние лесного покрова в целом таково, что необходимы активные меры по восстановлению видового разнообразия, в первую очередь деревьев и кустарников, а также инвентаризация и введение строгих мер охраны рефугиумов биоразнообразия даже самых малых размеров.

### 6.3. СРЕДООБРАЗУЮЩЕЕ ВОЗДЕЙСТВИЕ ДЕРЕВЬЕВ-ЭДИФИКАТОРОВ НА БИОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Положение России в северном полушарии определяет относительно низкое биоразнообразие бореальных лесов на единицу площади. Значительная часть территории за последние тысячелетия подвергалась оледенению или глубокому воздействию общего похолодания и резким изменениям климата. При эволюционной молодости бореальных лесов и относительно невысокой численности составляющих их видов растений, которые, однако, благодаря их биохимическим и генетическим свойствам и способности к выживанию в экстремальных условиях, отличаются значительной экологической толерантностью и широкими возможностями расселения.

В лесных экосистемах биоразнообразие автотрофных и гетеротрофных организмов в большой степени определяется ролью видов-эдификаторов или «строителей» сообществ, т.е. видов, обладающих способностью преобразовывать среду и в значительной мере определять видовой состав и контролировать режим отношений в растительном сообществе (Сукачев; 1928, Шеляг-Сосонко, 1969; Миркин, 1989).

Способностью изменять среду или создавать фитосреду обладают в большей или меньшей степени популяции всех доминирующих видов (Быков, 1966). В процессе эволюции и конкуренции за жизненное пространство, солнечную радиацию и источники питания происходил отбор популяций с лучшими преобразовательными функциями. В лесной зоне основными эдификаторами являются древесные виды, популяции которых формируют наиболее крупные и длительно существующие мозаики и играют основную роль в вещественно-энергетическом обмене. Сфера их влияния захватывает все ярусы растительного сообщества, а также животное и микробное население, верхние слои почвы (Карпачевский, 1972; Носова, Гельцер и др., 1988; Légaré et al., 2002; Augusto et al., 2003).

Преобразования, вызванные эдификаторами, определяются биологией видов, их морфологическими и физиологическими особенностями, т.е. количественными и качественными характеристиками таких параметров, как удельная поверхность листьев и хвои, корней, проективное покрытие и др. Эти параметры оказывают непосредственное влияние на геофизический и геохимический режимы экосистемы, что влечет за собой изменения в видо-