

УДК 630
ББК 43.4
В78

Ответственный редактор
доктор биологических наук *О.В. Смирнова*

Рецензенты:
академик *А.С. Исаев*,
доктор биологических наук *Л.П. Рысин*,
доктор биологических наук *Н.М. Чернова*

Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность: В 2 кн. / Центр по пробл. экологии и продуктивности лесов. – М.: Наука, 2004. – ISBN 5-02-033067-1 (общ.)

Кн. 2 / Отв. ред. О.В. Смирнова. – 2004. – 575 с.: ил. – ISBN 5-02-033066-3 (в пер.)

Во второй книге дан геоботанический и демографический анализ современных лесов Восточной Европы. Описаны наименее нарушенные лесные сообщества и массивы, представлены основные варианты сукцессионных систем неморально-бореальных, неморальных и бореальных лесов. Проанализирована структура и динамика растительного покрова в поймах малых и средних рек. Предложена концепция сохранения и восстановления природного разнообразия. Созданы имитационные модели динамики лесного покрова в лесах заповедного фонда и в эксплуатационных лесах. Описаны способы минимизации негативного воздействия лесозаготовительной деятельности на природное биологическое разнообразие и естественную динамику лесных экосистем.

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

По сети АК

ISBN 5-02-033067-1 (общ.)
ISBN 5-02-033066-3 (кн. 2)

© Российская академия наук, 2004
© Издательство “Наука”
(художественное оформление), 2004

лесами) систем рубок, позволяющих в максимальной степени сохранить структурные и средообразующие особенности исходного леса и таким образом обеспечить условия для максимального сохранения его биологического разнообразия.

8.4.4. Основные варианты позднесукцессионных разновозрастных бореальных лесов

В литературе широко распространены представления о том, что ненарушенными (коренными, климаксовыми) бореальными лесами Европейской России являются разновозрастные сосновые и еловые (елово-пихтовые) леса (Федорчук и др., 1998; Волков и др., 2002; Громцев, 2002; Зайцева и др., 2002; Пахучий, 2002 и др.). В качестве основного признака таких лесов рассматривается разновозрастность древостоя. Как было показано в главах 1, 6, 7, разновозрастность – это один из необходимых, но недостаточный признак климаксовых лесов, вторым существенным признаком является полнота представленности потенциальной флоры и фауны. Как было показано в предыдущих главах, устойчивое существование в климаксовых лесах экологически разнообразной флоры и фауны связано с двумя основными элементами мозаики (окна и ВПК).

Исследования старовозрастных малонарушенных еловых и пихтово-еловых лесов проводились в республиках Коми и Карелии (см. рис. 8.3). В Республике Коми обследовались труднодоступные лесные массивы на территории пяти административных районов (см. рис. 8.1, точки 1–7). В Ухтинском районе места исследований располагались в верховьях реки Ухта (1) и реки Воль (2), в Усть-Куломском районе – в верховьях реки Нем (3) и в бассейне реки Воль (4), в Удорском районе – в долине реки Кула (5) и в верховьях реки Вашка (6), в Прилузском и Койгородском районах – в верховьях рек Седка и Суран (7). Все места исследований в Республике Коми были расположены в пределах 60–64° с.ш. и 47–54° в.д. на высоте 180–250 м над уровнем моря. Все точки относятся к зоне средней тайги (Растительность..., 1980). Геоология, гидрология, климат и ландшафты подробно описаны в Атласе Коми АССР (1964).

В Республике Карелия места проведения работ были расположены в Костомукшском и Пяозерском районах (см. рис. 8.3, точки 8–9): в окрестностях и внутри заповедника “Костомукшский” (8) и в труднодоступной части Пяозерского лесхоза вблизи горы Сиэппитунтури (9). Географические координаты территории 64–66.5° с.ш. и 30–31° в.д., высота над уровнем моря 200–350 м. Территория относится к зоне северной тайги (Растительность..., 1980). Детальные описания геологии, климата, почв и ландшафтов опубликованы (Экосистемы..., 1995).

Растительность, помимо еловых и пихтово-еловых лесов в Коми и еловых лесов в Карелии, представлена послепожарными сосновыми лесами, послерубочными или послепожарными мелколиственными (береза, осина) лесами и болотами различных типов.

При выборе участков для геоботанических описаний мы учли полученные ранее данные о ведущей роли пирогенного фактора в дигрессивных преобразованиях лесов бореальной зоны (Корчагин, 1954; Мелехов, 1966;

Таблица 8.11

Основные элементы структуры малонарушенных темнохвойных бореальных лесов разных типов

Признак	Типы лесов				
	Долинные неморально-бореально-высокотравные	Водораздельные			
		неморально-бореально-высокотравные	неморально-бореальные	бореально-зеленомошные	зеленомошные
	1	2	3	4	5
Доминирование темнохвойных видов С, ST – стратегии (<i>Picea, Abies, Pinus sibirica</i>)					
А ярус	+	+	+	+	+
В ярус	+	+	–	–	–
С ярус	+	+	+	–	–
Присутствие лиственных видов R – стратегии (<i>Betula, Populus, Salix, Alnus</i>)					
А ярус	+	+	+	+	+
В ярус	+	+	–	–	–
С ярус	+	+	+	–	–
Наличие валежа разных стадий разложения					
1 стадия	+	+	+	+	+
2 стадия	+	+	+	–	–
3 стадия	+	+	–	–	–
Наличие вывалов с педотурбациями	+	+	–	–	–
Наличие углей в подстилке и в почве	–	+	+	+	+
Мощность подстилки	1–2 см	1–2 см	3–5 см	>10 см	10 см

Вальтер, 1974; Вакуров, 1975; Кулешова и др., 1996; Сукцессионные процессы..., 1999; Волков и др., 2002; Громцев, 2002) и, в связи с этим, особое внимание уделили старовозрастным лесам с доминированием ели и пихты, которые длительное время не повреждались пожарами (200–300 лет и более). Были выделены следующие типы бореальных лесов Карелии и Коми:

- долинные (приручьевые) неморально-бореально-высокотравные ельники,
- неморально-бореально-высокотравные ельники на водоразделах,
- ельники неморально-бореальные,
- ельники бореально-зеленомошные (черничники), ельники зеленомошные.

Последние три типа могут занимать различные позиции на водоразделах. В перечисленных типах еловых лесов в разной степени представлены признаки квазиклиматических лесов (табл. 8.11). Характеристика этих типов выполнена на основе описаний 240 пробных площадей в Коми и 156 пробных площадей в Карелии.

По возрасту деревьев в еловых лесах Карелии были в среднем на 100 лет старше деревьев в соответствующих биотопах Коми. Максимальный опре-

Таблица 8.12

Некоторые показатели древостоя темныхвойных лесов республик Коми (пихто-ельники) и Карелии (ельники)

Тип сооб- щества	Возраст, лет		Высота деревьев верхнего яруса, м		Диаметр ели на вы- соте 1,3 м, см		Класс бонитета	Сомкну- тость крон, %
	средн.	макс.	средн.	макс.	средн.	макс.		
Пихто-ельники								
1	182	274	25	32	38	56	2–3	30
2	141	216	22	28	36	52	2–4	25
3	152	290	24	27	42	62	2–4	45
4	124	252	24	29	34	43	2–4	40
5	103	202	21	24	27	45	3–5	35
Ельники								
1	236	375	20	28	39	60	2–4	40
2	207	351	15	27	28	55	2–5	40
3	202	361	12	28	32	61	3–5	50
4	121	327	12	28	25	40	3–5	50
5	171	354	13	18	22	32	4–6	30
Примечание. 1 – приручевые высокотравные, 2 – водораздельные высокотравные, 3 – не- морально-бореальные, 4 – черничные, 5 – зеленомошные.								

Таблица 8.13

Оценки видового разнообразия сосудистых растений в темныхвойных лесах республик Коми (пихто-ельники) и Карелии (ельники)

Тип сообщества	Все виды	Деревья	Кустарники	Травы
Пихто-ельники:		Видовое богатство		
1	196	13	13	170
2	167	10	13	144
3	135	11	13	111
4	115	12	11	92
5	36	8	2	26
Ельники:		Видовое богатство		
1	98	8	8	82
2	75	7	5	63
3	83	8	9	66
4	54	9	5	40
5	32	7	3	22
Пихто-ельники:		Видовая насыщенность		
1	39,6	4,2	2,8	32,7
2	42,3	3,5	3,4	35,4
3	32,3	4,6	2,1	25,6
4	20,2	4,0	1,2	14,6
5	10,3	2,8	0,4	7,1
Ельники:		Видовая насыщенность		
1	30,1	3,1	1,7	25,3
2	41,7	4,1	1,6	36,0
3	27,1	4,4	1,2	21,5
4	17,1	4,2	0,9	12,1
5	10,6	3,6	0,5	6,5
<i>Примечание. Тип сообществ: 1 – приручевые высокотравные, 2 – водораздельные высокотравные, 3 – неморально-бореальные, 4 – черничные, 5 – зеленомошные. Видовое богатство – число видов во всех описаниях, видовая насыщенность – среднее число видов на пробную площадь 100 кв. м.</i>				

деленный возраст ели в Карелии был 375 лет, в Коми – 290 лет. При этом распределение среднего возраста ели по биотопам оказалось одинаковым в изученных лесах Карелии и Коми: максимальный средний возраст был зарегистрирован в приручьевых лесах, близок к нему средний возраст ели в высокоотравных ельниках на водоразделах и в неморально-бореальных сообществах; минимальный возраст отмечен в ельнике-черничнике и в ельнике зеленомошном (табл. 8.12).

Высокотравные и приручьевые леса встречаются очень редко, они характеризуются наиболее сложной структурой древесного яруса и травяного покрова, максимальным видовым разнообразием (табл. 8.13). Более подробно они рассмотрены в разделе 8.2.

Неморально-бореальные ельники и пихто-ельники распространены более широко. В Карелии эти леса, по сравнению с высокотравными и приручьевыми лесами, имеют более низкий бонитет и представлены деревьями меньшего размера (табл. 8.12) участие видов неморальной эколого-ценотической группы незначительно (рис. 8.25). В лесах Коми размеры деревьев и бонитет насаждений неморально-бореальных ельников и пихто-ельников сильно варьируют, в отдельных случаях эти показатели близки к таковым в высокотравных лесах (см. табл. 8.12). Неморально-бореальные ельники и пихто-ельники более темные по сравнению с высокотравными и приручьевыми лесами (вследствие более высокой сомкнутости крон, меньшего размера окон в пологе). Здесь встречаются только единичные крупные поваленные деревья. Травы среднего и мелкого размера с небольшими пятнами высокотравья определяют облик травяного яруса, где выделяется лишь несколько доминирующих видов. Следы пожаров отсутствуют в растительности, следы выборочных рубок (в основном, сосны) встречаются часто. В этом биотопе мы встретили почвы как с подзолистым, так и без подзолистого горизонта. Мощность матер или мулль гумусовых горизонтов достигала 30 см. Мощность подзолистого горизонта в этом биотопе в Карелии доходила до 10 см, а в Коми – до 25 см. Во многих почвенных разрезах встречались угли.

Черничные и зеленомошные ельники и пихто-ельники сильно отличаются от других типов изученных темнохвойных лесов по облику напочвенного покрова – здесь доминирует один или несколько видов, относящихся к бореальной эколого-ценотической группе (см. рис. 8.25). Размерные характеристики деревьев в ельнике-черничнике сильно варьируют (в некоторых насаждениях они совпадали с размерами деревьев в описанных выше лесах, наиболее часто – с характеристиками деревьев неморально-бореальных и реже – в высокоотравных и приручьевых сообществах). Вместе с тем ельники-черничники и ельники зеленомошные отличаются друг от друга по бонитету насаждений, который выше в ельнике-черничнике (см. табл. 8.12). Как следствие этого, в ельнике-зеленомошнике чаще можно было встретить сломанные старые деревья, которые падали без образования вывалов, тогда как в ельнике-черничнике были как сломанные, так и вывальные деревья.

В ельнике-черничнике крупных упавших деревьев больше, чем в ельнике-зеленомошнике, хотя сомкнутость крон в ельнике-черничнике выше. Низкая сомкнутость крон в ельнике-зеленомошнике определялась низкой полнотой насаждений, а не хорошо развитой оконной мозаикой, как в приручьевых и высокотравных лесах. В этих сообществах часто встречались следы выборочных рубок сосны в виде старых крошащихся пней и следы по-

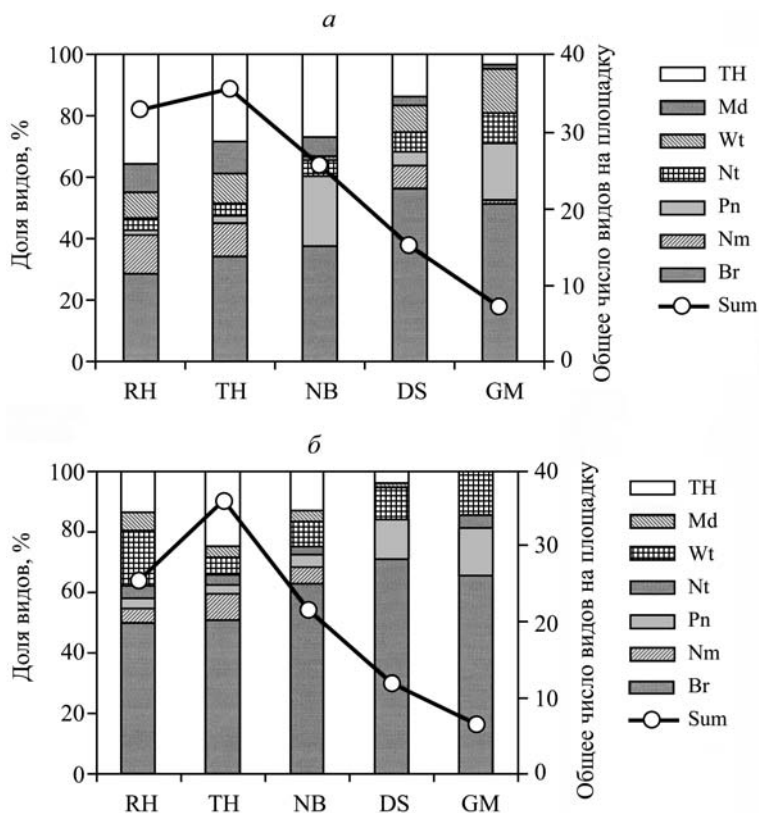


Рис. 8.25. Соотношение видов разных эколого-ценотических групп и общее число видов сосудистых растений на площадку в разных типах старовозрастных еловых лесов Коми (а) и Карелии (б):

RH – долинные неморально-бореально-высокотравные ельники, TH – водораздельные неморально-бореально-высокотравные ельники, NB – ельники неморально-бореальные, DS – ельники бореально-зеленомошные, GM – ельники зеленомошные.

Эколого-ценотические группы: Br – бореальная, Nm – неморальная, Pn – боровая, Nt – нитрофильная, Wt – водно-болотная, Md – луговая, TH – высокотравная опушечная. Sum – общее число видов сосудистых растений на площадку.

жаров в виде пожарных подпалов на старых одиночных соснах. В ельнике-черничнике доминировали подзолистые почвы с мор-горизонтом. Мощность подзола достигала 15 см в биотопах Карелии и 25 см в биотопах Коми. Во всех почвенных разрезах и прикопках в ельниках-черничниках встречались как одиночные угли, так и угольные слои. В зеленомошных ельниках были встречены подзолистые почвы различных типов. Глубина подзола здесь достигала 10–15 см в насаждениях Карелии и 8–20 см в насаждениях Коми. Слои углей в почве типичны для ельников-зеленомошников.

Наши исследования показали, что среди старовозрастных темновойных лесов, расположенных в республиках Коми и Карелия, в пределах каждого региона можно выделить хорошо различающиеся растительные сообщества разных типов; при этом набор выделяемых сообществ для этих регионов практически совпадает. Существуют различные типы сообществ в одном

типе ландшафта, и существуют одни и те же типы сообществ в разных ландшафтах. Таким образом, наши результаты подтвердили гипотезу, высказываемую ранее, что тип ландшафта не определяет однозначно тип леса (например, Исаченко, Резников, 1996; Исаченко, 1998). Можно предположить, что определяющими факторами являются факторы, экзогенные по отношению к биогеоценозу – прежде всего, пожары и рубки. Анализ влияния различных факторов на формирование лесов не был осуществлен. Тем не менее, базируясь на результатах данного и предыдущих исследований (Smirnova et al., 1995; Сукцессионные процессы..., 1999; Оценка..., 2000), мы можем предположить, что разница в структуре и составе темнохвойных лесов определяется в большей степени различной историей формирования лесов – различным соотношением тех или иных экзогенных воздействий и периодов спонтанного развития растительности.

Ельники и пихто-ельники черничники и зеленомошники формируются после многочисленных интенсивных нарушений (как правило, на больших территориях), связанных с верховыми и низовыми пожарами. Присутствие углей во всех почвенных профилях и прикопках подтверждает это предположение. Наличие угольных пластов свидетельствует об отсутствии перемешивания почвы вывалами деревьев (Пономаренко, 1999). Эта ситуация возможна либо при интенсивных рубках послепожарного поколения сосны, предшествовавшего современному поколению ели (Ярошенко, 1999), либо при падении деревьев без выворачивания корневой системы (сломе дерева).

Развитие **неморально-бореальных темнохвойных** лесов происходило иначе. В этих лесах также были верховые пожары, но после них лес развивался какое-то время в спонтанном режиме, который сопровождался падением деревьев с вывалами. Такое предположение следует из факта присутствия скоплений углей в толще почвы, поскольку скопления углей образуются в результате перемешивания почвы с угольным пластом в процессе вывалов (выворачивания корневых систем деревьев). Кроме того, во многих почвенных разрезах, выполненных в неморально-бореальных пихто-ельниках Коми, мы наблюдали наличие старопашотного горизонта (в смысле Пономаренко, 1999). Это говорит о существовании распашек в прошлом в лесах этого типа. Пожары и распашки сокращали флористическое разнообразие этого типа леса. Дополнительно, выборочные рубки затормаживали сукцессионные восстановительные процессы, уменьшали число разлагающихся бревен, выравнивали структуру напочвенного покрова.

Приручьевые и высокотравные ельники и пихтоельники являются наиболее хорошо сохранившимися рефугиумами региональных видов в зоне тайги. Главной особенностью истории формирования этих лесов является большое время спонтанного развития растительности без катастрофических внешних воздействий, прежде всего без пожаров (см. раздел 8.2). Таким образом, в бореальных лесах с хорошо развитой мозаикой нарушений мелкого масштаба можно наблюдать высокое видовое разнообразие (см. также Kuuluvainen, 1994; Kuuluvainen et al., 1998). Многократные пожары в сочетании с рубками ведут к сокращению разнообразия микросайтов и, как следствие, к уменьшению флористического разнообразия.

Необходимо отметить, что существуют леса, длительное время находящиеся в спонтанном развитии, с вывалами деревьев, с валежом на разных стадиях разложения, но с низким уровнем видового разнообразия. Это ситу-

ации диаспорического субклимакса (в смысле Разумовского, 1981), когда растительное сообщество является динамически равновесным, но обедненным по видовому составу. Диаспорический субклимакс возникает в случае, когда диаспоры видов из регионального пула, которые могли бы по своим экологическим потребностям произрастать в некотором сообществе, не достигают этого сообщества. Большие протяженные пространства, пройденные верховыми пожарами и вырубками, вместе с низкой скоростью распространения диаспор большинства травяных видов (Смирнова, 1987; Бобров и др., 1999, Коротков, 2000) являются главными причинами формирования диаспорического субклимакса в бореальной зоне. Типичным, наиболее широко распространенным вариантом бореального диаспорического субклимакса является ельник-черничник (Сукцессионные процессы..., 1999; Смирнова, Коротков, 2001).

Варианты разновозрастных темнохвойных лесов, относящихся к ельникам и пихто-ельникам черничникам и зеленомошникам, можно рассматривать и как экотопические субклимаксы, возникшие вследствие существенного преобразования почвенного покрова, который в условиях бореальной полосы может не восстанавливаться на протяжении многих столетий (см. Книга 1, глава 5.5).

Таким образом, изученные сообщества темнохвойных лесов в республиках Коми и Карелия, существующие в сходных экотонах, оказались ранжированными по видовому разнообразию от наиболее богатых приручевых и высокотравных ельников и пихтоельников до самых бедных ельников-зеленомошников. Уменьшение видового разнообразия в этом ряду связано с уменьшением числа микросайтов, с упрощением структуры сообществ. При этом, несмотря на близкую к двойной разницу в видовом богатстве сообществ (по общему числу видов) в изученных лесах республик Коми и Карелия, средняя видовая насыщенность сообществ одного типа (среднее число видов на площадку) была одинакова в этих регионах. Это свидетельствует о схожей структуре лесов одного типа в разных географических регионах.

Ельники и пихто-ельники черничники и зеленомошники характеризуются минимальными значениями видового богатства и видовой насыщенности (см. табл. 8.13). Низкое видовое разнообразие этих сообществ, отмечаемое многими исследователями (Сукцессионные процессы..., 1999; Смирнова, Коротков, 2001; Волков и др., 2002), связано с отсутствием полночленных ВПК (преобладание обломов над вывалами с педотурбациями), а также с бедными почвами. С этим же связаны низкий бонитет, бедность наземной и почвенной фауны (Кулешова и др., 1996; Сукцессионные процессы..., 1999; Волков и др., 2002). Вместе с тем, среди всех изученных сообществ, именно эти сообщества являются наиболее близкими по большинству проанализированных параметров видовой насыщенности и экологическим характеристикам. То есть леса экстремальных типов, расположенные в разных географических, макроклиматических условиях, совпадают, в основном, по структуре, составу и локальным экологическим условиям. Следовательно, существуют некоторые экзо- или эндогенные воздействия на сообщества, одинаково сильные, перекрывающие географические, климатические и ландшафтные особенности регионов.

Схожесть структуры и экологических условий наиболее богатого типа леса – высокотравных пихто-ельников и ельников в Коми и Карелии – свиде-

тelleствует, что эдификаторные воздействия деревьев, производящих мелкомасштабные нарушения полога леса, могут быть велики. Схожесть структуры и экологических условий самого бедного типа темныхвойных лесов в Коми и в Карелии – зеленомошного, расположенного на местах многократных интенсивных пожаров, – свидетельствует, что огонь является наиболее сильным внешним фактором, который может принципиально упрощать структуру растительности в бореальной зоне. Таким образом, пожары и популяционная жизнь деревьев в течение нескольких поколений являются наиболее мощными воздействиями экзо- и эндогенного характера, сравнимыми друг с другом и с климатическими и ландшафтными эффектами.

* * *

Изучение сукцессионных вариантов лесных сообществ в бореальной полосе выявило те же тенденции в развитии лесного покрова при прекращении антропогенных воздействий, что и в неморально-бореальной и неморальной лесных полосах. Здесь также в условиях спонтанного развития возможно формирование субквазиклимаксовых сообществ, в которых не будет сосны или она будет играть роль ассектатора, а среди подчиненных видов будут преобладать представители бореальной и олиготрофно-болотной эколого-ценотических групп. Возможность развития бореальных и нитрофильных опушечных видов трав в таких сообществах ограничена не только из-за практически полного отсутствия рефигиумов с потенциальной флорой, но и в связи с сильной антропогенно обусловленной деградацией экотопов, восстановление которых до исходного состояния невозможно из-за отсутствия почвенной мезофауны.

Формирование квазиклимаксовых сообществ возможно лишь на весьма ограниченной территории в непосредственной близости с единичными рефугиумами.

В целом, современное состояние лесного покрова этой полосы таково, что необходимы активные меры по восстановлению видового разнообразия, в первую очередь, деревьев и кустарников, а также инвентаризация и введение строгих мер охраны рефигиумов биоразнообразия даже самых малых размеров.