

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
ЦЕНТР ПО ПРОБЛЕМАМ ЭКОЛОГИИ И ПРОДУКТИВНОСТИ ЛЕСОВ
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИ НАУК

АККУМУЛЯЦИЯ УГЛЕРОДА В ЛЕСНЫХ ПОЧВАХ И СУКЦЕССИОННЫЙ СТАТУС ЛЕСОВ

Под редакцией чл.-корр. РАН Н.В. Лукиной

Товарищество научных изданий КМК

Москва ❖ 2018

УДК 630.1(470)
ББК 43.4(235)
А39

Аккумуляция углерода в лесных почвах и сукцессионный статус лесов / Под редакцией чл.-корр. РАН Н.В. Лукиной. Москва: Товарищество научных изданий КМК. 232 с., 25 цв. вкл.

В монографии развиваются представления о связях между уровнями аккумуляции углерода в лесных почвах и сукцессионным статусом лесов. В работе представлены (i) оценки сукцессионного статуса равнинных и горных хвойно-широколиственных лесов европейской части России с применением популяционного подхода; (ii) сравнительные оценки уровня аккумуляции почвенного углерода в смешанных хвойно-широколиственных лесах центра Русской равнины и Северо-Западного Кавказа с учетом их сукцессионного статуса и в таежных лесах северо-запада России; (iii) сравнительные оценки выноса органического углерода с почвенными водами в таежных и смешанных хвойно-широколиственных лесах. Дана оценка влияния биотических факторов, изменяющихся в ходе сукцессионного развития лесов, таких как формационный состав, возраст древостоя, видовое разнообразие растений, вклад в состав лесных сообществ доминирующих видов растений, отличающихся качеством опада (быстро- и медленноразлагаемый опад), активность почвообразовательных комплексов дождевых червей, на уровень аккумуляции почвенного углерода в хвойно-широколиственных и таежных лесах, формирующихся в автономных позициях ландшафтов лесов, так называемых зональных типов. Приведены результаты оценки комбинированного влияния внешних факторов (изменение климата, возрастание поступления из атмосферы соединений азота, пожары и режимы лесопользования) на продукцию фитомассы, динамику запасов углерода и азота в лесных экосистемах, в том числе, в почвах, и изменение видового состава древостоя с учетом типов таежных лесов северо-запада России и их сравнения с результатами таких оценок в хвойно-широколиственных лесах с использованием модели EFIMOD.

Результаты, изложенные в монографии, важны для развития представлений о факторах и механизмах динамики углерода, совершенствования методов оценки почвенного углерода в лесах и устойчивого управления лесами в условиях глобальных изменений.

Для лесных экологов, геоботаников, почвоведов, географов, преподавателей и аспирантов вузов.

Рецензент д.б.н. А.А. Дымов

*Исследование выполнено за счет гранта
Российского научного фонда (проект №16-17-10284)*

© Коллектив авторов, текст, иллюстрации, 2018
© Федеральное государственное бюджетное
учреждение науки Центр по проблемам
экологии и продуктивности лесов РАН, 2018
© Товарищество научных изданий КМК,
издание, 2018

ISBN 978-5-907099-47-0

Содержание

Введение. Лукина Н.В.	4
Раздел 1. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ. Тихонова Е.В., Шевченко Н.Е., Горнов А.В., Кузнецова А.И., Гераськина А.П., Смирнов В.Э., Горнова М.В.	7
Раздел 2. ОЦЕНКА СУКЦЕССИОННОГО СТАТУСА ЛЕСОВ	21
Глава 2.1. Оценка сукцессионного статуса лесов Москворецко-Окской равнины. Тихонова Е.В.	24
Глава 2.2. Оценка сукцессионного статуса лесов Северо-Западного Кавказа. Шевченко Н.Е.	44
Глава 2.3. Оценка сукцессионного статуса лесов Брянского полесья. Горнов А.В., Горнова М.В., Ручинская Е.В., Анищенко Л.Н.	71
Глава 2.4. Сравнительная оценка экологических факторов на разных стадиях сукцессий хвойно-широколиственных лесов. Шевченко Н.Е.	81
Раздел 3. АККУМУЛЯЦИЯ УГЛЕРОДА В ЛЕСНЫХ ПОЧВАХ	84
Глава 3.1. Сукцессионная динамика комплекса дождевых червей в почвах хвойно-широколиственных лесов. Гераськина А.П.	86
Глава 3.2. Оценка запасов углерода в почвах хвойно-широколиственных лесов на разных стадиях послерубочных восстановительных сукцессий. Кузнецова А.И., Лукина Н.В., Тебенькова Д.Н., Смирнов В.Э.	99
Глава 3.3. Оценка запасов углерода в почвах таежных лесов. Лукина Н.В., Орлова М.А., Тихонова Е.В., Бахмет О.Н., Крышень А.М., Смирнов В.Э., Кузнецова А.И., Тебенькова Д.Н., Князева С.В., Шашков М.П.	122
Глава 3.4. Сравнительная оценка размеров выноса углерода с почвенными водами в таежных и хвойно-широколиственных лесах. Кузнецова А.И., Лукина Н.В., Орлова М.А., Тебенькова Д.Н.	140
Глава 3.5. Моделирование динамики основных пулов углерода в таежных лесах при различных внешних воздействиях. Шанин В.Н., Быховец С.С., Чертов О.Г.	147
Заключение. Аккумуляция углерода в лесных почвах и сукцессионный статус лесов: общие закономерности. Лукина Н.В., Шевченко Н.Е., Тихонова Е.В., Горнов А.В., Орлова М.А., Гераськина А.П., Шанин В.Н.	179
Список литературы	187
Приложения	211

Введение

Развитие концепции о биогеохимических циклах углерода относится к важнейшим научным задачам, носящим фундаментальный характер и имеющим огромное прикладное значение. Парижская климатическая конференция, на которой делегации 196 стран приняли новую договоренность Рамочной конвенции ООН об изменении климата (Adoption of the Paris agreement, 2015), подтверждает чрезвычайно высокую актуальность проблемы оценки вклада лесов в поглощение парниковых газов.

Леса — самые распространенные наземные экосистемы, играющие ключевую роль в регулировании циклов углерода. Согласно поддерживаемой рядом ученых парадигме, которая лежит в основе научных представлений о биогеохимическом круговороте и используется при учете стоков и источников парниковых газов в лесах в международных процессах, стоком углерода служат молодые растущие леса, тогда как старовозрастные леса являются «углерод-нейтральными» (Odum, 1969). Однако в последнее десятилетие появились результаты исследований, согласно которым леса, достигающие возраста нескольких столетий, могут продолжать накапливать углерод (Luyssaert et al., 2008; Jonsson, Wardle, 2010; Stephenson et al., 2014). Причем показано, что депонирование углерода происходит в старовозрастных бореальных лесах, лесах умеренного пояса (Luyssaert et al., 2008; Framstad et al., 2013; и др.) и в тропических лесах (Lewis et al., 2009). Противоречивые заключения о роли старовозрастных лесов в стоке углерода в значительной степени связаны с неопределенностями в оценке вклада почвенного органического углерода. Установлено продолжающееся накопление углерода в почвах старовозрастных лесов (более 400 лет) китайской провинции Гуандун (Zhou et al., 2006), а также в буковых 250-летних лесах Германии (Tefs, Gleixner, 2012).

На долю России приходится 22% всех мировых лесных ресурсов и более половины бореальных лесов планеты. Земли лесного фонда составляют более 2/3 общей площади земель нашей страны, а лесистость ее территории (45,4%) является одной из самых высоких в мире. На территории России представлена мозаика различных сукцессионных стадий лесов, обусловленная комбинированным действием естественных и антропогенных факторов. Однако результатов исследований, на основании которых можно сделать определенные заключения о связи между сукцессионным статусом лесов и закономерностями накопления и динамики почвенного углерода в них, явно недостаточно. Информация по запасам почвенного углерода особенно скудна для нижних частей почвенных профилей, что связано с распространенной в мире практикой отбора почвенных образцов для оценки стока углерода из верхних горизонтов профиля (до 30 см).

Для оценки баланса углерода в наземных экосистемах создана глобальная сеть измерений на основе метода eddy covariance. Однако этот метод не позволяет учитывать вынос растворенного органического вещества с почвенными водами. Игнорирование этой составляющей цикла углерода приводит к переоценкам стока углерода в наземных экосистемах, поскольку часть растворенного органического вещества дренирует в водоемы. Так, исследования в сосновых лесах умеренного пояса в Бельгии показали, что растворенный органический углерод может составлять 11% от экосистемной нетто-продуктивности (Gielen et al., 2011). Вынос органического углерода с почвенными водами оценивается в рамках отдельных проектов и больших международных программ по лесам, например, в европейской программе ICP Forests (www.icp-forests.org), которая выполняется в более чем 40 странах. В России экспериментальные измерения выноса углерода с почвенными водами в лесах разных типов проводятся точно и не систематизированы. Многолетние (более 20 лет) исследования выноса углерода проводятся в северотаежных лесах Мурманской области (Лукина, Никонов, 1998; Лукина и др., 2018; Ершов и др., 2019). Существуют оценки содержания углерода в почвенных водах за отдельные годы в среднетаежных лесах Республики Карелия (Шильцова, 2006), четырехлетние оценки выноса углерода с почвенными водами в сложных ельниках и смешанных хвойных лесах Московской области (Султанбаева и др., 2015; и др.). Все эти оценки выполнены с применением методов, принятых в программе ICP Forests, однако сравнения размеров выноса углерода с почвенными водами в таежных и хвойно-широколиственных лесах России до сих пор не проводились.

Важнейшим направлением исследований биогеохимических циклов является прогноз динамики углерода в лесах при различных сценариях изменений климата и лесопользования, для которого применяются модели анализа нестационарной динамики лесных экосистем. К таким зарубежным моделям относится индивидуально-ориентированная трехмерная модель PICUS (Lexer, Hönninger, 2001), включающая блоки имитации естественных нарушений. Другая модель — CBM-CFS3 (Kurz et al., 2009) предназначена для моделирования динамики основных пулов углерода, как на уровне небольшого участка леса, так и на уровне лесной провинции. В модели растрового типа LANDIS-II (Scheller et al., 2007) предпринята попытка интеграции ландшафтного и экосистемного подходов. Разработаны системы моделей, связывающие динамические модели почвенных процессов с равновесными моделями растительности, то есть моделями, которые описывают статическое распределение растительности по видам или, как правило, по функциональным типам. В качестве примеров можно привести модели SMART2(-SUMO)-MOVE/NTM и MAGIC (SUMO)-GBMOVE, которые разработаны и используются в Голландии и Великобритании соответственно. Модели имеют специальные расширения для имитации пожаров и штормовых вывалов.

В России разработана система РОБУЛ, ориентированная на использование в качестве основного информационного источника материалов государственных учетов лесного фонда либо государственного лесного реестра, и позволяющая проводить оценки динамики углеродного бюджета в лесах на региональном и федеральном уровнях (Замолодчиков и др., 2013, 2017). Также широко известна система моделей круговорота углерода и азота в лесных экосистемах EFIMOD, включающая в себя модель динамики органического вещества почвы ROMUL (Чертов, Комаров, 1996; Chertov et al., 2001) и климатический генератор SCLISS (Быховец, Комаров,

2002), а также блок имитации конкуренции за ресурсы в древостоях и блок расчета продуктивности отдельных деревьев.

Анализ современных зарубежных и отечественных работ позволяют заключить, что большие неопределенности в исследованиях циклов углерода в лесах связаны: а) с оценкой сукцессионного статуса лесов; б) с недостатком современных экспериментальных данных по запасам углерода в почвах (особенно, на глубинах более 0,3 м) лесов разных типов/стадий сукцессий; в) с недостатком сравнительных оценок размеров выноса растворенного органического углерода с почвенными водами в лесах разных типов/стадий сукцессий, формирующихся в различных природно-климатических условиях; г) с необходимостью прогноза динамики углерода в лесах на локальном/ландшафтном уровнях с учетом комбинированного действия нескольких факторов, включая изменения климата и режимы лесопользования.

В данной книге представлены:

- ✓ оценки сукцессионного статуса равнинных и горных хвойно-широколиственных лесов европейской части России с применением популяционного подхода;
- ✓ сравнительные оценки уровня аккумуляции почвенного углерода в смешанных хвойно-широколиственных лесах центра Русской равнины и Северо-Западного Кавказа с учетом их сукцессионного статуса и в таежных лесах северо-запада России;
- ✓ оценки выноса органического углерода с почвенными водами в северотаежных (Мурманская область) и смешанных хвойно-широколиственных (Брянская область) лесах в сравнении с данными, полученными в результате других исследований по сходной методике в среднетаежных лесах (Республика Карелия) и хвойно-широколиственных лесах (Московская область);
- ✓ результаты оценки комбинированного влияния нескольких внешних факторов (возрастание поступления из атмосферы соединений азота, изменения климата, пожары и режимы лесопользования) на продукцию фитомассы, динамику запасов углерода и азота в лесных экосистемах, в том числе в почвах, и видового состава древостоя с учетом типов таежных лесов северо-запада России и их сравнения с результатами таких оценок в хвойно-широколиственных лесах с использованием модели EFIMOD.

В монографии дана оценка влияния различных факторов, включая биотические, изменяющиеся в ходе сукцессионного развития лесов, такие как формационный состав, возраст древостоя, видовое разнообразие растений, вклад в состав лесных сообществ доминирующих видов растений, отличающихся качеством опада (быстро- и медленно-разлагаемый опад), активность почвообразовательных комплексов дождевых червей, а также климатические и эдафические условия, пожары, рубки, воздушное загрязнение соединениями азота, история землепользования, на уровень аккумуляции почвенного углерода в хвойно-широколиственных и таежных лесах, так называемых, зональных типов.

Результаты, изложенные в монографии, важны как для развития представлений о факторах и механизмах динамики биогеохимических циклов углерода и совершенствования методов оценки почвенного углерода в лесах, так и для устойчивого управления лесами в условиях глобальных изменений.

Раздел 1.

Объекты и методы исследований

Объектами оценки уровня аккумуляции почвенного углерода на разных стадиях послерубочных восстановительных сукцессий лесов являются равнинные и горные хвойно-широколиственные леса европейской части России. Равнинные хвойно-широколиственные леса исследовали в Брянском полесье и на Москворецко-Окской равнине, горные — на Северо-Западном Кавказе. Для оценки запасов почвенного углерода в таежных лесах выбраны объекты на северо-западе России — в Республике Карелия и на Карельском перешейке (Ленинградская область).

Москворецко-Окская равнина. Исследования на Москворецко-Окской равнине проводились на территории Валуевского лесопарка, который был организован в 1935 г., как часть Лесопаркового защитного пояса Москвы. Лесопарк относится к Апрелевско-Кунцевскому ландшафту (Ландшафты..., 1997), с доминированием местностей моренных равнин с абс. высотами 190–210 м. Лесной покров представлен широколиственными (с доминированием липы) и широколиственно-еловыми лесами, на значительной площади развиты вторичные послерубочные сообщества с большим участием мелколиственных видов деревьев. Среднегодовое количество осадков составляет 706 мм. Среднегодовая температура 5,3 °С. Период с положительными температурами воздуха составляет 204–292 дней, вегетационного периода ($T > 10$ °С) — 114–173 дней (<http://meteo.ru>). Средняя годовая температура поверхности почвы 5,4 °С.

По эколого-флористической классификации сообщества смешанных лесов с преобладанием ели относятся к субассоциации *Rhodobryo rosei-Piceetum abietis caricetosum pilosae* Zaugolnova et Morozova 2004 ассоциации *Rhodobryo rosei-Piceetum abietis* Korotkov 1986; а сообщества липовых и липово-мелколиственных лесов — к субассоциации *Quercus robur-Tilietum cordatae caricetosum pilosae* Zaugolnova et Braslavskaya 2003 ассоциации *Quercus robur-Tilietum cordatae* Laivinsh ex Bulokhov et Solomesč 2003 союза *Quercus-Tilion* Solomesč et Laivinsh ex Bulokhov et Solomesč 2003 порядка *Fagetalia sylvaticae* Pawłowski in Pawłowski, Sokołowski et Wallish 1928 класса *Quercus-Fagetea* Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 1937 em. Klika 1939 (Морозова, Тихонова, 2012).

На Москворецко-Окской равнине выбран ряд послерубочной сукцессии широколиственно-еловых бореально-неморальнотравных лесов, состоящий из трех стадий.

Ранняя стадия сукцессии представлена **березово-липовыми с осинной неморальнотравными лесами** (березово-липовые волосистоосоковые леса), которые сформировались на местах сплошных рубок 1950–1960-х гг. Возраст деревьев 50–70 лет, в сообществах присутствуют единичные дубы и ели старшего возраста (до 80–100 лет),

вероятно сохранившиеся при рубке. В древесном ярусе большое участие принимают раннесукцессионные виды — берёза повислая (*Betula pendula*), реже осина обыкновенная (*Populus tremula*), а также липа сердцевидная (*Tilia cordata*), преимущественно порослевого происхождения. В подросте преобладает клён остролистный (*Acer platanoides*) и липа сердцевидная. Среди кустарников высокую встречаемость, но небольшое обилие имеют жимолость обыкновенная (*Lonicera xylosteum*), лещина обыкновенная (*Corylus avellana*) и рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia*). Травяной ярус хорошо развит, в нем доминирует осока волосистая (*Carex pilosa*), содоминантами часто выступают сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria*) и зеленчук желтый (*Galeobdolon luteum*). Моховой ярус развит слабо, его проективное покрытие 1–2%. В основном мхи распространены на оголенной почве (пороях) и гниющей древесине.

Промежуточная стадия — **липовые леса с березой и осиной неморальнотравные** (липовые леса волосистоосоковые). Возраст деревьев 90–110 лет. Происходит выпадение из состава древостоя раннесукцессионных видов деревьев (сохраняются единичные старые экземпляры *Betula pendula* и *Populus tremula*), преобладание переходит к липе, которая формирует 2-ярусный древостой. При отсутствии поблизости генеративных особей или данный тип сообщества может существовать достаточно долго, представляя диаспорический субклимакс. В кустарниковом ярусе доминирует лещина обыкновенная, постоянно встречаются жимолость обыкновенная и подрост клена остролистного. В травяном ярусе доминирует осока волосистая. Высокое постоянство имеют зеленчук желтый, пролесник многолетний (*Mercurialis perennis*), лютик кашубский (*Ranunculus cassubicus*) и др. Моховой ярус развит слабо, его проективное покрытие не превышает 1–2%. Мхи преимущественно встречаются на оголенной почве и разлагающемся мелком древесном debrisе.

Широколиственно-еловые бореально-неморальнотравные леса (широколиственно-еловые кислично-разнотравные леса) — наиболее поздняя стадия сукцессии. Возраст сообществ более 100 лет, максимальный возраст ели 115–125 лет. На этой стадии происходит выпадение из древостоя мелколиственных видов деревьев и дуба и усиливается роль липы. По сукцессионной продвинутости сообщества находятся ближе к зональному типу елово-широколиственных лесов (Курнаев, 1982). Древесный ярус сомкнутый, но с неравномерной горизонтальной структурой, характерно наличие небольших окон на месте вывалов отдельных деревьев. Ярус отчетливо подразделяется на два подъяруса. В верхнем подъярусе доминирует *Picea abies*, есть небольшая примесь *Quercus robur*, часто сохраняются старые деревья *Populus tremula* и *Betula pendula*. В подчиненном подъярусе доминирует *Picea abies*, встречается *Tilia cordata*. Подлесок и подрост хорошо развиты: доминирует лещина обыкновенная, постоянно встречаются жимолость обыкновенная, крушина ломкая (*Frangula alnus*), рябина обыкновенная, ель европейская и липа сердцевидная. Покрытие травяного яруса неравномерное, доминирует кислица обыкновенная (*Oxalis acetosella*), встречаются живучка ползучая (*Ajuga reptans*), копытень европейский (*Asarum europaeum*), ландыш майский (*Convallaria majalis*), лютик кашубский и др. Моховой ярус лучше развит, чем в сообществах более ранних стадий, его покрытие — от 2 до 15%, видовой состав отличается большим разнообразием.

В почвенном покрове преобладают дерново-подзолистые (Классификация..., 2004) почвы (Retisols Albic по WRB, 2015) на покровном суглинке. Почвообразующая порода характеризуется средне-тяжелосуглинистым гранулометрическим составом (табл. 1.1): содержание физической глины в почвообразующих породах варьирует от 34,3 до 45,3%. Актуальная кислотность почвообразующих пород составляет 5,1 pH. По валовому составу почвообразующие породы всех трех стадий сопоставимы (табл. 1.1).

Таблица 1.1.

Характеристика горизонта ВС почв хвойно-широколиственных лесов

Регион	Стадия сукцессии/ Тип леса	Содержание частиц <0,002 мм (%)	pH	Валовое содержание, %				
			H ₂ O	Ca	Mg	K	Al	Fe
М	I	25,2*	5,1	0,7	0,9	2,1	7,0	3,6
		1,4**	0,1	0,0	0,0	0,1	0,4	0,3
	II	19,8	5,2	0,7	0,8	2,0	7,1	3,7
		0,4	0,1	0,0	0,0	0,1	0,1	0,1
	III	18,9	5,1	0,7	0,8	1,9	7,1	3,6
		0,6	0,0	0,0	0,1	0,1	0,2	0,1
К	I	25,5	5,6	0,5	0,7	1,7	9,6	5,1
		3,4	0,2	0,0	0,0	0,0	0,4	0,6
	II	25,3	5,5	0,4	1,0	2,2	10,8	5,3
		4,5	0,1	0,0	0,1	0,2	0,6	0,4
	III	17,9	5,6	0,7	1,0	1,9	9,0	4,2
		1,6	0,1	0,1	0,1	0,0	0,2	0,4
Б	I	1,2	5,1	0,3	0,2	0,2	0,5	0,1
		0,3	0,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	II	2,2	5,6	0,4	0,2	0,9	1,7	0,5
		0,5	0,2	0,0	0,0	0,2	0,3	0,1
	III	1,3	5,7	0,3	0,1	0,2	0,4	0,1
		0,1	0,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

* — среднее значение; ** — ошибка среднего

М — Москворецко-Окская равнина: I — ранняя стадия/ березово-липовые с осиной неморальнотравные леса; II — промежуточная/ липовые леса с березой и осиной неморальнотравные; III — поздняя/ широколиственно-еловые бореально-неморальнотравные леса.

К — Северо-Западный Кавказ: I — ранняя стадия/ осиново-грабовые жимолостно-мелкотравные леса; II — переходная/ буко-пихто-грабовые мелкотравные; III — поздняя/ пихто-буковые метвопокровные леса.

Б — Брянское полесье: I — сосняки кустарничково-зеленомошные бореальнотравные; II — смешанные леса с сосной, елью, дубом и др. неморально-бореальнотравные; III — широколиственные леса с елью неморальнотравные.

Северо-Западный Кавказ. Исследования проводились в верховьях р. Пшехи (Краснодарский край, Апшеронское лесничество) и р. Белой (Республика Адыгея, Кавказский биосферный заповедник). Данная территория относится к Западной горной провинции Большого Кавказа (Гвоздецкий, 1963; Мильков, Гвоздецкий, 1986). В качестве объекта исследования выбран пространственно-временной ряд деградационной сукцессии буково-темнохвойных лесов среднегорного пояса Северо-Западного Кавказа. Среднегодовое количество осадков составляет 1200 мм. Среднегодовая температура — +10,3 °С. Период с положительными температурами воздуха составляет 292–361 дней, вегетационного периода ($T > 10$ °С) — 160–234 дней (<http://meteo.ru>). Средняя годовая температура поверхности почвы — +11,9 °С.

По эколого-флористической классификации эти леса относятся к разным вариантам субассоциации *Illici colchicae-Abietetum nordmannianae Rhododendretosum pontici* Korotkov et Belonovskaja 1987 ассоциации *Illici colchicae-Abietetum nordmannianae* Korotkov et Belonovskaja 1987 подсоюза *Abieti-Fagenion orientalis* Korotkov et Belonovskaja 1987 союза *Vaccinio-Fagion orientalis* (Zohary 1973) Passarge 1981 порядка *Rhododendro pontici-Fagetalia orientalis* (Soo 1964) Pass. 1981 класса *Quercus-Fagetea* Br.-Bl. et Vlieger 1937. Диагностические виды субассоциации — *Rhododendron ponticum*, *Carpinus betulus*, *Hedera colchica*, *Acer laetum*, *Quercus iberica*, *Impatiens noli-tangere* и др. (Биота..., 1990).

Изученные сообщества пространственно-временного ряда хвойно-широколиственных лесов условно разделены на три стадии восстановительной сукцессии — ранняя, переходная и поздняя (терминальная).

Ранняя стадия представлена **осиново-грабовыми жимолостно-мелкотравными сообществами** (грабовники свежие) с доминированием в древесном ярусе граба обыкновенного (*Carpinus betulus*) с примесью осины (*Populus tremula*), дуба скального (*Quercus petraea*), вишни (*Cerasus avium*), травяной ярус представлен мелко-травьем. В почвенном покрове распространены буроземы (World..., 2015). Подстилка маломощная, деструктивного типа.

На переходной стадии в **буко-пихто-грабовом мелкотравном сообществе** (грабовники с пихтой свежие) в верхний подъярус переходной стадии выходят позднесукцессионные виды — бук (*Fagus orientalis*) и пихта (*Abies nordmanniana*). Нижний подъярус формируют раннесукцессионные виды деревьев — *Carpinus betulus*, *Populus tremula*, *Quercus petraea* и берёза пушистая (*Betula pubescens*), в напочвенном покрове преобладает неморальное мелкотравье и кустарники. В почвенном покрове распространены буроземы и встречаются буроземы глееватые (World..., 2015).

В старовозрастных **пихто-буковых метвопокровных сообществах** (бучина с пихтой свежая) терминальной стадии древесный ярус состоит из *Fagus orientalis* и *Abies nordmanniana*, напочвенный ярус — мертвопокровный. В почвенном покрове преобладают буроземы (Классификация..., 2004), разной степени выраженности глеевого процесса (Cambisols Dystric по WRB, 2015) на элювии глинистых сланцев. Наблюдаемое оглеение типично для почв описываемого района и определяется избыточным поверхностным увлажнением (Зонн, 1950). Признаки оглеения выражены более ярко на третьей стадии сукцессии с преобладанием бука, отличающегося низкой интенсивностью транспирации (Kramer, 2009; Gebauer, 2010). Почвообразующая порода характеризуется тяжелосуглинистым-глинистым гранулометриче-

ским составом (табл. 1.1): содержание физической глины в почвообразующих породах варьирует от 36,5 до 72,7%. Актуальная кислотность почвообразующих пород изменяется от 5,5 до 5,7 pH. По валовому составу почвообразующие породы всех трех стадий сопоставимы (табл. 1.1). Щебнистость почв не выражена, так же как на объектах исследований других ученых в сходных условиях (Зонн, 1950).

Брянское полесье. Исследования проводили в юго-восточной части Брянского полесья в заповеднике «Брянский лес» на вершинах грив зандровых местностей. Зандровые местности представляют собой песчаные волнисто-западинные приводораздельные равнины с абсолютными высотами 155–175 м. Относительные превышения рельефа обычно составляют 1–3 м, реже встречаются гряды с превышением до 5 м. Для этих территорий характерен мозаично-пятнистый рисунок ландшафта, обусловленный обилием западин и котловин. В литологическом разрезе господствуют пески, мощность которых составляет 10–15 м. Глубина грунтовых вод — 1,0–3,5 м.

Среднегодовое количество осадков составляет 633 мм. Среднегодовая температура +6,1 °С. Период с положительными температурами воздуха составляет 217–293 суток, вегетационного периода ($T > 10$ °С) — 134–188 суток (<http://meteo.ru>). Средняя годовая температура поверхности почвы — +7,2 °С.

На территории зандровых местностей заповедника «Брянский лес» доминируют сосняки. Они сформировались в результате посадок на месте вырубок в неморальных лесах (Евстигнеев, 2009). Гетерогенность экотопических условий, создаваемых волнисто-западинным рельефом, дифференцирует эти сообщества на несколько ассоциаций (Евстигнеев, 2010). На вершинах грив сосняки представлены следующими ассоциациями: *Cladonio-Pinetum sylvestris* Juraszek 1927, *Dicranio-Pinetum sylvestris* Preising et Knapp ex Oberdorfer 1957, *Vaccinio myrtilli-Quercetum roboris* Bulokhov et Solomeshch 2003. Смешанные леса с сосной, елью, дубом и др. неморально-бореальнотравные принадлежат ассоциации *Vaccinio myrtilli-Quercetum roboris* Bulokhov et Solomeshch 2003, а хвойно-широколиственные леса, которые сохранились на очень маленьких площадях — *Mercurialo perennis-Quercetum roboris* Bulokhov et Solomeshch 2003.

Для исследований подбирался сукцессионный ряд формирования полидоминантных широколиственных лесов с елью на вершинах грив зандровых местностей (Горнов и др., 2018). **Сосняки кустарничково-зеленомошные бореальнотравные** (сосняки кустарничково-зеленомошные) выбраны для характеристики ранней стадии сукцессии. Они представляют собой культуры возрастом 40–60 лет. В древостое доминирует сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*), реже встречается берёза пушистая (*Betula pubescens*), единично отмечены особи дуба черешчатого (*Quercus robur*). Подрост формируют ель европейская (*Picea abies*), дуб черешчатый, берёза пушистая и др. Из кустарников встречаются крушина ломкая (*Frangula alnus*) и ракитник русский (*Chamaecytisus ruthenicus*). В травяном покрове преобладают бореальные виды: черника обыкновенная (*Vaccinium myrtillus*), брусника обыкновенная (*Vaccinium vitis-idaea*), вереск обыкновенный (*Calluna vulgaris*).

Смешанные леса с сосной, елью, дубом и др. неморально-бореальнотравные (сосняк сложный волосистоосоково-разнотравный) — выбраны для характеристики следующей стадии восстановительной сукцессии. Они представляют собой

культуры возрастом 70–120 лет. Сосна встречается в древостое, но некоторые экземпляры выпадают. В ярусе деревьев высоко участие ели европейской, дуба черешчатого, березы пушистой, липы сердцевидной (*Tilia cordata*), реже встречаются клён остролистный (*Acer platanoides*) и осина обыкновенная (*Populus tremula*). В подросте преобладает липа сердцевидная, меньше участие клёна остролистного, ели европейской, дуба черешчатого, единично встречаются осина обыкновенная и вяз голый (*Ulmus glabra*). В синузии кустарников отмечены крушина ломкая и лещина обыкновенная (*Corylus avellana*). В травяном ярусе доминируют неморальные виды: осока пальчатая (*Carex digitata*), осока волосистая (*Carex pilosa*), ландыш майский (*Convallaria majalis*), яснотка пятнистая (*Lamium maculatum*), звездчатка жестколистная (*Stellaria holostea*). Высоко участие и бореальных растений: ожика волосистая (*Luzula pilosa*), майник двулистный (*Maianthemum bifolium*), золотарник обыкновенный (*Solidago virgaurea*) и др.

Широколиственные леса с елью неморальнотравные (Дубо-липняк (с елью) зеленчуково-волосистоосоковый) — выбраны в качестве объекта, характеризующего позднюю стадию формирования растительности на вершинах грив задровых местностей при отсутствии антропогенных воздействий на протяжении длительного времени. Возраст этих сообществ более 120 лет. Древесный ярус полидоминантный. В нем содоминируют дуб черешчатый, ель европейская, клён остролистный, липа сердцевидная, ясень обыкновенный (*Fraxinus excelsior*) и вяз голый. Полностью выпадает из древостоя раннесукцессионный вид — сосна обыкновенная. В подросте преобладают липа сердцевидная, клен остролистный, вяз голый, реже отмечены ясень обыкновенный, ель европейская и др. Среди кустарников чаще встречаются лещина обыкновенная и черёмуха обыкновенная (*Padus avium*). В травяном ярусе доминируют виды неморальной группы: сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria*), осока волосистая, пролесник многолетний (*Mercurialis perennis*), звездчатка жестколистная и др.

В почвенном покрове лесов Брянского полесья преобладают дерново-подзолы иллювиально-железистые (Классификация..., 2004) почвы (Podzols Albic по WRB, 2015) на флювиогляциальных отложениях. Объекты исследований в Брянском полесье различаются по некоторым характеристикам экотопа. Почвообразующая порода на всех объектах характеризуется песчаным гранулометрическим составом (табл. 1.1), однако при этом содержание физической глины в почвообразующих породах в сосняках кустарничково-зеленомошных и полидоминантных широколиственных лесах с елью варьирует от 0,5 до 2%, в то время как в смешанных лесах с сосной, елью и дубом — от 1,5 до 5%. Результаты валового химического анализа (табл. 1.1) демонстрируют значительное обогащение почвообразующих пород смешанных лесов, по сравнению с другими типами леса, такими элементами, как K, Ca, Al и Fe, при относительно высоком содержании в них физической глины. Почвы широколиственных лесов с елью отличаются мощным элювиальным горизонтом (см. Раздел 3), развитие которого может быть связано с периодическим колебанием уровня грунтовых вод. Экологические различия подчеркивают, что выделенные на основе характеристик растительности стадии сукцессий лесов в Брянском полесье относятся к разным сукцессионным рядам.

Республика Карелия и Карельский перешеек. Карелия расположена в восточной части Балтийского щита, территория представляет собой холмистую равнину,

сложенную древними кристаллическими породами (гранитами, гнейсами, сланцами и т.д.). Республика Карелия отличается неоднородностью почвообразующих пород (Разнообразие..., 2003). Преобладают почвообразующие породы легкого гранулометрического состава с низкой влагоемкостью, высокой водопроницаемостью; они бедны элементами питания при разнообразном составе первичных минералов (Морозова, 2001). Карельский перешеек расположен на месте слияния юго-восточной окраины Балтийского кристаллического щита с Русской равниной, что определяет резкую неоднородность его геологического строения (Рожнова, 1963). Рельеф перешейка отличается преобладанием холмисто-грядовых форм и определенной ориентацией их в северо-северо-западном направлении. Высоты колеблются от 0 до 200 м над ур. м. На большей территории преобладают отметки до 60–80 м над ур. м. Доминирующие почвообразующие породы — полимиктовые пески (Чертов, 1981). Ряд авторов аргументируют, что Карельский перешеек расположен в подзоне средней тайги, вблизи границы с подзоной южной тайги (Змиртович, 2011), чего мы придерживаемся и в нашей работе. Однако, другие авторы проводят границу между средне- и южнотаежной подзонами по территории перешейка или даже всю его территорию относят к южной тайге (Цинзерлинг, 1932; Ниценко, 1958, 1959; Рожнова, 1963; Юрковская, Паянская-Гвоздева, 1993; Василевич, 1999; и др.). Значительные расхождения в определении границы между средне- и южнотаежной подзонами связаны с океаническим влиянием, усилением эрозионно-суффозионных процессов, озерностью и выраженностью холмисто-западного рельефа (Змиртович, 2011).

Граница между северной и средней тайгой близка к изотерме 1400°C при средней суточной температуре выше +5 °C (вегетационный период). Средняя температура воздуха в северной тайге Карелии — около 0 °C, тогда как в средней тайге Карелии и Карельского перешейка температура воздуха может достигать +4 °C. Количество осадков в северной тайге варьирует от 450 до 500 мм, в средней тайге Карелии возрастает до 600–700 мм и достигает максимума на Карельском перешейке — 700–800 мм.

Леса Карельского перешейка и Карелии значительно преобразованы хозяйственной деятельностью. Результатом применения широко распространенной до начала XX века на Карельском перешейке подсечно-огневой системы земледелия стало уничтожение ельников. Распространение лесных пожаров благоприятствовало возобновлению сосны на значительных территориях. Прекращение подсечного земледелия и выборочной системы рубки леса, снижение количества лесных пожаров привели к восстановлению ельников: в период с 1923 по 1983 г. отмечено увеличение площади ельников на 13% с одновременным уменьшением площади сосняков (Федорчук и др., 2005). Естественная природа Карельского перешейка значительно изменена долголетней деятельностью человека. На преобладающей части площади сельскохозяйственная обработка земель связана с длительной историей земледельческой культуры Финляндии и организацией мелких хуторских хозяйств (Рожнова, 1963; Rautiainen et al., 2016).

В Карелии система подсечно-огневого земледелия, существовавшая до 30-х годов XX столетия, а затем и система выборочных рубок, не привели к значительным изменениям в породно-возрастной структуре насаждений, вероятно, из-за относительно ограниченного распространения и небольшого периода их применения

(Волков, 2008). Однако пожары являются одним из основных регулирующих факторов, определяющих распространение, структуру и состав лесов. В естественных условиях леса подвергались воздействию пожаров от молний до 4–5 раз в тысячелетие, в наиболее сухих (лишайниковых и брусничных) местообитаниях — 1–2 раза в столетие (Громцев и др., 2012). В последние столетия частота пирогенного воздействия на леса существенно увеличилась в связи с хозяйственным освоением территории, и межпожарный интервал уменьшился.

Леса покрывают 54% территории Карелии (Волков, 2008) и около 70% территории Карельского перешейка (Доронина, 2007). В северотаежных холмисто-грядовых ландшафтах Карелии преобладают сосняки зеленомошные, ельники зеленомошные сосредоточены, главным образом, в Северо-западном горном Карельском геоботаническом округе (Крышень, 2010). В подзоне средней тайги Карелии ельники распространены по всей территории, но по площади они уступают соснякам. В южной, прионежской части Карелии преобладают ельники (45%), а площадь мелколиственных древостоев достигает 36% (Федорчук и др., 2005). На Карельском перешейке преобладают сосновые леса (51% всей лесопокрытой территории), в меньшей степени распространены ельники (29%) и березняки (16%) (Доронина, 2007). Леса северо-запада России представлены преимущественно вторичными сообществами, сформировавшимися после сплошных рубок и пожаров (Федорчук и др., 2005; Крышень, 2010). Так, на территории Карелии вырубki и молодняки занимают более 36% лесопокрытой площади, средневозрастные (до 80–120 лет) леса — 33%, спелые и перестойные — около 30% лесопокрытой площади (Крышень, 2010).

В Республике Карелия и на Карельском перешейке пункты постоянного наблюдения (ППН) заложены Российским центром защиты леса в 2008–2009 гг. в узлах регулярной сети (рис. 1.1, вклейка). ППН — кластеры с четырьмя круговыми пробными площадками, расположенными на расстоянии 25 м и ориентированными по сторонам света от центра ППН (центральное дерево). Густота всей сети ППН в Республике Карелия составляет 32×32 км, на Карельском перешейке — 16×16 км (Бахмет и др., 2011; Forest ..., 2011). Проведен анализ данных по 89 ППН Республики Карелия и 43 ППН Карельского перешейка, характеризующим растительность и почвы в автономных позициях ландшафта, среди которых 44 ППН расположены в северной тайге, 45 — в средней тайге Карелии, 43 — на Карельском перешейке.

Объектами исследований послужили распространенные в лесных биогеоценозах Карелии альфегумусовые почвы на рыхлых четвертичных отложениях, приуроченные к автоморфным условиям. Преобладают подзолы (Albic Podzols), подбуры (Entic Podzols) идентифицированы в среднетаежных ельниках мелкотравных (четыре ППН) и в единичных случаях в сосняке брусничном, ельнике черничном средней тайги Карелии и березняке черничном северной и средней тайги Карелии. Также в березовых лесах Карелии идентифицированы подзолистые (Haplic Retisols) и дерново-подзолистые (Umbric Retisols) почвы. На Карельском перешейке преобладали подзолистые почвы (Haplic Retisols), на части ППН идентифицированы дерново-подзолистые (Umbric Retisols) почвы.

Переходный к почвообразующим породам горизонт ВС демонстрирует различия в их валовом составе между северо- и среднетаежными лесами Карелии и лесами Карельского перешейка (табл. 1.2). Валовое содержание калия значительно выше в

почвообразующих породах Карельского перешейка, а кальция — в почвообразующих породах северотаежных лесов Карелии. Актуальная кислотность горизонта ВС в северной тайге значительно ниже, чем в средней тайге Карелии. Содержание ила в почвообразующих породах лесов Карельского перешейка существенно ниже, чем в Карелии, при этом самое высокое его содержание обнаруживается в почвообразующих породах северотаежных лесов Карелии.

Таблица 1.2.

Характеристика горизонта ВС почв северотаежных лесов

Регион	<0,002 мм (%)	pH (H ₂ O)	Валовое содержание, %				
			Ca	Mg	K	Al	Fe
Северная тайга, Карелия	1,4*	5,6	1,6	0,7	0,9	4,1	1,8
	0,1**	0,1	0,1	0,1	0,0	0,1	0,1
Средняя тайга, Карелия	1,1	5,3	1,2	0,8	1,1	3,7	1,7
	0,2	0,1	0,0	0,1	0,0	0,1	0,2
Средняя тайга, Карельский перешеек	0,6	5,5	1	0,5	1,4	3,7	1,7
	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,2	0,3

* — среднее значение; ** — ошибка среднего

Методы исследования

В работе применены следующие методы: таксационные, демографические, геоботанические, почвенно-зоологические, почвенные.

Хвойно-широколиственные леса

Таксационные методы. В лесах разных стадий сукцессии заложено 9 пробных площадей, размером 50 х 50 м, по 3 площади для каждой стадии сукцессии. На лесотаксационных площадях выполнялся сплошной пересчет деревьев высотой от 1,5 м с измерением высоты (лазерный высотомер Nikon Forestry Pro) и окружности стволов. На основе полученных данных был определен запас стволовой древесины всех видов деревьев с использованием справочных пособий (Общесоюзные..., 1989; Справочник..., 1995). У самых развитых деревьев (преимущественно хвойных) определялся календарный возраст при помощи бура.

Демографические методы. Использована периодизация онтогенеза, предложенная Т.А. Работновым (1950), дополненная А.А. Урановым (1975) и его учениками (Ценопопуляции..., 1988). В онтогенезе деревьев выделяют следующие возрастные состояния: ювенильное (*j*), имматурное (*im*), виргинильное (*v*), молодое (*g*), сред-

невозрастное (g_2) и старое (g_3) генеративное, сенильное (s) (Smirnova et al., 1999; Evstigneev, Korotkov, 2016). Онтогенетические состояния деревьев определяли на основе публикаций (Заугольнова, 1968; Чистякова, 1979; Диагнозы..., 1987; Романовский, 2001; Евстигнеев, 2014; и др.). На каждом сукцессионном этапе устанавливали онтогенетический состав ценопопуляций деревьев. Учет проводили на площадках разных размеров. Имматурные, виргинильные, генеративные и сенильные особи деревьев высотой более 1,5 м учитывались на площадках размером 0,25 га (в 3-кратной повторности на каждой стадии). Имматурные и виргинильные особи деревьев высотой до 1,5 м учитывались на площадках размером 100 м² (в 6-кратной повторности на каждой стадии). Ювенильные особи (кроме Москворецко-Окской равнины) выявляли на площадках размером 1 м² (в 30-кратной повторности на каждой стадии). Полученные данные пересчитывали на 1 га. Тип онтогенетического спектра устанавливали по классификации, предложенной ранее (Восточноевропейские..., 2004а). Помимо онтогенетических состояний у самых развитых деревьев хвойных видов определяли абсолютный возраст. При помощи возрастного бура у основания ствола брали керн, по которому подсчитывали число годовых колец.

Оценка сукцессионного статуса сообществ. Лесные сукцессии характеризуются большой длительностью, поэтому в работе был использован метод пространственно-временных рядов (Евстигнеев и др., 1992; Оценка..., 2000; Смирнова и др., 2002; Восточноевропейские..., 2004а, б; Методические..., 2010). Этот подход применяли многие исследователи в разных регионах (Евстигнеев и др., 1992; Восточноевропейские..., 2004а, б; и др.). На исследуемых территориях в однотипных местообитаниях подбирали пространственный ряд и описывали предполагаемую сукцессионную смену сообществ. Сукцессионный статус лесов оценивали по индикаторам, которые разработаны отечественными популяционными биологами (Смирнова и др., 1988, 2006; Евстигнеев и др., 1992; Смирнова, 2004). К основным из них относятся полнота видового состава деревьев и полночленность онтогенетического состава их ценопопуляций.

Геоботанические методы

При описании сообществ заложены квадратные площадки 20х20 м. На каждой стадии сукцессии сделано по 9 описаний. На всех площадках составлен полный флористический список с учетом ярусной структуры леса. К ярусу А отнесены молодые, средневозрастные и старые генеративные деревья; к ярусу В — имматурные и виргинильные особи деревьев, имматурные, виргинильные и генеративные особи кустарников; к ярусу С — травы, ювенильные особи деревьев и кустарников; к ярусу D — мхи и лишайники. В каждом ярусе определено проективное покрытие видов по шкале Ж. Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1964, цит. по: Миркин и др., 1989). Латинские названия сосудистых растений даны по С.К. Черепанову (1995), мхов в соответствии со списком (Ignatov et al., 2006). Классификационная схема лесов, используемая при определении лесных ценозов, разработана в ЦЭПЛ РАН (Заугольнова, 2012), основана на традициях российской лесной фитоценологии (эколого-фитоценотическая классификация В.Н. Сукачева). Также в ней учтены принципы эколого-флористической классификации (метод Браун-Бланке). Основной едини-

цей классификации является группа типов леса, выделяемая по доминанту верхнего полога и коллективным доминантам нижних ярусов. Под коллективным доминантом понимается группа видов, сходная по жизненной форме и (или) относящаяся к одной систематической группе. Кроме того добавлены названия ценозов по Сукачеву. Видовое разнообразие сообществ оценивали с помощью показателей видового богатства и видовой насыщенности (Оценка..., 2000; Смирнова и др., 2002; Методические..., 2010). Видовое богатство определяли как суммарное число видов на всех площадках, относящихся к одной стадии сукцессии. Видовая насыщенность рассматривалась как число видов на пробной геоботанической площадке 400 м².

Эколого-ценотическая структура сообщества — набор и количественное соотношение видов, относящихся к разным эколого-ценотическим группам (ЭЦГ). Под ЭЦГ, в соответствии с представлениями А.А. Ниценко (1969), понимаются крупные группы экологически близких видов, в своем генезисе связанные с разными типами сообществ. В работе использована классификация ЭЦГ видов сосудистых растений, разработанная для Европейской России (Смирнова и др., 2002, 2004; Смирнов, 2007). Список видов с указанием их принадлежности к ЭЦГ помещен в Интернете по адресу <http://www.impb.ru>. Соотношение ЭЦГ определяли для каждой площадки по полным спискам видов.

Экологические характеристики местообитаний растительных сообществ были рассчитаны как среднее значение из балловых оценок всех видов по факторам (освещенность, богатство почвы азотом, почвенная кислотность, переменность увлажнения и др.) взвешенное на обилие видов. Для этого были использованы шкалы Г. Элленберга (Ellenberg, 1996) и Э. Ландольта (Landolt et al., 2010).

Методы почвенных исследований

Почвенно-зоологические исследования выполнены по стандартной методике: на пробных площадях разных стадий сукцессии взяты от десяти (Брянское полесье, Москворецко-Окская равнина) до 16 почвенных проб (Северо-Западный Кавказ) размером 25х25 см до глубины встречаемости видов (Гиляров, 1975). Проведены количественные учеты дождевых червей (сем. Lumbricidae) и фаунистические учеты других многочисленных представителей мезофауны. Также выполнены фаунистические учеты мезофауны в мертвой древесине (валеж). Полевые работы проведены в весенне-летние периоды 2016 и 2018 гг. Дождевые черви зафиксированы в 95%-ном спирте. Многоножки, личинки насекомых и моллюски зафиксированы в 70%-ном спирте. Видовая идентификация дождевых червей проведена по определителю Т.С. Всеволодовой-Перель (1997). Морфо-экологические группы люмбрицид приведены согласно классификации Т.С. Перель (1979). Биомасса дождевых червей определена согласно методике Г.П. Мазанцевой (1975). В демографической структуре дождевых червей выделены онтогенетические состояния: ювенильные, субполовозрелые и половозрелые особи (Шашков, 2016). Кокконы дождевых червей отдельно не выбирали. Идентификация других представителей мезофауны выполнена до семейств и родов с помощью определителей (Плавильщиков, 1950; Лихарев, Раммельмейер, 1952; Гиляров, 1964; Локшина, 1969). Для выявления статистически значимых различий при сравнении независимых выборок использован непараметрический критерий Манна – Уитни ($p < 0,05$).

Почвенные методы: валовой, гранулометрический состав и кислотность горизонта ВС, содержание углерода и азота, запасы углерода. Для отбора почвенных образцов в лесах на каждой стадии сукцессии/типе леса заложено по 3 постоянных пробных площади размером 0,25 га, то есть всего — 18 пробных площадей. На каждой пробной площади под пологом леса заложены опорные разрезы, из которых отбирались образцы подстилки (с разделением ее на подгоризонты L, FH) и минеральных горизонтов почв (каждые 10 см) до почвообразующей породы. Для учета внутрибиогеоценотической неоднородности почв каждую пробную площадь размером 0,25 га делили на 25 квадратов (0,01 га) и с помощью почвенного бура отбирали по 3 усредненных образца по горизонтам (L, FH, AY/A, E/EL/AB, BF/BT/B) путем смешивания 8 единичных проб из каждого горизонта. Для подготовки усредненных образцов не использовался только квадрат, в котором закладывался опорный разрез. Всего для анализа отобрано более 200 почвенных образцов для каждого объекта. Во всех образцах определяли pH водной вытяжки потенциометрически. Гранулометрический состав образцов горизонта ВС определен пипеточным методом (ГОСТ 12536-2014), валовое содержание металлов в горизонте ВС — методом рентгено-флюоресцентного анализа (пробы приготовлены методом сплавления). Актуальная кислотность ВС горизонтов определялась потенциометрически (Лукина и др., 2019).

Содержание углерода и азота оценивалось на CHN анализаторе (EA 1110 (CHNS-O) в экоаналитической лаборатории ЦКП «Хроматография» (регистрационный номер 3297) ИБ Коми НЦ УрО РАН (аттестат аккредитации № РОСС RU.0001.511257).

Для определения массы подстилки и запасов углерода в ней на каждой пробной площади дополнительно производился отбор подстилки с использованием рамки размером 0,25x0,25 м в трехкратной повторности. Определение плотности сложения почвы проводилось в опорных разрезах методом Качинского. В лабораторных условиях образцы почв и подстилки высушивали до абсолютно-сухого состояния и взвешивали. При расчете запасов углерода использованы Методические указания по количественному определению объема поглощения парниковых газов (Методические указания..., 2017). Расчет запаса углерода подстилки проводился путем умножения веса пробы на содержание углерода. Расчет запаса углерода в минеральных горизонтах почв проводился путем умножения объемной массы почвы (г см^{-3}), содержания углерода и мощности горизонта. Расчеты проводили с учетом реальной мощности горизонтов и для фиксированных слоев 0–30, 0–50, 0–100 см.

Для оценки поступления соединений углерода с атмосферными осадками и их выноса с почвенными водами в бесснежный период на пробных площадях Брянского полесья установлены осадкоприемники и гравитационные почвенные лизиметры конструкции Джона Дерома (Рассеянные элементы..., 2004). На каждой стадии сукцессии/типе леса установлено по 6 осадкоприемников и по 3 гравитационных лизиметра под тремя почвенными горизонтами: LFH, AY, E/BF. В широколиственном лесу осадкоприемники и почвенные лизиметры устанавливались с учетом парцеллярной структуры — под пологом и в «окнах». Учет объема атмосферных вод и почвенных вод производили ежемесячно в полевых условиях сразу после отбора воды. Оценка содержания общего углерода и азота проводилась на анализаторе общего углерода TOC-VCPN. Для данного исследования образцы атмосферных

и почвенных вод пропускали через мембранные фильтры MF-Millipore с диаметром пор 0,45 мкм для определения концентрации растворенного органического углерода (Dissolved organic carbon).

Тажные леса

Растительность описывали на четырех площадках (каждая площадью 100 м²), заложенных случайным образом на каждом ППН. Для каждого из ярусов растительности проведена визуальная оценка общего проективного покрытия в процентах. Классификация функциональных групп растений основана на делении видов растений по их таксономической принадлежности и жизненным формам (Salemaa et al., 2008): 1) злаки и осоки; 2) травы — все травянистые растения, за исключением п. 1; 3) кустарнички — низкорослые, не имеющие главного ствола многолетники с одревесневшими побегами; 4) зеленые мхи; 5) лишайники. Для каждой площадки составлены полные списки видов, а впоследствии списки четырех учетных площадок объединены в общий список для ППН с нахождением средних значений обилия видов.

Номенклатура сосудистых растений дана по Черепанову (1995), листостебельных мхов — по Ignatov et al. (2006) печеночных мхов — по Konstantinova et al. (2009), лишайников — по Урбанавичюсу и др. (2004).

Классификационная схема лесов, используемая при определении лесных ценозов, разработана в ЦЭПЛ РАН (Заугольнова, 2012), основана на традициях российской лесной фитоценологии (эколого-фитоценологическая классификация В.Н. Сукачева).

Почвенные исследования. Из каждого генетического горизонта почвы (FH, E/A, B, BC) на каждом ППН регулярной сети в Республике Карелия и на Карельском перешейке отобрана смешанная проба, составленная из четырех образцов. Образцы почвы высушивались, размалывались и просеивались через сито с размером ячеек 2 мм. Общее содержание углерода и азота определялись на CHN-анализаторе.

Гранулометрический состав образцов горизонта BC определяли методом ISO/DIS 11277, согласно которому выделены следующие гранулометрические фракции: <0,002 мм — ил; 0,002–0,063 мм — пыль; 0,063–2 мм — песок. Валовое содержание металлов в горизонте BC — методом атомно-абсорбционной спектроскопии на приборе AAnalyst800. Для разложения образцов из гор. BC применяли смесь фтористоводородной (плавиковой) и серной кислот. Актуальную кислотность BC горизонтов определяли потенциометрически. При расчете запасов почвенного углерода использовали Методические указания по количественному определению объема поглощения парниковых газов (Методические указания..., 2017).

Методы математической статистики

V-критерий. Для оценки влияния стадий сукцессий, формаций лесов, групп возраста древостоя, видового разнообразия растительности на запасы углерода в почвах применяли χ^2 -критерий (Husson et al., 2017). Для каждой категории q переменной номинального типа (в нашем случае категории — хвойно-широколиственные леса на суглинистых и песчаных почвах, северотаежные и среднетаежные леса, ста-

дии сукцессий/типы леса, формации лесов, группы возраста древостоев) и для каждой количественной переменной X (в нашем случае это содержание и запасы углерода в почвах, содержание азота, отношение C/N), чьи значения поделены на категории, рассчитывается статистика критерия:

$$v_s = \frac{\bar{x}_q - \bar{x}}{\sqrt{\frac{s^2}{I_q} \left(\frac{I - I_q}{I - 1} \right)}},$$

где $\bar{x}_q$ — среднее переменной X для наблюдений в категории q , $\bar{x}$ — среднее переменной X по всем наблюдениям, I_q — число наблюдений в категории q , I — общее число наблюдений, s^2 — дисперсия переменной X . Статистика v -критерия служит для проверки следующей нулевой гипотезы: среднее переменной X для категории q равно общему среднему или, другими словами, переменная X не характеризует категорию q . Если нулевая гипотеза отклонена на принятом уровне значимости, то можно говорить о том, что переменная X отличается особенно высокими или низкими значениями в определенной категории, что и позволяет предположить значимое влияние категориальной переменной на X . При этом сама статистика v -критерия выступает в роли стандартизированной величины эффекта (влияния). Расчет v -критерия выполнен в среде статистического программирования R (R Core Team, 2017) с использованием пакета FactoMineR (Le et al., 2008).

Регрессионный анализ. Выявление переменных, в наибольшей степени связанных с запасами углерода, с учетом их возможных взаимосвязей, проведено на основе множественной линейной регрессии. Цель — нахождение оптимальных моделей, как по статистическим критериям, так и в соответствии с экспертной оценкой, базирующейся на известной экологической теории.

Перед подбором моделей переменные преобразовывались в соответствии со статистическими требованиями анализа. Выбор потенциально наиболее важных для отклика (запасов углерода) переменных-предикторов происходил следующим образом. С помощью функций пакета MuMin (Barton, 2018) осуществлялся полный перебор всех возможных сочетаний предикторов, для каждого варианта строилась регрессионная модель и рассчитывался информационный критерий Акаике, AICс (вариант для малого размера выборки). Принималась в качестве финальной та модель, которая имела минимальное или одно из минимальных значений AICс, и которая поддавалась надежной экологической интерпретации.

Определение объясненной дисперсии каждым предиктором в финальных моделях проводилось методом иерархического разложения, реализованного в пакете hier.part (Walsh, Mac Nally, 2013).

Результаты анализа представлены в таблицах в Разделе 3. В них даны регрессионные коэффициенты, их значимость (на основе t -статистик) и доля дисперсии отклика, объясненная каждым предиктором. Кроме того, каждая модель дана в формульном виде, под таблицей указаны ее общие характеристики: скорректированный на число предикторов коэффициент детерминации (R_a^2), F -статистика и значимость модели в целом.

Раздел 2.

Оценка сукцессионного статуса лесов

Под сукцессиями растительности понимаются «необратимые, направленные, т.е. происходящие в определенном направлении, изменения растительного покрова, проявляющиеся в смене одних фитоценозов другими» (Работнов, 1983).

Изучение сукцессионных процессов представляет сложную задачу для исследователей, поскольку их длительность может составлять сотни лет (Walker et al., 2010). Прямые повторные наблюдения являются лучшим источником данных о временных изменениях растительных сообществ сроком до нескольких десятилетий. Исследования на постоянных пробных площадях (ППП) позволяют описать сукцессионные пути, а также сформировать гипотезы по механизмам и причинам сукцессий. Самым известным продолжительным рядом наблюдений на постоянных площадях является эксперимент по луговым травам, непрерывно идущий с 1856 г. на Ротамстедской опытной станции в Англии (Bakker et al., 1996). В России наблюдения на ППП были начаты в 1862 г. на Лесной опытной даче Петровской сельскохозяйственной академии (в настоящее время — Российского государственного аграрного университета — МСХА имени К.А. Тимирязева) (Абатуров, Меланхолин, 2004). Огромную роль в организации стационарных исследований лесов в нашей стране сыграл академик В.Н. Сукачев. Одним из его начинаний было создание сети пробных площадей в Московской области — на территории опытного Серебряноборского лесничества, в лесных заповедных участках и в лесопарковом защитном поясе Москвы (Вомперский, 2001).

Однако, по объективным причинам, исследования на одних и тех же участках очень редко продолжают в течение длительного времени (Bakker et al., 1996; Методические подходы к оценке..., 2010). Поэтому для анализа изменений растительности в более продолжительных временных масштабах применяют непрямые методы оценки, самым известным из которых является метод хронорядов (или замены пространством времени, *space-for-time substitution*). Этот метод позволяет оценивать динамику растительности на основе серии участков (площадок), различающихся по времени после последнего нарушения природного или антропогенного характера. Одним из наиболее ярких примеров применения такого подхода является оценка динамики растительности в ходе постпирогенной сукцессии бореальных лесов при отсутствии пожаров от 50 до 5000 лет на островах в северной Швеции (Wardle et al., 2012). Авторы показали, что видовое разнообразие сосудистых растений и наземных беспозвоночных увеличивается со временем после катастрофического нарушения.

Как правило, в исследованиях сукцессий с использованием метода хронорядов указывается только то, что все участки имеют сходные почвенно-грунтовые условия

и положение в рельефе, без учета сходства предшествующей истории природных и антропогенных воздействий (Методические подходы к оценке..., 2010). Ошибочная интерпретация временной динамики растительности вследствие некорректного использования хронорядов послужила причиной резкой критики метода (Johnson, Miyanishi, 2008). Несмотря на существующие ограничения, метод хронорядов продолжает оставаться одним из основных, а во многих случаях, единственно возможным, инструментом для изучения долговременных сукцессионных изменений растительности (Walker et al., 2010).

В конце 90-х гг. прошлого столетия – начале 2000-х гг. в отечественной науке метод хронорядов был дополнен популяционно-онтогенетическими методами, которые позволяют оценивать сукцессионное состояние лесного растительного сообщества, прежде всего, по биологическому возрасту и онтогенетическому состоянию популяций видов деревьев (Смирнова и др., 1992, 2001; Смирнова, 2004; и др.).

С точки зрения популяционной биологии, лесные экосистемы рассматриваются как разномасштабные иерархически структурированные мозаики популяций, объединенные наиболее крупными мозаиками популяций ключевых видов (Оценка и сохранение..., 2000; Смирнова и др., 2001; Восточноевропейские леса, 2004; Смирнова, Торопова, 2008; и др.). К ключевым видам относятся виды разных систематических и трофических групп, жизнедеятельность которых оказывает наиболее значительное влияние на преобразование не только биотических, но и абиотических условий экотопа (Paine, 1966; Смирнова, Торопова, 2008). В современных условиях ключевыми видами лесных сообществ чаще всего выступают деревья (Смирнова и др., 2001; Восточноевропейские леса, 2004), значительно реже животные, травы, мхи и лишайники. Преобразование условий экотопа ключевыми видами дает возможность совместного существования в одной экосистеме экологически и биологически различных видов, что обеспечивает и поддерживает высокий уровень биологического разнообразия. Такое представление о лесе с точки зрения популяционной биологии позволяет существенно расширить возможности оценки сукцессионной динамики лесных растительных сообществ (White et al., 1999; White, Jentsch, 2001; Смирнова, Торопова, 2008; и др.).

Первые представления о популяционной биологии растений в России появились в начале 50-х гг. прошлого столетия (Работнов, 1950). Эти представления успешно развивались А.А. Урановым (1975) и его учениками (Ценопопуляции растений..., 1976, 1988; Смирнова и др., 2001). За рубежом эти идеи получили развитие в работах Дж.Л. Харпера (Harper, 1974, 1977). В основу популяционно-демографических исследований легла концепция дискретного описания онтогенеза (Работнов, 1950; Уранов, 1975; Диагнозы и ключи..., 1989). Постепенное накопление знаний об онтогенезе и популяционно-демографической структуре разных видов деревьев позволило оценивать сукцессионный статус лесных сообществ путем сравнения онтогенетических спектров и численности популяций видов деревьев, входящих в их состав (Смирнова и др., 1990; Восточноевропейские леса, 2004).

С позиций популяционной биологии «сукцессия — процесс формирования (первичная сукцессия) или восстановления (вторичная сукцессия) потоков поколений в популяциях всех видов биоты экосистемы, направленный на достижение ими полной реализации потенциалов в конкретном местообитании» (Смирнова, Торопова, 2008).

Используя интегральные характеристики популяционной биологии и синэкологии, О.В. Смирнова предложила для оценки сукцессионного статуса лесов использовать набор индикаторов, которые можно объединить в две группы: структурное и таксономическое разнообразие (Смирнова, 2004; Методические подходы..., 2010). Структурное разнообразие предложено оценивать по набору признаков, характеризующих особенности популяций ключевых видов (Методические подходы..., 2010):

- (1) этап развития древостоя: ранняя стадия — древостой одновозрастный, переходная — условно одновозрастный и поздняя — разновозрастный;
- (2) присутствие в составе видов деревьев разной популяционной стратегии: на начальной стадии — виды раннесукцессионной стратегии, на средней — позднесукцессионные виды, на поздней — виды всех типов стратегий;
- (3) тип онтогенетических спектров деревьев: нормальный, инвазионный, регрессивный;
- (4) этап формирования онтогенетических парцелл: на начальной стадии — окна и биогруппы молодых деревьев; на средней — добавление биогрупп взрослых деревьев; на поздней — добавление биогрупп старых деревьев.
- (5) наличие и доминирование видов разных эколого-ценотических групп (ЭЦГ): на ранней стадии присутствуют виды одной или немногих ЭЦГ; на переходной — нескольких ЭЦГ; на поздней — всех потенциально возможных в данных природно-климатических условиях ЭЦГ.

Таксономическое разнообразие предложено оценивать, как для лесного сообщества в целом, так и для отдельных синузий через индикаторы видового богатства и видовой насыщенности. При этом на начальных стадиях сукцессии, где первое поколение деревьев представлено раннесукцессионными видами, видовое богатство и видовая насыщенность могут быть выше, чем на промежуточных, когда первое поколение деревьев представлено позднесукцессионными видами, образующими теневой полог. На поздних стадиях эти показатели максимальны по сравнению со всеми предшествующими, поскольку в сообществе формируется большое разнообразие микроместообитаний, пригодных для экологически различных видов (Мониторинг..., 2008; Методические подходы..., 2010).

Цель данной работы — оценить сукцессионный статус послерубочных хвойно-широколиственных лесов европейской части России в разных природно-климатических условиях на основе популяционного подхода, выявить отличия и общие черты.

Для достижения поставленной цели необходимо было дать ответы на следующие вопросы:

- 1) Насколько эффективно применение индикаторов, характеризующих особенности популяций ключевых видов, для оценки сукцессионного статуса лесов в разных регионах европейской части России?
- 2) В чем отличия и общие черты хода демулационных послерубочных сукцессий равнинных и горных хвойно-широколиственных лесов, формирующихся в автономных позициях ландшафта на почвообразующих породах разного гранулометрического и валового состава в разных климатических условиях европейской части России?

Оценка сукцессионного статуса лесов Москворецко-Окской равнины

Сохранение лесов Подмосковья — необходимое условие для экологического благополучия крупнейшего мегаполиса России. Окружающие Москву леса испытывают колоссальные нагрузки, связанные с развитием города, расширением транспортной инфраструктуры, жилищным строительством, практически неконтролируемым ростом населения. С 1 июля 2012 г. к Москве присоединили территорию площадью 148 тысяч гектаров на юго-западе Подмосковья, в результате границы города раздвинулись до границ с Калужской областью. В последние годы мы стали свидетелями гибели значительной части ельников от вспышки короеда-типографа, усиления повреждения лесов от ветровалов и других негативных воздействий. Для принятия обоснованных управленческих решений особенно важно понимание разных аспектов динамики лесов Подмосковья, того какие типы лесов сформируются в ближайшем будущем, насколько они будут устойчивы и способны выполнять экологические функции, в том числе по депонированию углерода. Ответы на эти вопросы требуют глубоких знаний о состоянии и динамике современных лесов.

Характер растительного покрова Подмосковья определяется не только природными факторами, но также многовековой историей хозяйственного использования и современными антропогенными воздействиями (Леса Южного Подмосковья, 1985). Коренные леса исчезли на рассматриваемой территории несколько столетий назад, и существующие лесные сообщества «представляют разнообразный «веер» демулационных вариантов, связанных как с различным хозяйственным использованием в прошлом, так и с особенностями расселения видов в настоящее время» (Коротков, 1999, с. 141). Леса Подмосковья многократно прошли через рубки, распашку, были преобразованы в результате выпаса, создания культур и др. (Абатуров, Казанцева, 2003). При этом за несколько столетий менялись формы и интенсивность хозяйственных воздействий, и они могли существенно различаться даже на соседних участках (Тихонова, 2006). Известно, что восстановление лесных экосистем после антропогенных нарушений до условно коренного типа, при условии наличия в доступной близости источников семян, занимает несколько столетий (Леса Южного Подмосковья, 1985; Широков, 2004) и зависит от характера предшествующего землепользования.

Исследование долговременной динамики лесной растительности в Московской области имеет достаточно продолжительную историю. Важные научные результаты были получены на стационарах. На территории биогеоценологической станции «Малинки» (ИПЭЭ РАН), организованной в 1963 г., мониторинг за лесными и луго-

выми сообществами осуществлялся на 50 постоянных пробных площадях (Дылис, 1971, 1982). Там же на протяжении 30 лет проводились наблюдения за динамикой лесной растительности на постоянной ландшафтной трансекте (Пузаченко и др., 2010). В 50-х гг. прошлого столетия по инициативе и при непосредственном участии академика В.Н. Сукачева были заложены постоянные пробные площади для наблюдения за динамикой лесных сообществ в опытном Серебряноборском лесничестве (стационар ИЛ РАН) (Серебряноборское опытное лесничество, 2010). К настоящему времени продолжительность наблюдений на этих площадях составляет более 60 лет. В 1975–1980 гг. в Московской области сотрудниками Института лесоведения РАН была создана система лесных заповедных участков (Рысин, Савельева, 1985; Маслов, 1988, 2003) и организована сеть постоянных пробных площадей в пределах лесопаркового защитного пояса г. Москвы. Однако постоянные пробные площади были заложены в высокополнотных одновозрастных моновидовых спелых древостоях, которые считали наиболее устойчивыми (Абатуров, Меланхолин, 2004). Поэтому неудивительно, что все исследованные еловые леса имели искусственное происхождение.

Сотрудниками ЦЭПЛ РАН были рассмотрены вопросы сукцессионной динамики хвойных культур в Юго-Западном Подмоскovie (Носова и др., 2009; Пестерова и др., 2012).

Намного меньше внимания уделялось исследованию динамики лесов смешанного состава на разных стадиях демулационных сукцессий, хотя именно они составляют фон лесного покрова Подмоскovie. Леса начальных стадий послерубочных сукцессий были исследованы в работах Л.Б. Холоповой, О.Н. Солнцевой (Холопова и др., 1985; Солнцева и др., 1996) и Н.Г. Улановой (2007). Исследования, содержащие оценку динамики естественной лесной растительности на промежуточных и поздних стадиях послерубочной сукцессии в этом регионе, нам неизвестны.

Цель исследования — сравнительная оценка сукцессионного статуса лесов Москворецко-Окской равнины на различных стадиях послерубочной сукцессии с использованием популяционного подхода.

Научные задачи, решаемые в работе:

1. Провести обзор имеющихся публикаций по сукцессионной динамике лесов Подмоскovie и биологическим свойствам ключевых видов деревьев.
2. Выбрать объекты и провести таксационное и геоботаническое описание лесных сообществ разных стадий послерубочной сукцессии на территории Москворецко-Окской равнины.
3. Описать демографическую структуру ценопопуляций деревьев на разных стадиях сукцессии.
4. Выявить изменения показателей видового богатства и видовой насыщенности в ходе послерубочной сукцессии.
5. Оценить изменение эколого-ценотической структуры сообществ в ходе сукцессии.
6. Провести оценку условий местообитаний на разных стадиях сукцессий с применением экологических шкал Элленберга.
7. Оценить изменение лесотаксационных показателей древостоев (число деревьев, запас стволовой древесины) в ходе сукцессии.

Анализ современных представлений о сукцессиях лесов Центра Русской равнины

Произошедшие во второй половине XX в. в Московском регионе изменения хозяйственного воздействия на леса Подмосковья, основными из которых были запрет сплошных рубок, действовавший с 1936 г. (но много лесов было вырублено в годы Великой Отечественной войны), прекращение выпаса скота в лесу (с 1958 г.), лесокультурная деятельность, «дали старт» восстановительным сукцессиям, ведущим к формированию сообществ с доминированием поздне-сукцессионных видов деревьев, в первую очередь, ели, липы, клена. Количественное участие этих видов в древостое определяется экологическими условиями и доступностью источников семян. Мы согласны с мнением А.В. Абатурова и Т.Н. Казанцевой (2003), что «формирование облика лесов, соответствующего существующим природным условиям региона, сегодня только начинается там, где прекратилось катастрофическое воздействие хозяйственной деятельности человека». Л.П. Рысин (2009) назвал происходящий лесовосстановительный процесс антропогенно-демутационным, при котором «лес восстанавливается, меняясь вследствие собственной жизнедеятельности, но первоисточником происходящих изменений является человек, который когда-то радикально нарушил первоначальную лесную экосистему».

Процессы смены пород наблюдаются в Московском регионе повсеместно (Абатуров, Казанцева, 2003). Липовые леса в Подмосковье были практически полностью истреблены в результате активной эксплуатации липы (Курнаев, 1955, 1980; Рысин, 1983, 2012; Абатуров, Меланхолин, 2004), однако уже в середине XX в. исследователи начали обращать внимание на усиление роли липы в лесных сообществах (Курнаев, 1955; Кузенкова, 1969). В.В. Киселева с соавторами (Киселева и др., 2016) считает, что «помимо ослабления хозяйственного пресса, интенсивное развитие широколиственных пород в настоящее время обусловлено климатическим фактором — наложением глобального потепления климата на мезоклиматический эффект Московского мегаполиса». В работе В.В. Киселевой и др. (2016) описан ход сукцессии со сменой березы липой в НП «Лосиный Остров»: на первом этапе липа из подроста выходит во второй ярус; на следующем этапе береза достигает предела устойчивости по возрасту, и более молодая липа вытесняет ее из 1-го яруса; на заключительном этапе формируется липняк, представленный 2–3 поколениями липы, единичными сохранившимися старыми березами, местами с примесью клена остролистного или дуба. На территории «Лосино-Острова» смена пород чаще идет в сторону формирования липняков, реже — ельников.

В Центре Русской равнины происходит массовое усыхание дуба черешчатого (*Quercus robur*). Это заключение основано на результатах многолетних наблюдений в различных районах европейской части России (Коротков, 1999; Смирнова, Бобровский, 2004; Рысин 2012; Чистякова, 2017; Стаменов, 2018). А.А. Чистякова (2017), проводившая исследования в 1976–2001 гг. в старовозрастном дубо-липняке в Пензенской области, пришла к выводу, что «существующая горизонтальная структура исследуемого сообщества обеспечивает надежное развитие только теневыносливых видов (*Acer platanoides*, *Tilia cordata*) или тех, подрост которых мирится с не-

достатком света на начальных этапах онтогенеза (*Fraxinus excelsior*, *Ulmus glabra*). Для видов, требовательных к свету на протяжении всего цикла развития (*Quercus robur*, *Populus tremula*), имеющаяся световая мозаика не подходит».

О.В. Смирнова (1988) проводила исследования возрастной структуры естественных популяций дуба в разных частях ареала и показала, что фактически на всей европейской части СССР в них преобладали старые деревья, уже утратившие способность к плодоношению, и такие, которые перестанут плодоносить в ближайшее время, а наиболее ценные репродуктивные группы отсутствуют. Появляющиеся молодые растения, как правило, погибают в первые годы жизни из-за неблагоприятных условий. Автор отмечает, что основной фактор, ограничивающий развитие молодого поколения дуба под пологом сомкнутых широколиственных лесов, — низкая освещенность. Для нормального развития на ранних этапах онтогенеза дубу необходимо 12–20% фотосинтетически активной радиации. Таким образом, в настоящее время дуб не способен поддерживать поток поколений в сомкнутых широколиственных лесах. С другой стороны, были получены убедительные доказательства того, что во вторичных сообществах (сосняках, березняках, на зарастающих сельхозземлях) *Quercus robur* может успешно проходить онтогенез (Смирнова, Бобровский, 2004; Стаменов, 2018).

А.И. Уткин и И.М. Успенская (1967) считали дубравы в Московской области производными биогеоценозами, возникшими под влиянием хозяйственной деятельности человека на месте смешанных широколиственно-еловых лесов. Авторы отмечают, что «длительное антропогенное воздействие не только изменило географию лесов, но и нарушило тот характер взаимоотношений между отдельными эдификаторами, который складывался в доисторическое время» (с. 35). В Московской области дуб до середины XX в. оставляли на лесосеке; крупные дубы также не трогали при ручной валке из-за трудоемкости работ. После прекращения или ослабления интенсивных антропогенных воздействий обычно происходит постепенное расселение ели и лиственных деревьев. Через 20–40 лет на месте редкостойных чистых дубрав формируются смешанные древостои, в которых старые дубы оказываются в плотном окружении более молодых деревьев других видов.

Результаты стационарных исследований на постоянных пробных площадях в Серебряноборском лесничестве показали, что при достаточно близком расположении в одном пологе липы и дуба у последнего кроны явно угнетены («сжаты»). Дубы, окруженные липами, засыхают (Рысин, 1999).

С.Ф. Курнаев (1980) на основании многолетних наблюдений пришел к выводу, что в условиях Подмосковья при прекращении хозяйственной деятельности (выпаса, покоса и рубок) производные дубравы при наличии даже единичных семенников липы «во всех случаях очень скоро интенсивно прорастают подростом липы, который со временем и при высокой полноте дуба, способен в достаточном количестве выходить из-под полога дуба в господствующий ярус и навсегда сменить, таким образом, его временный древостой». Подобное явление «прорастания липой» производных насаждений (дуба, осины, березы) особенно широкое распространение получило в последнее время в лесах Подмосковья, в его зеленой зоне, где уже более чем 20 лет назад¹ был запрещен выпас скота (а вместе с ним и сенокос) и где

¹ В 1958 г. — прим. авт.

решительно все насаждения, имевшие поблизости источники семян липы, проросли обильным и благонадежным ее подростом» (Курнаев, 1980, с. 6–7).

Л.Я. Кузенкова (1969) отмечает, что в западной части бассейна реки Пахра дубняки через ряд стадий сменяются липово-ельниками. При этом наблюдается следующий сукцессионный ряд: дубняк чистый – липово-дубняк (с липой во втором ярусе) – липово-дубняк (с липой в первом ярусе) – дубово-липняк – липняк с дубом – липово-ельник.

Современная динамика лесов во всех ее аспектах прямо или косвенно определяется биологическими свойствами видов деревьев (Абатуров, Казанцева, 2003). Характерные для зоны хвойно-широколиственных лесов древесные виды отличаются широкой экологической пластичностью и способны расти во всех лесорастительных условиях, за исключением экстремальных по влажности и богатству почвы. При такой экологической пластичности господство той или иной породы обеспечивает ее более высокая конкурентоспособность.

А.А. Чистякова (1978) отмечает, что при анализе ныне существующих лесных сообществ чрезвычайно трудно выяснить, чем определяется господство того или иного вида или группы видов: исторически сложившимися особенностями взаимоотношений или особенностями антропогенных воздействий, силу и длительность которых не всегда удастся определить. Один из возможных путей реконструкции функциональной структуры климаксовых сообществ — детальный анализ тех биологических свойств видов, которые наиболее полно отражают их фитоценотические потенции.

О.В. Смирнова и А.А. Чистякова (1980) определяют *фитоценотические потенции* как способность вида господствовать или занимать подчиненное положение, выработавшуюся в результате длительной эволюции в климаксовых ценозах.

К интегральным свойствам, определяющим фитоценотические потенции видов растений, относятся: (а) *конкурентоспособность* — конкурентная мощность, высокая энергия жизнедеятельности, интенсивность использования среды, (б) *толерантность* — устойчивость, выносливость к крайне неблагоприятным фитоценотическим условиям, (в) *реактивность* — динамичность, быстрота реализации освобождающихся ниш в ценозе, пионерность.

А.В. Абатуров и Т.Н. Казанцева (2003) считают, что важными показателями конкурентоспособности являются скорость роста в высоту и максимальная высота дерева — параметры, определяющие потенциальные возможности вида в борьбе за свет. Также большое значение для конкурентоспособности видов деревьев имеет возможность возобновления разными способами (семенами, порослью, отводками) и изменение морфологической формы в неблагоприятных условиях. Липа и осина имеют наибольшую возобновительную способность. Оба эти вида хорошо возобновляются семенами, порослью и отводками. Кроме этого, липа может длительное время существовать в виде кустарника под пологом леса.

Таким образом, в настоящее время липа мелколистная активно восстанавливает свои позиции в лесах Московского региона и в будущем может стать одним из основных лесообразующих видов. Фитоценотические потенции липы определяются ее биологическими свойствами.

Липа мелколистная

Липа мелколистная (*Tilia cordata* Mill.) имеет европейско-западносибирский ареал (Дорогова, Жукова, 2009). Она дальше других широколиственных видов заходит на север (Чистякова, 1978; Хлонов, 2006; Рысин, 2012), достигая на Скандинавском полуострове и в европейской части России 62–63° с.ш. Северная граница ареала липы совпадает с изотермой среднегодовой температуры +2 °С, изотермой средних температур июля +17 °С (Radoglou et al., 2009) и изотермой средних дневных максимальных температур июля +19–20 °С (De Jaegere et al., 2016). На территории Европы (включая европейскую часть России) участие липы в составе лесов возрастает по мере продвижения с запада на восток (Чистякова, 1978; Мурахтанов, 1981; Хлонов, 2006; De Jaegere et al., 2016). В Среднем Поволжье и на Южном Урале она образует практически чистые древостои. Восточные пределы распространения липы связаны с почвенно-климатическими условиями (Рысин, 2012), в первую очередь с низким количеством осадков (De Jaegere et al., 2016). Распространение липы на юг в Средиземноморском регионе ограничено летними засухами, низкой влажностью воздуха и очень сухими почвами (De Jaegere et al., 2016).

Несмотря на широкий географический ареал, в Западной и Центральной Европе липа встречается очень неравномерно и с хозяйственной точки зрения считается второстепенным видом. Это объясняет тот факт, что до недавнего времени европейские исследователи и специалисты лесного хозяйства уделяли ей мало внимания (De Jaegere et al., 2016). Однако в будущем, в условиях изменяющегося климата, интерес к *T. cordata* может повыситься, как к виду с широкой экологической амплитудой и высокой толерантностью к неблагоприятным фитоценотическим условиям (De Jaegere et al., 2016). Характерно, что и в России, особенно в центре и на западе Русской равнины, липу также долгое время считали второстепенной и малоценной породой, часто ее не отражали на планах насаждений при лесоустройстве (Курнаев, 1980). Так, при первом лесоустройстве в Лосином Острове в 1842 г. липа не была отмечена (Абатуров, Меланхолин, 2004).

На территории Московской области липа обычно встречается на достаточно плодородных влажных и дренированных почвах; она редка в Мещерской низменности, где широко распространены бедные пески и большая степень заболачивания (Рысин, 1983). Леса с доминированием липы в Московской области занимают около 2 тыс. га (0,5% лесопокрытой площади) (Вакуров, Надеждин, 1968, цит. по: Рысин, 1983). Значительно чаще липа встречается в качестве сопутствующей породы, в составе второго подъяруса древостоя и в подлеске. Доля липняков в составе лесов лесопаркового пояса Москвы выше — в 1951–1993 гг. она составляла 3–4% от лесопокрытой площади (Абатуров, Меланхолин, 2004).

О.В. Смирнова и А.А. Чистякова (1980) считают липу видом-пациентом в понимании Л.Г. Раменского, с выраженными чертами экологической и фитоценотической пациентности. Экологическая пациентность липы проявляется в ее способности к доминированию в экологически неблагоприятных условиях, а фитоценотическая пациентность — в способности длительно существовать, занимая подчиненное положение, в сообществах с сильным эдификатором. Ю.А. Дорогова и Л.А. Жукова (2009) относят липу к конкурентно-толерантным видам.

Липа — дерево долговечное, доживающее в европейской части России до 300–400 и даже до 600 лет (Мурахтанов, 1981). О.И. Евстигнеев (2004) указывает максимальный возраст липы 815 лет. Наибольшей долговечностью отличаются деревья, произрастающие в первом ярусе при небольшой сомкнутости крон. Во втором ярусе липа доживает до 100 лет, а в подлеске — до 25 лет (Чистякова, 1978). Наибольший измеренный возраст липы в «Лосином Острове» составлял 160–190 лет, но это не предельные показатели (Абатуров, Меланхолин, 2004).

В условиях Подмосковья липа является деревом 1-й величины, она входит в основной полог древостоев наряду с сосной, елью, березой, осиной, и опережает дуб по показателям роста (Абатуров, Меланхолин, 2004).

По литературным источникам деревья липы могут достигать высоты 40 м, диаметра — 2 м, площадь проекции кроны может составлять — 115 м², а объем пространства, занимаемого надземной частью — 4600 м³ (Евстигнеев, 2004). В национальном парке «Лосиный остров» самые крупные деревья липы отмечены в липняках снытевых, они имеют высоту 32–34 м и диаметр до 120 см (Рысин, 2012).

Tilia cordata быстро растет в высоту в молодом возрасте (до 15–25 лет), потом темп ее роста замедляется. В Европе молодые деревья липы опережают *Fagus sylvatica* по скорости роста (De Jaegere et al., 2016). Пневая поросль *T. cordata* в молодом возрасте бывает более высокой, но не достигает предельной высоты деревьев, происходящих из семян или посадки.

Одноствольное прямостоящее дерево — не единственный и, во многих случаях, не основной вариант жизненной формы липы (Чистякова, 1979; Рысин, 1983). Значительно чаще липа растет куртинами, состоящими из парциальных образований разного возраста, соединенных друг с другом одревесневшими корневищами — ксилоризомами. Особой модификацией жизненной формы липы является кустовидная форма, появляющаяся в результате угнетения.

Формирование фитомассы. Продукция фитомассы является интегральным показателем, характеризующим рост древесных видов (Чистякова, 1978). По среднегодовому приросту фитомассы можно оценить интенсивность использования среды (Смирнова, Чистякова, 1980). Средний ежегодный прирост фитомассы 72–77-летних деревьев липы в Подмосковье варьирует от 1,7 до 2,3 кг (Смирнов, 1971: цит. по: Чистякова, 1978; Дылис, Носова, 1977). По темпам ежегодного накопления фитомассы липа довольно сильно уступает дубу: ежегодный прирост фитомассы дерева дуба 78 лет в условиях Подмосковья составляет 6,9 кг (Дылис, Носова, 1977). Поэтому, можно заключить, что по сравнению с дубом, липа менее эффективно использует надземную и подземную среду.

Липа имеет большую площадь листовой поверхности кроны: в среднеполнотных 100–120-летних насаждениях на одном дереве насчитывается до 50 тыс. листовых пластинок, общая площадь которых может составить около 100 м² (Мурахтанов, 1981). Средняя площадь проекции кроны лип в липняках составляет 25–27 м², при оптимальной 30 м², что значительно выше, чем у ели в ельниках (14–15 м²) (Абатуров, Меланхолин, 2004).

Размер фитомассы, продуцируемой липой, как и другими видами деревьев, определяется условиями местообитания и возрастом насаждения (Рысин, 1983). В Московской области липа обычно растет по II классу бонитета, запас древостоев в возрасте 80–90 лет при полноте 0,8–0,9 может приближаться к 400 м³/га (Курнаев, 1968). По ре-

зультатам исследований в «Лосином Острове», в 1982 г. запас древесины в насаждении состава 9Лп1Е и возраста 100–130 лет достигал 534 м³/га (липа 508 м³/га), общее число стволов — 328 шт./га, (в т.ч. стволов липы — 268 шт./га), средняя высота деревьев липы — 31 м, диаметр — 43 см (Абатуров, Меланхолин, 2004).

Корневая система. В лучших условиях произрастания — на рыхлых и плодородных почвах — липа развивает мощную и глубокую корневую систему, обеспечивающую деревьям ветроустойчивость (Мурахтанов, 1981). Корневая система липы имеет ярусное строение, что позволяет ей использовать влагу и питательные вещества всех горизонтов почвы и подстилающего суглинка. В липняке волосистоосоковом на супесчано-суглинистых почвах (Серебряноборское лесничество, запад Московской области) корни липы достигают глубины более 2 м. В верхних 50 см почвы находится 75–85% корней липы диаметром менее 0,5 см, в слое 50–100 см — 10–15%, в слое 100–150 см — 5–10% (Смирнова, Семенова, 1970: цит. по: Рысин, 1983).

Отношение липы к экологическим факторам. *T. cordata* имеет высокую морозоустойчивость, она способна выдерживать морозы до –45–48 °С. Однако липе требуются относительно высокие температуры (>+15 °С) в период вегетации для успешного образования и развития фертильных семян (De Jaegere et al., 2016). При температуре ниже +12 °С прекращается рост пыльцевой трубки (Pigott, 1975).

Морозоустойчивость липы связана с коротким периодом роста побегов, повышенной водоудерживающей способностью листьев и низкой интенсивностью их дыхания, особенно в первой половине вегетации, а также высоким содержанием (до 8%) масла в молодых ветвях (Мурахтанов, 1981).

T. cordata считается мезофильным видом, она предпочитает влажные, хорошо аэрируемые почвы, однако способна переносить кратковременные летние засухи (Дорогова, Жукова, 2009; De Jaegere et al., 2016). Высокая засухоустойчивость липы определяется различными факторами. Она развивает мощную и глубокую корневую систему и очень экономично расходует воду. Регионы, оптимальные для развития *T. cordata*, характеризуются общим количеством годовых осадков в диапазоне 500–800 мм (De Jaegere et al., 2016).

Липа способна расти на очень разных по текстуре почвах, как на суглинистых, так и на песчаных. Она избегает только торфянистые и засоленные почвы (Дорогова, Жукова, 2009; Radoglou, 2009; De Jaegere et al., 2016). *T. cordata* устойчива к широкому диапазону почвенного плодородия, однако оптимальными для нее являются богатые суглинистые серые и темно-серые, а также бурые лесные почвы (Дорогова, Жукова, 2009). Липа успешно растет на почвах с pH 4,0–8,0, но предпочитает почвы с pH выше 5,0–6,0.

T. cordata является теневыносливым видом. Она может приживаться и медленно расти в условиях, когда дневная освещенность в августе не превышает 200–300 кДж/м² (Pigott, 1975; Radoglou, 2009). Требования к освещенности у *T. cordata* увеличиваются с возрастом. Световой минимум для ювенильных растений липы — 0,6% от полного освещения, иматурных — 0,7–0,8%, а вергинильных — 1,3% (Евстигнеев, 1996). Для успешного роста липе требуется больше света на 3–4 годы жизни (Radoglou, 2009), она хорошо реагирует на постепенное осветление полога (De Jaegere et al., 2016). Восстановление липы не ограничено окнами в пологе древостоя, ее подрост способен долгое время накапливаться под сомкнутым пологом леса в ожидании образования окон в верхнем ярусе (Pigott, 1975; Евстигнеев, 1996, 2012).

Под влиянием неблагоприятных условий особи липы могут формировать «кустарниковую форму» и в таком квазисенильном состоянии существовать десятки лет. Эта «ожидаящая стратегия» является важной чертой жизненной стратегии липы, определяющей ее экологическую и фитоценотическую пластичность. Вместе с чрезвычайно высокой способностью к вегетативному размножению, она позволяет липе длительно удерживать территорию (Radoglou, 2009).

Цветение и плодоношение, распространение семян. Липа семенного происхождения в насаждениях начинает цвести, как правило, с 20–25 лет, а деревья порослевого происхождения — на 5–10 лет раньше. На открытых местах и вырубках плодоношение начинается с 10–15 лет. Плодоношение липы продолжается до 200 лет и более. В годы исключительно хороших урожаев, которые обычно повторяются через 6 лет, опадает свыше 1 млн. семян на 1 га. В среднеурожайные годы опадает 500–700 тыс., а в слабоурожайные — 150–300 тыс. семян на 1 га (Мурахтанов, 1981).

Распространение созревших семян липы происходит с помощью ветра, также оно осуществляется грызунами и птицами (Мурахтанов, 1981). Большинство семян опадают осенью, но часть их остается на дереве и падает зимой. Упавшие на снег семена могут переноситься ветром на значительные расстояния (на несколько сотен метров) (Radoglou, 2009).

Массовый разнос семян липы происходит в пределах 30 м от генеративного дерева, небольшое число семян может рассеиваться ветром до 80 м (Евстигнеев и др., 2017). Соплодия липы снабжены крыловидным прицветником («парусом»), который позволяет им скользить по снежному насту. М.В. Бобровский (2017), проводивший исследования на зарастающих полях в заповеднике «Калужские засеки», считает, что такой способ разноса семян объясняет факт нахождения одиночного подроста липы на расстоянии до 600 м от стены леса.

В естественных условиях семенной подрост липы, несмотря на частые урожаи семян, почти повсеместно отсутствует или встречается в очень небольшом количестве (Мурахтанов, 1981). Такое положение связывают с устройством плодов, которые из-за крыловидного прицветника и высокого травостоя часто не достигают земли, повреждением и гибелью всходов от поздних весенних заморозков, слабой грунтовой всхожестью (она обычно равна 30–50%), недостатком семян и всходов из-за уничтожения их грызунами и др.

Вегетативное размножение. Вегетативное размножение является более частым, чем семенное размножение (Radoglou, 2009). Около 77–80% молодых деревьев в насаждениях на юго-западе России и практически 100% на северо-востоке европейской части России имеют вегетативное происхождение (Чистякова, 1978). Около 90% старовозрастных деревьев липы в Беловежской Пуще имеют порослевое происхождение (Radoglou, 2009).

Естественное возобновление липы в условиях леса происходит, главным образом, за счет ее высокой порослевой способности. Корневые отпрыски липа образует с 15–20 лет (Мурахтанов, 1981). Липа сохраняет способность давать обильную поросль от пня до глубокой старости (Мурахтанов, 1981; Radoglou, 2009). Хотя с возрастом эта способность падает, она остается еще достаточно высокой до 100–110 лет. Количество поросли на пнях в возрасте 70–100 лет обеспечивает естественное возобновление вырубки липой. Поэтому все лесосеки липового хозяйства, как правило, возобновляются липой без смены пород. После сплошной рубки поросль липы густо заселяет лесосеку и заглушает собой самосев и подрост хвойных пород (Мурахтанов, 1981).

Подрост липы сильнее, чем подрост других пород, страдает от пастьбы скота (Мурахтанов, 1981).

Вегетативное размножение очень важно для популяций, растущих на пределах своего естественного ареала. Благодаря этому феномену существуют популяции липы на северо-востоке Англии, в Финляндии, Сибири (Radoglou, 2009).

Вегетативная подвижность липы не очень велика и составляет 2–5 м в столетие (Чистякова, 1978; Смирнова, Чистякова, 1980). Поэтому липа не способна быстро проникать в фитоценозы, где ее до этого не было.

Липа как почвоулучшающая порода. Липа известна как почвоулучшающая порода. Под влиянием липы значительно увеличивается содержание обменного кальция и перегноя, снижается актуальная и обменная кислотность, повышается степень насыщенности основаниями, растет содержание подвижных форм соединений азота, фосфора, калия (Курнаев, 1955; Мурахтанов, 1981).

Данные по химическому составу опавших листьев липы, имеющиеся в литературе (Чистякова, 1978; Мурахтанов, 1981; Рысин, 2012; и др.), варьируют (табл. 2.1.1). Различия связаны с почвенными условиями, с методикой отбора образцов для анализа и др., но бесспорно то, что липа переводит из глубоких слоев почвы значительное количество элементов питания в верхний почвенный слой (Рысин, 2012). Азота, калия, фосфора и особенно кальция липа извлекает из почвы больше, чем удерживает в многолетних органах (Чистякова, 1978). По накоплению Ca+Mg в гор. А1 дерново-подзолистых почв лесной зоны липа занимает первое место среди других видов-лесообразователей, опережая ель, лиственницу и дуб (Карпачевский, 1977). Благодаря высокому содержанию кальция, опад липы быстро разлагается без образования грубого гумуса. За один год убыль сухой массы листьев липы от первоначальной составляет 60%, это значительно больше, чем у лещины, вяза, ясеня, березы и других древесных видов (Мурахтанов, 1981). Быстрому разложению опада липы способствует энергичная деятельность почвенной мезофауны и микроорганизмов (Рысин, 1983). В сообществах, где липа входит в состав древостоя только как примесь, даже небольшое количество ее опада (5% от массы образца) заметно ускоряет разложение всей подстилки.

Таблица 2.1.1.

Содержание элементов питания в свежеепавших листьях липы, в % от абсолютно сухого веса

Элементы питания	Смирнова (1952), Бурков (1967) ¹	Мурахтанов (1981)	Ремезов, Погребняк (1965)	Семенова, Смирнов (1973)
Азот	1,38–1,86	1,9	2,81	2,48
Кальций	3,2–3,5	3,0	1,48	1,31
Калий	0,25–1,09	1,3	1,72	1,67
Магний	-	-	0,29	0,24
Фосфор	0,47–0,58	-	0,22	0,22

¹ По: Чистякова, 1978.

Роль липы в фитоценозе. Л.П. Рысин (1983, 2012) относит липу к сильным эдификаторам, трансформирующим фитоклимат и почвенные условия. Ее влияние на среду осуществляется, в первую очередь, посредством перехвата значительного ко-

личества света. Наблюдения в липняке разнотравно-волосистоосоковом в Серебряноторском лесничестве (Московская область) показали, что в конце апреля, до раскрытия почек, относительная освещенность на уровне травяного покрова составляла в среднем 48%, в конце мая она снижалась до 10–22%, а в июне–августе была 3–6% от освещенности открытого места.

Количество осадков, проникающих в липовые парцеллы и в окна сопоставимо, тогда как в еловые парцеллы проникает только 31–58% осадков, от выпадающих в окнах, в дубовые — 59–87% и березовые и осиновые — 65–100% (Карпачевский, 1977).

Следствием мощного эдификаторного воздействия липы на среду является заметное выравнивание условий в подпологовом пространстве (Рысин, 1983). Это определяет сходство и большую устойчивость во времени растительности липняков, на что обращали внимание многие авторы (Рысин, 2012).

Взаимодействие липы с другими породами. Благодаря своей экологической и фитоценотической пластичности липа способна произрастать со многими видами деревьев (Мурахтанов, 1981; Хлопов, 2006; Рысин, 2012), поэтому вопрос ее взаимодействия с другими породами имеет большой практический интерес. Липа вытесняет сосну и дуб при совместном произрастании, т.к. под ее сомкнутым пологом эти породы не способны возобновляться (Рысин, 1983). Показано, что при отсутствии хозяйственных мероприятий липа вытесняет дуб в остепненных дубравах в Республике Чехия (Chudomelová et al., 2017).

Характер взаимоотношения липы с елью другой (Рысин, 1983). Ель — теневыносливая порода, ее всходы и подрост могут длительно существовать в условиях затенения. Поэтому елово-липовые леса вполне устойчивы, в них складывается своеобразная парцеллярная структура, присутствует еловый и липовый подрост (Рысин, 2012). Липа может негативно влиять на ход возобновления ели, что связано со структурой и составом липового опада (Чистякова, 1978). Однако, по наблюдениям Л.П. Рысина (1983), в липняках, сформировавшихся на месте сложных ельников, еловый подрост появляется, но обычно в небольшом количестве. Процесс восстановления ели очень затянут во времени, поэтому подавляющее большинство липняков являются длительно и устойчиво производными.

Липа способна длительно удерживать занимаемую территорию, проявляя при этом очень большую устойчивость, что определяется не столько ее конкурентной мощностью, сколько чрезвычайно большой пластичностью жизненной формы и толерантностью к экологическим условиям (Смирнова, Чистякова, 1980). Благодаря способности к вегетативному разрастанию и омоложению побегов, формирующихся из спящих почек, липа может занимать различные экологические ниши, как в господствующем, так и в подчиненном ярусах лесных сообществ и тем самым сохраняться даже при неблагоприятных внешних условиях.

Выбор Валувеского лесопарка для проведения исследований определялся тем, что на его территории сохранились участки лесов с преобладанием ели, липы и смешанного состава, а также представлены средневозрастные леса, сформировавшиеся после рубок. Существование крупного массива липняков на территории Валувеского лесопарка объясняется тем, что эти леса находились в составе крупных усадебных хозяйств и охранялись в прошлом (Коробко и др., 2000). Валувеский лесопарк лежит в зоне контакта хвойно-широколиственных и широколиственных лесов, где

динамические отношения между видами выражены наиболее сильно (Леса Южного Подмосковья, 1985). Для оценки сукцессионного статуса лесных сообществ был использован популяционный подход, т.к. он позволяет получить наиболее подробную информацию о состоянии ценопопуляций лесообразующих видов, на основе которой возможно составить заключение о происходящих процессах, сделать предположения о прошлом и дать прогноз дальнейшего развития лесного сообщества.

Оценка сукцессионного статуса хвойно-широколиственных лесов на основе популяционного подхода

Москворецко-Окская равнина. Исследования проводили на территории Валувского лесопарка (организован в 1935 г., как часть Лесопаркового защитного пояса г. Москва). Лесопарк лежит в пределах Апрелевско-Кунцевского ландшафта (Ландшафты ..., 1997), с доминированием местностей моренных равнин с абсолютными высотами 190–210 м. В ботанико-географическом плане территория относится к Валдайско-Онежской подпровинции Североевропейской таежной провинции Евразийской таежной (хвойнолесной) области (Растительность ..., 1980). На покровных суглинках водоразделов преобладающим типом лесной растительности являются смешанные древостои из ели (*Picea abies*) и липы (*Tilia cordata*) (Курнаев, 1955, 1982), которые сочетаются с участками широколиственных и хвойных бореальных лесов, занимающих местообитания с различными экологическими режимами (Морозова, Тихонова, 2012). На значительной площади развиты вторичные послерубочные сообщества с большим участием мелколиственных видов деревьев: *Betula pendula*, *Populus tremula*. В почвенном покрове водоразделов преобладают дерново-подзолистые почвы (Albeluvisols Umbric, по WRB..., 1998) на покровном суглинке. Мощность гумусового горизонта в среднем 5–8 см, со средним содержанием гумуса 1,5–6,0%, реакция среды кислая (Классификация ..., 2004). Почвообразующая порода характеризуется средне-легкосуглинистым гранулометрическим составом: содержание фракции песка в среднем составляет 50%, содержание тонких частиц (меньше 0,01 мм) не превышает 15%. Результаты валового химического анализа почвообразующих пород свидетельствуют об отсутствии различий между стадиями сукцессии (табл. 1.1).

В сукцессионном развитии лесов выделены следующие стадии: березово-липовые леса с осинкой неморальнотравные; липовые леса с березой и осинкой неморальнотравные; широколиственно-еловые бореально-неморальнотравные леса.

Ранняя стадия представлена липово-мелколиственными лесами, сформировавшимися на местах сплошной вырубki в 1950–60-х гг. (рис. 2.1.1, вклейка).

Сомкнутость древесного яруса от 0,75 до 0,85; средняя высота верхнего древесного яруса (A1) около 24 м. Возраст деревьев — 50–70 лет. Изредка в сообществах встречаются деревья дуба и ели более старшего возраста (до 100 лет), вероятно сохранившиеся при рубке. Число деревьев на пробных площадях варьирует от 158 до

303 шт., липы заметно больше, чем деревьев других видов (табл. 2.1.2). Запас ствольной древесины — от 314,8 до 445,6 м³/га (табл. 2.1.3).

В древесном ярусе большое участие принимают раннесукцессионные виды — *Betula pendula*, реже *Populus tremula*; а также *Tilia cordata*, преимущественно порослевого происхождения, на что указывает большое число многостольных деревьев. Изредка в подчиненном древесном ярусе (А2) встречается *Acer platanoides* (прил. 1).

Сомкнутость яруса подроста и подлеска (В) варьирует от 0,25 до 0,50, его высота достигает 4–6(8) м. В ярусе преобладает подрост *Acer platanoides* и *Tilia cordata*, высокую встречаемость, но обычно небольшое обилие имеют *Lonicera xylosteum*, *Corylus avellana* и *Sorbus aucuparia*.

Травяно-кустарничковый ярус (С) хорошо развит, его проективное покрытие в среднем достигает 80%, высота — около 30 см. Доминирует *Carex pilosa* (покрытие 55–65%), содоминантами часто выступают *Aegopodium podagraria* и *Galeobdolon luteum*; с высокой константностью встречаются неморальные виды: *Asarum europaeum*, *Dryopteris filix-mas*, *Lathyrus vernus*, *Mercurialis perennis*, *Pulmonaria obscura*, *Ranunculus cassubicus*.

Таблица 2.1.2.

Число деревьев на площадках (учитывались деревья с $d_{1,30} \geq 5$ см)

Номера площадок	Фракция	Береза	Дуб	Ель	Клен	Липа	Осина	Рябина	Сосна	Всего
Ранняя стадия сукцессии										
Val16_12	Ж	53	—	—	15	235	—	—	—	303
	С	2	—	—	—	23	—	—	—	25
Val16_14	Ж	41	5	2	4	104	1	1	—	158
	С	6	5	—	—	3	—	—	—	14
Val16_15	Ж	29	1	1	4	190	14	—	—	239
	С	5	2	—	1	15	—	—	—	23
Промежуточная стадия сукцессии										
Val16_06	Ж	13	3	1	—	125	3	—	—	145
	С	5	2	—	—	30	—	—	—	37
Val16_10	Ж	6	—	—	—	160	15	—	—	181
	С	1	1	—	—	6	1	—	—	9
Val16_16	Ж	—	—	—	1	135	—	—	—	136
	С	—	—	—	—	1	—	—	—	1
Поздняя стадия сукцессии										
Val16_07	Ж	13	13	112	1	18	6	1	1	165
	С	6	16	20	—	1	3	—	—	46
Val16_11	Ж	30	8	62	—	12	19	—	2	133
	С	2	10	9	—	—	3	—	—	24
Val16_13	Ж	12	14	134	—	—	6	—	—	166
	С	4	8	15	—	—	1	—	—	28

Ж — живые, С — сухие, «—» — отсутствует

Таблица 2.1.3.

Запас стволовой древесины на площадках (м³)

Номер площадки	Клен	Береза	Ель	Сосна	Осина	Дуб	Рябина	Липа	Вяз	Запас на площадке, м ³	Запас, м ³ /га
Ранняя стадия сукцессии											
Val16-12	2,75	38,07	0,01	–	2,25	–	–	68,34	–	111,41	445,64
Val16-14	0,44	32,44	1,27	–	1,13	9,04	0,10	34,30	–	78,71	314,84
Val16-15	1,24	19,25	1,42	–	9,38	1,75	–	55,33	–	88,36	353,45
Промежуточная стадия сукцессии											
Val16-06	–	9,72	0,22	–	2,18	5,40	–	78,90	–	96,43	385,70
Val16-10	0,01	9,05	0,01	–	14,15	–	–	92,25	–	115,47	461,87
Val16-16	0,38	–	–	–	–	–	–	122,40	0	122,79	491,15
Поздняя стадия сукцессии											
Val16-07	0,09	15,97	70,50	2,27	7,77	11,60	0,44	7,70	–	116,30	465,20
Val16-11	–	26,87	38,90	9,23	20,80	11,40	–	2,02	–	109,28	437,12
Val16-13	–	10,35	83,50	–	–	17,00	–	–	–	113,45	453,79

Моховой ярус (D) развит слабо (проективное покрытие 1–2%), в основном мхи распространены на оголенной почве (пороях) и перегнившем мелком древесном дебрисе. С высоким постоянством встречаются *Atrichum undulatum*, *Brachythecium rutabulum*, *Eurhynchium hians*. Общее видовое богатство (включая мохообразные) данного типа леса насчитывает 62 вида растений.

По особенностям онтогенетической структуры ценопопуляции деревьев делятся на несколько групп (рис. 2.1.2А, вклейка). К первой группе относятся раннесукцессионные виды (*Betula pendula* и *Populus tremula*) с прерывистыми онтогенетическими спектрами, в которых представлены g-особи всех онтогенетических состояний. Помимо этого, в ценопопуляции березы отмечены v-, а в ценопопуляции осины — im-растения корнеотпрыскового происхождения. Вторую группу формирует *Tilia cordata*. За 60 лет, прошедшие после рубки, у липы сформировалась ценопопуляция с полночленным лесовосторонним онтогенетическим спектром. К третьей группе принадлежат виды с инвазионными ценопопуляциями: *Acer platanoides* и *Picea abies*. В их онтогенетических спектрах отмечены в основном прегенеративные растения, генеративные встречаются единично. Ценопопуляции *Quercus robur* регрессивного типа: в ней представлены g₂- и g₃-деревья. Набор деревьев и структура их ценопопуляций указывают, что сообщество находится на начальной стадии восстановительной сукцессии.

На **промежуточной стадии сукцессии** (возраст деревьев 90–110 лет) из состава древостоя выпадают раннесукцессионные виды деревьев (сохраняются единичные старые генеративные особи *Betula pendula* и *Populus tremula*), преобладание в древостое переходит к липе, которая формирует 2-ярусный древостой (рис. 2.1.3, вклейка).

При отсутствии поблизости генеративных особей ели данный тип сообщества может существовать достаточно долго, представляя диапорический субклимакс.

Видовое богатство сообществ промежуточной стадии насчитывает 52 вида растений. Сомкнутость древесного яруса от 0,65 до 0,85; средняя высота — 26 м. По сравнению с ранней стадией заметно снижается число деревьев на пробных площадях, которое варьирует от 136 до 181 шт. (табл. 2.1.2) и увеличивается запас стволовой древесины (385,7–491,1 м³/га) (табл. 2.1.3).

В ярусе подлеска и подроста (сомкнутость от 0,40 до 0,65, высота 4–6 м) обычно доминирует *Corylus avellana*, реже *Acer platanoides*, с высоким постоянством встречается *Lonicera xylosteum*.

Травяно-кустарничковый ярус развит хорошо (покрытие 70–90%, высота около 30 см), но не отличается большим ценотическим разнообразием. В его составе абсолютно преобладают виды неморальной ЭЦГ. Постоянным доминантом является *Carex pilosa* (ПП 40–70%). Высокое постоянство имеют: *Dryopteris filix-mas*, *Galeobdolon luteum*, *Lathyrus vernus*, *Mercurialis perennis*, *Milium effusum*, *Polygonatum multiflorum*, *Pulmonaria obscura*, *Ranunculus cassubicus*. Характерно заметно большее по сравнению с сообществами других стадий участие *Equisetum pratense*, *Glechoma hederacea*.

Как и в сообществах ранней стадии сукцессии, моховой покров развит слабо, мхи преимущественно встречаются на оголенной почве и полуразложившемся мелком древесном дебрисе; их проективное покрытие не превышает 1–2%. Флористическое разнообразие мохового покрова невелико (12 видов), с высоким постоянством встречаются *Atrichum undulatum*, *Brachythecium rutabulum*, *Eurhynchium hians*.

Липовые леса с березой и осиной неморальнотравные — следующая стадия восстановительной послерубочной сукцессии. В онтогенетической структуре особей эдификатора древостоя *Tilia cordata* происходят изменения: в генеративной фракции заметно возрастает участие g_3 -особей (рис. 2.1.2Б, вклейка). Раннесукцессионные виды (*Betula pendula* и *Populus tremula*) отличаются неустойчивой онтогенетической структурой. Береза не может возобновляться под пологом древостоя, поэтому ее ценопопуляция обладает регрессивным онтогенетическим спектром, в котором представлены только g -особи. Для осины характерен регрессивно-инвазионный спектр. Регрессивная часть спектра формируется g_2 -особями, а инвазионная — im -растениями корнеотпрыскового происхождения. Из-за слабой теневыносливости im -особи не могут перейти в следующее онтогенетическое состояние (Евстигнеев, 1996). Ценопопуляция *Acer platanoides* инвазионного типа, в которой представлены в основном особи прегенеративного периода и единично — g_1 -деревья. Ценопопуляция *Quercus robur* регрессивная, она состоит из g_3 -особей, сохранившихся после рубок. Ценопопуляции других деревьев (*Fraxinus excelsior*, *Ulmus glabra*, *Picea abies*) фрагментарного типа. Ель представлена немногочисленными, а ясень и вяз — единичными особями v -онтогенетического состояния, они недавно внедрились в сообщество.

Поздняя стадия сукцессии. Древесный ярус сомкнутый (55–75%), но с неравномерной горизонтальной структурой, характерно наличие небольших по площади (25–50 м²) окон на месте вывалов отдельных деревьев (рис. 2.1.4, вклейка).

Отмечено относительно большое количество валежа, в т.ч. крупного (диаметр стволов до 45 см), преимущественно лиственных пород. Ярус отчетливо подразделяется на два подъяруса. В верхнем подъярусе (A1), высота которого достигает 27–28(32) м, доминирует *Picea abies*, всегда имеется небольшая примесь *Quercus robur* и, часто, старых (g_3) деревьев *Populus tremula* и *Betula pendula*. В нижнем дре-

весном подъярусе (A2) доминирует *Picea abies*, изредка встречается *Tilia cordata*. Максимальный измеренный возраст ели 115–125 лет, ели из A2 — 60–80 лет. Число деревьев на пробных площадях варьирует от 133 до 166 шт. На поздней стадии заметно возрастает число сухостойных деревьев, по соотношению сухих и живых деревьев особенно выделяется дуб (табл. 2.1.2). Запас стволовой древесины на пробных площадях варьирует незначительно — от 437,1 до 453,8 м³/га (табл. 2.1.3).

Ярус подлеска и подрост хорошо развит, его сомкнутость 40–60%, высота — до 4–6 м, в нем отмечено 16 видов. Доминирует *Corylus avellana* (ПП 15–30%), постоянно встречаются *Lonicera xylosteum*, *Sorbus aucuparia*, подрост *Picea abies* и *Tilia cordata*, причем покрытие липы достигает 10–20%. *Frangula alnus* встречается только в сообществах этого типа.

Травяно-кустарничковый ярус разнообразен (59 видов). Его проективное покрытие 65–75%, сомкнутость неравномерная, под густым еловым подростом встречаются мертвопокровные участки. На фоне мелкотравья группами и поодиночке распространены папоротники, высотой до 40 см. В ярусе доминирует *Oxalis acetosella* (ПП 10–60%), этот вид не отмечен в сообществах более ранних стадий. Характерно участие как неморальных, так и бореальных видов. Постоянно встречаются: *Ajuga reptans*, *Asarum europaeum*, *Athyrium filix-femina*, *Convallaria majalis*, *Dryopteris carthusiana*, *Dryopteris filix-mas*, *Paris quadrifolia*, *Pulmonaria obscura*, *Ranunculus cassubicus*, *Stellaria holostea*, ювенильные и иматурные особи ели. Характерными только для этого типа леса видами являются: *Fragaria vesca*, *Carex digitata*, *Geranium sylvaticum*, *Luzula pilosa*, *Lysimachia nummularia*, *Maianthemum bifolium*, *Solidago virgaurea*, *Veronica chamaedrys*. Также к характерным видам данного типа сообществ относится *Sanicula europaea* — вид, включенный в Красную книгу Московской области.

Моховой ярус лучше развит, чем в сообществах ранних стадий, его покрытие — от 2 до 15%, видовой состав отличается большим разнообразием. Высокую встречаемость имеют: *Atrichum undulatum*, *Cirriphyllum piliferum*, *Climacium dendroides*, *Eurhynchium angustirete*, *Eurhynchium hians*. Характерными видами являются *Brachythecium starkei* и *Plagiochila porelloides*.

Структура ценопопуляций деревьев указывает на то, что исследуемые леса находятся на более продвинутой стадии сукцессии, чем два предыдущих типа. Ценопопуляции основных эдификаторов (*Picea abies* и *Tilia cordata*) имеют полночленные онтогенетические спектры, что обеспечивает устойчивый оборот поколений (рис. 2.1.2В, вклейка). В ценопопуляциях *Quercus robur* и *Populus tremula* оборот поколений прерван, так как отсутствуют особи в онтогенетического состояния. Онтогенетический состав ценопопуляции дуба указывает на то, что она изначально формировалась в сообществах с относительно высоким световым довольствием (Восточноевропейские..., 2004), деревья достигли генеративного состояния и стали источником семян. Однако непрерывный оборот поколений в ценопопуляции дуба не сформировался, поскольку под сомкнутым пологом древостоя широколиственно-еловых лесов появившиеся *im*-особи дуба не могут перейти в *v*-состояние. Онтогенетический спектр *Betula pendula* представлен только генеративными особями. Отсутствие деревьев прегенеративного периода объясняется относительно невысокой теневыносливостью подроста березы (Погребняк, 1968; Евстигнеев, 1996). Онтогенетический спектр *Pinus sylvestris* регрессивный, в нем представлены единичные *g₃*-особи, которые со временем полностью выпадут из сообщества.

Оценка факторов среды в лесах разных стадий сукцессии

Оценка экологических режимов сообществ выделенных стадий восстановительной сукцессии была проведена с применением экологических шкал Г. Элленберга (1991). Рассматривались освещенность, влажность и кислотность почвы, содержание азота в почве. По всем перечисленным факторам не было получено статистически значимых различий между описаниями разных сукцессионных стадий.

Эколого-ценотическая структура. Оценка эколого-ценотических спектров групп описаний показала, что существуют большие различия между сообществами ранней и промежуточной стадии, с одной стороны, и продвинутой стадии — с другой (табл. 2.1.4; рис. 2.1.5).

Таблица 2.1.4.

Характеристика флористического разнообразия сообществ разных стадий сукцессии

Показатели	1-я стадия	2-я стадия	3-я стадия
Среднее число видов в ярусе А ($M \pm m_M$)	3,00±0,75	2,60±1,14	4,60±1,34
Диапазон числа видов в ярусе А	3–5	1–4	3–6
Видовое богатство в ярусе А	6	5	6
Среднее число видов в ярусе В ($M \pm m_M$)	2,70±1,21	3,20±0,84	4,60±1,34
Диапазон числа видов в ярусе В	1–4	2–4	3–6
Видовое богатство в ярусе В	9	13	16
Среднее число видов в ярусе С ($M \pm m_M$)	18,00±5,66	16,60±4,56	29,80±2,77
Диапазон числа видов в ярусе С	10–27	10–21	25–32
Видовое богатство в ярусе С	43	34	59
Среднее число видов в ярусе D ($M \pm m_M$)	5,80±2,14	4,60±0,55	7,80±1,48
Диапазон числа видов в ярусе D	3–9	4–5	6–10
Видовое богатство в ярусе D	15	12	17
Среднее число видов в ярусах А, В, С ($M \pm m_M$)	26,80±6,68	24,60±4,83	42,00±3,81
Диапазон числа видов в ярусах А, В, С	19–37	17–30	37–47
Видовое богатство в ярусах А, В, С	47	40	66
Среднее число видов в ярусах А, В, С, D ($M \pm m_M$)	32,70±6,74	29,20±4,44	50,40±4,10
Диапазон числа видов в ярусах А, В, С, D	26–43	22–34	45–55
Видовое богатство в ярусах А, В, С, D	62	45	83
Доля (в %) видов разных эколого-ценотических групп			
Бореальная лесная	0,7	0,8	41,7
Боровая лесная	0,0	0,0	0,1
Неморальная лесная	97,8	97,3	48,0
Нитрофильная лесная	1,4	1,9	7,4
Лугово-опушечная	0,1	0,0	2,7
Околоводная	0,1	0,0	0,0

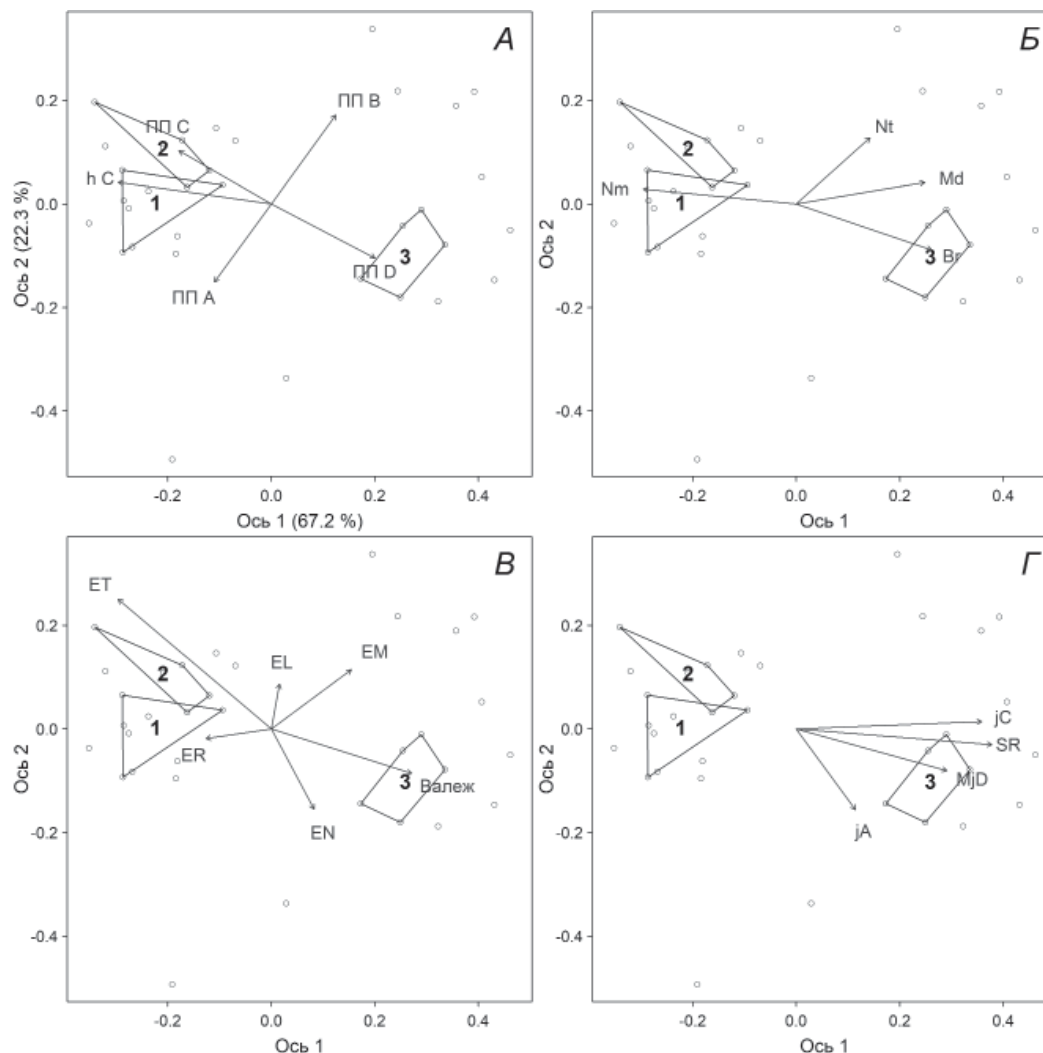


Рисунок 2.1.5. Ординация геоботанических описаний методом неметрического шкалирования.

Цифрами обозначены площадки разных стадий сукцессии: 1 — ранняя; 2 — переходная (промежуточная); 3 — поздняя. А — проективные покрытия ярусов А, В, С, D и высота яруса С; Б — доли видов эколого-ценотических групп: Nm — неморальная, Nt — нитрофильная, Md — луговая, Br — бореальная. В — шкалы Г. Элленберга и валеж. ET — температура, EL — освещенность, EM — увлажнение почвы, EN — богатство почвы азотом, ER — почвенная кислотность; Г — видовая насыщенность общая (SR) и синузий (А — деревьев, С — трав, D — мхов).

Для первых двух стадий характерно абсолютное доминирование видов неморальной ЭЦГ (97–98%), тогда как в сообществах поздней стадии доли неморальных и бореальных видов сопоставимы. Также в сообществах поздней стадии заметно больше нитрофильных видов (около 7%), что можно объяснить более сложной структурой насаждений и наличием ветровальных окон, определяющих гетерогенность увлажнения почвы. Проективное покрытие древесного яруса в сообществах поздней стадии ниже, чем на более ранних стадиях (67 и 75–77% соответственно). Можно предположить, что сильные различия в эколого-ценотической структуре сообществ разных стадий при очень выровненном эдафическом фоне связаны с влиянием эдификаторов — липы и ели.

В литературе есть данные о том, что небольшая примесь ели в насаждениях с доминированием широколиственных деревьев не вызывает заметных изменений в подпологовой растительности, но массовое внедрение ели приводит к глубокой перестройке всего лесного сообщества (Леса Южного Подмосковья, 1985). Также было показано, что осока волосистая — доминант первых двух стадий послерубочных сукцессий, достигает максимального обилия в приспевающих лесах, а в спелых и перестойных лесах уступает господство сныти (Смирнова, 1980). Наши наблюдения в Валуевском лесопарке показали, что трансформация напочвенного покрова с потерей осокой волосистой своего доминирующего положение происходит после изменений структуры верхнего полога и формирования ветровально-почвенных комплексов в результате природных нарушений (ветровалы, очаги насекомых-вредителей).

Выводы

Существующие в условиях Подмосковья лесные сообщества трудно организовать в сукцессионные ряды, поскольку история формирования лесов различается, на них оказывалось разное хозяйственное воздействие (Коротков, 1999).

Полученные нами результаты о ходе демулационной сукцессии в общих чертах повторяют выводы, сделанные А.И. Широковым (2004) при исследовании пихтово-еловых с липой лесов Нижегородского Заволжья. Отличием является то, что леса Валуевского лесопарка сформировались после рубки уже трансформированных лесов, а не на месте коренных хвойно-широколиственных сообществ.

В общих чертах демулационная послерубочная сукцессия может быть представлена следующим образом. Средневозрастные липово-мелколиственные неморальнотравные леса (ранняя стадия) после выпадения из состава древостоя раннесукцессионных видов — березы и осины — сменяются липняками неморальнотравными (промежуточная стадия). Такие липняки при отсутствии достаточного количества подроста ели могут длительно существовать в спонтанном режиме, представляя диаспорический субклимакс (Курнаев, 1968; Чистякова, 1978; Рысин и др., 1999; Широков, 2004). В качестве наиболее продвинутой (поздней) стадии нами были рассмотрены широколиственно-еловые и еловые с участием широколиственных видов бореально-неморальнотравные леса, с максимальным возрастом деревьев 115–125 лет. По принятым в настоящей работе критериям оценки сукцессион-

ного статуса (Смирнова, 2004), эти сообщества находятся на более продвинутой стадии, чем липово-мелколиственные и липовые леса. Однако они не могут быть напрямую связаны с липовыми лесами (промежуточной стадией), по причине разной истории формирования. Предположительно сукцессионный ряд может быть следующим: березняк с участием дуба и с подростом ели – березняк с дубом и со вторым ярусом ели – ельник с дубом и с подростом широколиственных – широколиственно-еловый лес. С другой стороны, в настоящее время ель вселяется в липняки, местами имеется ее многочисленный подрост и отдельные генеративные деревья, но формирование широколиственно-еловых лесов с характерной структурой и составом нижних ярусов потребует еще долгого времени, соответствующего одному–двум оборотам деревьев-эдификаторов. Таким образом, и в лесах с преобладанием ели (продвинутая стадия), и в лесах с преобладанием липы (промежуточная стадия) формирование видового состава древесного полога еще не завершено, но можно прогнозировать сближение их видового состава, и в конечном итоге формирование широколиственно (липово)-еловых лесов с сопоставимым участием ели и липы.

Глава 2.2.

Оценка сукцессионного статуса лесов Северо-Западного Кавказа

По условиям произрастания, видовому составу и происхождению буково-пихтовые хвойно-широколиственные леса Северо-Западного Кавказа наиболее близки к лесам Закавказья (Биота экосистем..., 1990), северо-восточной Турции (Atalay, 1994; Cansaran et al., 2012) и северного Ирана (Sagheb-Talebi, 2002). Пихто-буковые леса из бука лесного (*Fagus sylvatica*) и пихты белой (*Abies alba*) сохранились также в горных областях Балкан (Tzonev et al., 2006; Nagel et al., 2010; Karadzic, 2018; и др.) Центральной и Восточной Европы (Jaworski et al., 2002; Rolecek, 2005; Chytry, 2013; и др.). Бук и пихта активно участвуют в формировании старовозрастных малонарушенных лесов по всему своему ареалу (Saniga, Schutz, 2002; Parcam et al., 2012). При этом ареал бука значительно шире ареала пихты, последняя приурочена только к горным территориям и крайне редко встречается на равнине.

Основными экологическими особенностями местообитаний европейских пихто-буковых лесов по сравнению со смешанными широколиственными лесами является повышенная влажность воздуха и почвы, бедность почвы элементами питания и дефицит света (Gartner et al., 2008; Marinsek et al., 2013; и др.). Высокая сомкнутость крон бука и пихты обеспечивает сильное затенение напочвенного покрова, препятствуя развитию травяно-кустарничковой растительности и подроста, что способствует формированию маловидовых мертвopoкpовных пихто-буковых лесов (Parcam et al., 2012).

Главными эдификаторами разных стадий демутационных сукцессий пихто-букового ряда хвойно-широколиственных лесов Северо-Западного Кавказа являются бук восточный (*Fagus orientalis*), пихта Нордманна (*Abies nordmanniana*) и граб обыкновенный (*Carpinus betulus*). Анализ отечественной (Погребняк, 1963; Мельник, Журавская, 1985; Крылов и др., 1986; Бебия, 2002; и др.) и зарубежной литературы (Rutigliano et al., 1996; Dobrowolska, 1998; Oulehle et al., 2006; Gebauer, 2010; Kramer, 2009; Parcam et al., 2012; Praciak et al., 2013; и др.), приведенный ниже, показал, что эти виды деревьев оказывают мощное средообразующее воздействие не только на лесную растительность, но процессы почвообразования. Однако исследований, посвященных оценке сукцессионного статуса этих лесов, до сих пор не проводилось.

Цель работы — оценить сукцессионный статус хвойно-широколиственных лесов Северо-Западного Кавказа на разных стадиях послерубочной сукцессии с использованием популяционного подхода.

Для достижения поставленной цели решались следующие задачи:

1. Выявить и описать сообщества разных стадий послерубочной сукцессии хвойно-широколиственных лесов Северо-Западного Кавказа.
2. Описать типы онтогенетических спектров ценопопуляций деревьев на разных стадиях сукцессии.
3. Оценить изменение показателей видового богатства и видовой насыщенности в ходе восстановительной сукцессии и выявить причины их изменения.
4. Оценить основные драйверы оконной динамики в старовозрастных хвойно-широколиственных лесах Северо-Западного Кавказа.
5. Оценить условия местообитаний на разных стадиях сукцессий с применением метода экологических шкал.
6. Провести экологический и биологический анализ флоры лесных сообществ разных стадий сукцессии по системе Э. Ландольта.
7. Оценить изменение эколого-ценотической структуры сообществ в ходе сукцессии.
8. Оценить изменение лесотаксационных показателей деревьев (высота; возраст, общий запас древесины) в ходе сукцессии.

Анализ средообразующей роли эдификаторов хвойно-широколиственных лесов Северо-Западного Кавказа

Бук восточный (*Fagus orientalis* Lipsky). Последние данные молекулярных исследований генома всех европейских подвидов бука лесного (*Fagus sylvatica*) и азиатского — бука восточного (*Fagus orientalis*) показали, что все евро-азиатские таксоны бука принадлежат одному виду *F. sylvatica* (Denk et al., 2002). Продолжительность жизни бука составляет 150–300 лет (Rameau et al., 1989; Grime et al., 2001), иногда достигает возраста 550 лет (Trotsiuk et al., 2012). Общий запас стволовой древесины варьирует от 250 до 1250 куб. м/га (Piovesan et al., 2005; Trotsiuk et al., 2012), а средняя высота меняется от 30 до 40 м (редко 60 м) (Degen, 2001).

Буковые леса предпочитают почвы на сланцах и песчаниках (Pawlowski et al., 1966), имеют тенденцию доминировать в составе лесных сообществ в пределах своего естественного ареала, сменяя прежде всего дуб черешчатый (*Quercus robur*) (Parcam et al., 2012).

Чистые бучины и пихто-буковые леса способны удерживать почвенную воду значительно дольше, чем широколиственные леса (Oulehle et al., 2006). Живые листья бука испаряют на 30% меньше влаги по сравнению с листьями дуба скального (*Quercus petraea*) (Backes, Leuschner, 2000) и на 40% меньше листьев ясеня (*Fraxinus excelsior*) (Kecher et al., 2009). В целом, эвапотранспирация в буковых лесах на 50% ниже по сравнению с широколиственными лесами (Gebauer, 2010), что обуславливает процессы оглеения в почвенных горизонтах.

По сравнению с темнохвойными видами подстилка бука имеет более высокое содержание кальция, магния и азота. Темнохвойные виды в сообществах с *F. sylvatica*

получают значительное преимущество в связи с интенсивным круговоротом питательных веществ в почвах под буком и его способностью удерживать почвенную влагу, в то же время бук не подвержен конкуренции со стороны темнохвойных видов. При этом на богатых почвах рост кроны и корневой системы бука приводит к постепенному вытеснению ели и пихты (Augusto et al., 2002). Установлено, что продуктивность буковых лесов на бедных почвах в смеси с пихтой и елью выше, чем в монодоминантных сообществах (Pretzsch et al., 2011).

Показано, что запасы углерода и азота в минеральных горизонтах почв буковых лесов ниже по сравнению с более молодыми смешанными лесами, а в подстилке выше, что объясняется низким качеством опада и низкой скоростью его разложения (Langenbruch, 2012). В северо-западной Испании общие запасы углерода в разновозрастных буковых лесах (деревья, подстилка, почва) изменяются от 220 до 770 т/га (в среднем 380), при этом на долю древесной биомассы приходится от 50 до 97% (Merino et al., 2007). Высокое содержание танинов и лигнина в листьях бука приводят к значительному подкислению почвы до pH=3,5 (Rameau et al., 1989) и повышению показателя C:N (Augusto et al., 2002; Kramer, 2009). Буковые леса способствуют «истощению» почвы (Stace, 2010) и не переносят длительного затопления (Parcam et al., 2012).

Бук способен использовать азот в различных формах как в неорганических, так и органических — аминокислоты (Stoelken et al., 2010). Предпочтение отдается нитратам и органическим формам, главным образом, глутамину, но может использоваться и аммоний (Simon et al., 2011). Поглощение аммония корнями бука обычно невелико и предположительно связано с высокой конкуренцией с почвенными микробами за нитраты и органические формы N, при этом бук обычно уступает почвенным микробам (Simon et al., 2011). Коэффициент поглощения азота по сравнению с другими видами деревьев у бука существенно ниже, чем у ели, сосны, липы и ясеня (Schulz et al., 2011).

При сравнении скорости роста всходов *F. sylvatica* и *Picea abies* в лесах южной Германии было показано, что ежегодно в течение семи лет в одинаковых условиях всходы бука в среднем увеличивались на 12,6 см, а ели и пихты на 10,9 см (Ammer et al., 2008). Таким образом, в равных условиях подрост бука обгоняет подрост ели и пихты на самых ранних этапах развития, поэтому бук в сообществах с елью и пихтой всегда выходит в первый подъярус древесного полога, а ель и пихты — во второй.

Всходы бука отличаются крайне высокой теневыносливостью, точка компенсации для всходов бука составляет около 2% от полного освещения в открытом поле (Helliwell, 2012). В то же время по сравнению с всходами ясеня и клена остролистного при освещенности около 3% всходы бука растут медленнее и обгоняют последние только при освещенности 35% и более. По сравнению с ясенем, кленом и грабом бук имеет самую высокую удельную площадь листа, большую общую площадь листа на единицу высоты дерева и индекс площади листа. Подрост бука по сравнению с другими широколиственными видами имеет наиболее широкий диапазон толерантности к свету, способен длительное время выживать при крайне низком освещении и очень быстро выходить в верхний древесный ярус при формировании вывалов (Petritan et al., 2010).

Изучая деревья бука и ели европейской (*Picea abies*) возрастом 100 и 89 лет, соответственно, в лесах плато Соллинг в Германии установлено, что листья бука характеризуются гораздо более высокой фотосинтетической активностью на единицу сухого вещества, чем хвоя ели. У *F. sylvatica* положительное поглощение углекислого газа составило 176 дней в году, а у ели — 260 дней (Schulze, 1970).

По сравнению с широколиственными и хвойными лесами буковые леса сильно уязвимы к воздействию верховых и низовых пожаров, что объясняется тонкой корой бука (Ohlson et al., 2011; Parcam et al., 2012). При диаметре стволов 30 см толщина коры бука всего 6 мм (Thomas, 2000). В то же время в пройденных пожарами лесах способность к семенному и порослевому восстановлению у бука значительно выше, чем у других видов деревьев (Gils et al., 2010).

Высокая уязвимость буковых лесов к пожарам объясняется и неглубоким залеганием корневой системы с очень интенсивно работающими мелкими корневыми окончаниями, обеспечивающими способность наиболее эффективно использовать относительно небольшой объем почвы. Бук неспособен быстро распространять свои корни в увлажненные почвенные горизонты, что делает его крайне уязвимым к засухе (Bakker et al. 2008). В старовозрастных бучинах возрастом 146 лет 65% всех тонких корней сосредоточено на глубине 30 см, в молодых бучинах возрастом 9 лет — 75%. При этом биомасса тонких корней диаметром 20 мм в молодых лесах возрастом 9 и 26 лет составила 9,8 и 13,3 т/га, соответственно, а в лесах возрастом 85 и 146 лет — 7,5 и 3,5 т/га, соответственно (Bakker et al., 2008).

Микробная биомасса в буковых лесах не изменяется с возрастом, но соотношение микробная биомасса:N сужается в подстилке с возрастом от молодых к старовозрастным сообществам. С возрастом в буковых лесах увеличивается биомасса грибов в гумифицированном слое подстилки и увеличивается функциональное разнообразие гетеротрофных бактерий в подстилке и гумифицированном слое (Trap et al., 2011b).

Бук образует, главным образом, эндомикоризные корни (Harley, 1987) с базидиомицетными грибами рода сыроежки (*Russula* spp.) порядка руссуловые (Russulales) и лаковица аметистовой (*Laccaria amethystina*). Скорость поглощения ортофосфатов из почвенных растворов корней бука, инфицированных эктомикоризными грибами во много раз выше, чем у неинфицированных корней. Обнаружено, что микоризные корни бука, растущие в гумусовом слое почвы, катализируют гидролиз фосфатов почвы. Таким образом, вклад эктомикоризных грибов в фосфатный цикл значительно повышает конкурентоспособность корней бука и их стрессоустойчивость (Bartlett, Lewis, 1971). Доля углерода, поступающего к эктомикоризным грибам от бука, составляет до 10% от общего углерода затраченного на производство древесины дерева (Harley, 1978).

Бук способен производить большое количество летучих органических веществ, выделение которых значительно возрастает с увеличением освещенности и температуры и составляет от 0,01 до 0,3% всего ассимилированного углерода (Demarcke et al., 2010). Концентрация фенольных соединений в листьях и коре варьирует в лесах Греции от 69,2 до 82,1 мг на 1 г сухого вещества (Petrakis et al., 2011). Поэтому буковые леса более устойчивы к воздействию насекомых-вредителей и грибным заболеваниям по сравнению с другими видами деревьев. Так, например, число ви-

дов насекомых, связанных с буком в лесах Британии составило 94, а дуба — 421 (Kennedy, Southwood, 1984). В мертвопокровных лесах Греции число насекомых, связанных с буком составило 298 видов, а дуба почти в 5 раз больше, что авторы связали с высоким содержанием фенолов в листьях и коре бука (Petrakis et al., 2011).

Пихта Нордманна, или П. кавказская (*Abies nordmanniana* Mill.). В хвойно-широколиственном поясе горных старовозрастных лесов Северо-Западного Кавказа содоминантом *F. orientalis* чаще всего выступает *Abies nordmanniana*.

Пихта Нордманна, или П. кавказская имеет высоту 40–60 м, иногда ее высота может достигать более 80 м, а диаметр — 3 и более метров (Крылов и др., 1986). Максимальный возраст отдельных деревьев, описанных в литературных источниках, составил 800–900 лет. Ареал П. Нордманна охватывает Кавказ, Закавказье и Малую Азию. По всей западной части ареала пихта растет вместе с *F. orientalis* в разных соотношениях. Ближе к Центральному Кавказу пихта содоминирует с елью восточной (*Picea orientalis*). П. Нордманна растет в горном поясе от 300 (Колхида) до 2100 (Закавказье) метров над уровнем моря. Запас стволовой древесины пихты может достигать 1000–2000 куб. м/га (Крылов и др., 1986).

Основным лимитирующим фактором для роста и развития пихты является продолжительность засушливого периода и чувствительность всходов к сильным морозам. Растет П. Нордманна на участках, где в год выпадает осадков не менее 750–900 мм, а в оптимуме 1300–2500 мм, температура самого холодного месяца $-4,5 \dots -8$ °C, минимум -28 °C, максимум $+38$ °C (Крылов и др., 1986).

Изучение генома европейских видов рода пихта (*Abies*) позволил установить, что *Abies nordmanniana* имеет сильное филогенетическое родство с широко распространенной в Европе пихтой белой (*Abies alba*) (Isoda et al., 2000; Ziegenhagen et al., 2005). Условия произрастания, отношение к свету, возобновление этих видов пихт одинаковы.

П. Нордманна, как и П. белая приурочена к кислым бурым лесным почвам и бурым лесным псевдоподзоленным почвам с широким диапазоном pH — от кислых до нейтральных, пихта способна сильно подкислять почву (Ruosch et al., 2015).

П. Нордманна — влаголюбивое, мезотрофное растение, приуроченное к среднеувлажненным почвам, пихта не переносит избыточное увлажнение. Глубина корневой системы пихты зависит от типа почв. На мощных бурых лесных почвах пологих склонов пихта формирует толстый, но короткий стержневой корень и глубоко залегающую корневую систему, корни проникают на глубину до 1,3 м: 47% массы корней сосредоточено на глубине до 0,5 м; 33% — на глубине 0,5–0,9 м и 20% — на глубине 0,9–1,3 м. На сыром делювии около ручьев развивается поверхностная корневая система, глубина проникновения корней — 0,6 м: 77% массы корней сосредоточены на глубине до 0,3 м, 23% — на глубине 0,3–0,6. На сухих склонах, покрытых овсяницей горной, глубина проникновения корней достигает 1,1 м, до 90% активной массы корней сосредоточено на глубине 0,5 м (Бебия, 2002). Пластичность корневой системы пихты проявляется в ее способности произрастать на субстрате с неразвитыми почвами — на крутых склонах с малоразвитыми почвами, на лавинных комплексных субстратах. В смешанных пихто-буковых лесах, пихта и бук хорошо взаимодополняют друг друга, поскольку пихта обладает относительно более глубокой корневой системой и более глубоким размещением биологически актив-

ных корней, чем корневая система бука, что снижает корневую конкуренцию между этими видами.

Проведенные многочисленные исследования химического состава опада пихты по сравнению с буком показали, что опад пихты характеризуется низким содержанием азота и магния по сравнению с опадом бука и более высоким соотношением C/N и C/Mg. Содержание фосфора в свежем опаде пихты и бука сопоставимо, в то же время содержание калия в 3–4 раза больше в опаде пихты по сравнению с буком (Rutigliano et al., 1998). Высокое содержание калия в опаде пихты по сравнению с опадом бука можно объяснить разной скоростью вымывания подвижных микроэлементов — из опада пихты микроэлементы вымываются значительно медленнее, чем из опада бука.

Соотношение C/P выше, а C/K ниже в опаде пихты, чем в опаде бука. Свежий опад пихты также отличается низким содержанием золы и кальция по сравнению с буком (Rutigliano et al., 1998). Содержание лигнина в опаде пихты и бука сопоставимо, и в 1,5–2 раза больше, чем в свежем опаде других лиственных деревьев (Rutigliano et al., 1996; Rouifed et al., 2010). Однако скорость разложения лигнина разная — лигнин в опаде пихты разлагается значительно медленнее, чем в опаде бука, что объясняется наличием эфирных масел в опаде пихты, снижающих скорость микробного разложения (Rutigliano et al., 1996).

П. Нордманна как и все другие виды пихт в первые годы жизни отличается большой теневыносливостью. Точка компенсации составляет около 1% от дневного света, что ниже чем у ели восточной. П. Нордманна способна сохранять жизнеспособность в условиях сильного угнетения до столетнего возраста в виде подростка с высотой 1 м. При отсутствии достаточного освещения до 50–60-летнего возраста этот угнетенный подросток не может выходить в верхний древесный ярус (Бебия, 1972). Оптимальными условиями для возобновления пихты является сомкнутость полога 0,8–0,9 и хорошо дренируемые влажные почвы (Schaeffer, Moreau, 1958; Runkle, 1981). Нормальное развитие подростка в возрасте 4–7 лет и более возможно только при полноте древостоя 0,5–0,7, формирующегося в условиях распада поколения раннесукцессионных видов деревьев. На развитие подростка пихты также значительно влияет проективное покрытие травяно-кустарничкового и мохового ярусов. Лучше всего подросток пихты развивается в свежих зеленомошных лесах со слабо развитым травяно-кустарничковым покровом (Швиденко, 1980).

Наиболее оптимальные условия для возобновления пихты формируются под пологом сосны и березы (Niedzialkowski, 1935; Jaworski, Zarzycki, 1983; Ignesti, Paci, 1989). Во-первых, сосна и береза лучше пропускают солнечный свет, чем другие хвойные и лиственные виды деревьев (Chmelar, 1959; Messier, Bellefleur, 1988). Во-вторых, спектр грибов, формирующих микоризу на корнях сосны и березы, создает преимущество для возобновления подростка пихты (Kowalski, 1980). Чуть хуже подросток пихты возобновляется под пологом граба, хуже всего под пологом дуба, ольхи, осины, ясени и клена (Dobrowolska, 1998); последние плохо пропускают фотосинтетически активную радиацию (Messier, Bellefleur, 1988).

В горных лесах Кавказа всходы пихты характеризуются более крупными размерами, чем всходы ели восточной, что позволяет пихте быстрее укореняться в подстилке и прорасти через моховой покров. Обладая высокой теневыносливостью

подрост пихты под сильно сомкнутым пологом растет крайне медленно и к 45 годам достигает только 1,2–1,5 м в высоту. Подрост пихты и генеративные деревья крайне плохо переносят даже небольшие низовые пожары (Крылов и др., 1986).

Чистые пихтарники из пихты Нордманна способны аккумулировать в среднем 145,6 т/га (от 71,4 до 300 т/га) углерода, при этом на долю стволов приходится 117,1 т/га, ветвей — 12,8 т/га, хвои — 9,8 т/га, коры — 6,0 т/га. Содержание углерода в стволе пихты варьирует от 43,9 до 46,0%, в ветвях — 46,6%, в хвое — 51,6%, в коре — 38%. Содержание углерода в опаде в чистых пихтарниках варьирует от 26,2 до 50,6%. Запас углерода в подстилке составляет около 6 т/га, а в корнях около 9,5 т/га. Всего общий запас углерода биомассы чистых пихтарников составляет около 300–350 т/га (Misir et al., 2012).

Установлено, что в Европе *A. alba* формирует эктомикоризу с 85 видами базидиомицетных грибов, преимущественно из рода млечники (*Lactarius*), *Russula*, томентелла (*Tomentella*) и паутинник (*Cortinarius*) (Unuk, Grebenc, 2017). Из всех описанных видов эктомикоризных грибов пихты лишь ценококкум (*Cenococcum geheilm*) встречается по всему ареалу пихты на всех изученных деревьях (Hrenko et al., 2009). Этот вид эктомикоризных грибов считается наиболее стрессоустойчивым и способен формировать эктомикоризу пихты до 10 раз дольше по сравнению с другими видами эктомикоризных грибов (Lobuglio, 1999).

Таким образом, смешанные пихто-буковые сообщества старовозрастных лесов Северо-Западного Кавказа имеют более высокую продуктивность по сравнению с чистыми бучинами и пихтарниками. Бук и пихта характеризуются низким качеством опада способного значительно подкислять почву, подрост бука и пихты отличается высокой теневыносливостью, нормальный переход подроста пихты и бука в верхний древесный ярус возможен только при освещенности не менее 30% от полной освещенности, сходство ценотического состава буковых и пихтовых сообществ превышает 70%. Все это может быть объяснено длительной коэволюцией этих двух видов в старовозрастных лесах Европы и Азии.

Граб обыкновенный (*Carpinus betulus* L.). Раннесукцессионными сообществами пихто-букового ряда хвойно-широколиственных горных лесов Северо-Западного Кавказа выступают грабовые леса из *C. betulus* с примесью неморальных широколиственных видов деревьев (Ellenberg, 2009; Kosir et al., 2012; Praciak et al., 2013).

Естественный ареал граба почти полностью соответствует ареалу бука в Европе (за исключением Пиренейского п-ова), в южной Скандинавии, Малой Азии, на Кавказе и в северном Иране в диапазоне высот от 200 до 1800 м над ур. м. (Meusel et al., 1998; Paridari et al., 2013). По всему ареалу грабовые леса широко распространены в умеренно-увлажненном климате на равнине, горах и низменности. Высокие летние температуры и длительный период засухи на юге ареала ограничивают его распространение.

Грабовые леса предпочитают хорошо дренированные подкисленные карбонатные почвы, но могут встречаться и на влажных тяжелых глинистых и легких сухих песчаных почвах. На почвах с кислотностью ниже pH=3 граб не встречается (Praciak et al., 2013).

Средняя высота деревьев граба составляет 20–25 м, редко более 30–35, средний возраст около 100 лет, очень редко около 300–350 лет (Johnson, 2006), а запас стволовой древесины варьирует от 100–400 куб м/га (Погребняк, 1963).

Среднегодовой прирост у граба составляет в длину 20–25 см и 3–4 мм в диаметре, наибольший прирост наблюдается в возрасте 25–30 лет и становится незначительным в 40–50 лет. В возрасте 60–80 лет начинается отмирание дерева, сопровождаемое развитием гнилей. Особи граба порослевого происхождения более подвержены разрушению гнилями, чем особи семенного, продолжительность жизни последних, как правило, значительно выше (Мельник, Журавская, 1985).

По своим экологическим признакам граб занимает промежуточное положение между дубом черешчатым и буком. По отношению к теплу граб немного уступает буку, гораздо теплолюбивее дуба и ясеня (Ellenberg, 1974, 1996; Landolt, 1977). На ранних стадиях своего развития граб интенсивно растет только при хорошем освещении. В генеративном возрасте граб очень теневыносливый, по сравнению с другими европейскими широколиственными видами деревьев и уступает только буку (Savill, 2013). Подрост граба хорошо выносит затенение всеми широколиственными видами, в том числе и липы, но не переносит затенения бука, пихты и ели (Мельник, Журавская, 1985). По шкале теневыносливости граб находится выше пихты, бука, ели, но ниже липы и клена (Ellenberg, 1974, 1996; Landolt, 1977).

Граб часто первым поселяется на нарушенных рубками и пожарами землях за счет мощного порослевого возобновления (Praciak et al., 2013). Скорость восстановления граба в широколиственных лесах по всему ареалу превосходит *Fraxinus excelsior* и сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) (Kwiatkowska et al., 1997; Praciak et al., 2013). Высокая сомкнутость крон граба приводит к затенению напочвенного покрова, что препятствует развитию травяно-кустарничкового яруса (Мельник, Журавская, 1985).

По отношению к влаге граб более требователен, чем дуб черешчатый, клён остролистный и липа сердцелистная и немного уступает буку (Ellenberg, 1974, 1996; Landolt, 1977). По данным П.С. Погребняка (1963) граб не выдерживает затопления даже в течение короткого времени, поэтому в поймах речных долин он не встречается. В генеративном возрасте грабовые леса чувствительны к засухе и переносят ее хуже, чем в прегенеративном (Ковалевский, 1953).

Граб оказывает положительное влияние на водный режим почв, рыхлая подстилка способствует лучшему проникновению осадков, а сильная сомкнутость полога снижает испарение влаги с поверхности почвы. Листья граба испаряют в 1,5 раза меньше, чем листья дуба черешчатого и еще меньше, чем листья клена остролистного (Мельник, Журавская, 1985). Среднее задержание осадков под пологом 30-летнего грабового леса составляет 30–32% (Mendel, 1969).

Установлено, что в лесах с участием граба всегда выше сумма обменных оснований и степень насыщенности почвы основаниями. Способствуя повышению актуальной кислотности почвы в лесах с дубом, граб способствует высвобождению соединений питательных элементов и повышению их подвижности, благодаря чему оптимизируется питательный режим почв. Сравнивая грабово-дубовые и дубовые леса Подолии было установлено, что скорость биологического обмена между почвой и древесной растительностью в грабово-дубовых лесах в 13–14 раз быстрее, чем в чистых дубравах (Мельник, Журавская, 1985).

Обычно граб растет в смешанных сообществах с преобладанием широколиственных пород, чаще всего дуба черешчатого и дуба скального, образуя дубово-грабовые типы леса на плодородных почвах. В качестве примеси нередко встречаются ясень,

осина, липа, клён полевой (*Acer campestre*) и вишня (*Cerasus avium*), в подлеске обычно встречается лещина (*Corylus avellana*) и бересклет европейский (*Euonymus europaea*). В буковых лесах граб нередко выступает в качестве примеси, чистые грабовые сообщества встречаются крайне редко (Ellenberg, 2009; Kosir et al., 2012).

В широколиственных лесах граб обычно растет во втором ярусе и имеет пониженную репродуктивную способность. Выпадение деревьев первого яруса способствует значительному росту семенной продуктивности. В чистых насаждениях граб растет значительно стремительнее, чем в смешанных — в возрасте 10 лет средняя высота граба в чистом насаждении 5,5 м, в смешанном — 4,2 м, по радиальному приросту достоверных различий не наблюдается (Мельник, Журавская, 1985).

Корневая система граба, как и у бука, поверхностная, преимущественно с горизонтальным ветвлением. Глубина проникновения корней на свежих суглинистых почвах в возрасте до 50 лет не более 2 м, основная масса корней залегает на глубине до 40 см, при этом на долю горизонтальных частей корня приходится 70–90% от всей биомассы корней и 86–93% длины корней (Гузь, 1981).

Высокая регенеративная способность граба, проявляющаяся в массовом развитии поросли на пнях после рубок, и скорости роста подроста в первые годы жизни, а также высокое качество опада и затенение светолюбивой флоры после смыкания древесного полога позволяют грабовым лесам быстро захватить пройденные рубками участки и создать хорошие стартовые возможности для развития подроста бука и пихты, укоряя процесс послерубочной демутационной сукцессии.

Таким образом, пихта, бук и граб оказывают мощное средообразующее воздействие на условия экотопа и ход демутационных сукцессий через качество опада, эвапотранспирацию, затенение напочвенного покрова и другие механизмы. Однако исследований, посвященных оценке сукцессионного статуса этих лесов, до сих пор не проводилось.

Оценка сукцессионного статуса лесов на основе экспериментальных данных

Геоботаническая характеристика

Сообщества **первой (ранней) стадии** сукцессии представлены осиново-грабовым жимолостно-мелкотравным типом леса (или грабовники свежие (Лесной план Краснодарского края на 2009–2018 годы, 2015) (рис. 2.2.1, вклейка; прил. 2). Эти леса появились на территории сплошной вырубki начала 50-х годов прошлого столетия. В древостое (ярусе А) доминирует граб обыкновенный (*Carpinus betulus*), широко распространена осина (*Populus tremula*). Сомкнутость яруса 0,8–0,9; высота деревьев не превышает 25–30 м.

Ярус подроста и подлеска (В) развит слабо; сомкнутость 0,1–0,3. В ярусе преобладает подрост пихты Нордманна (*Abies nordmanniana*) (im_1 - im_2 особи), бук восточного (*Fagus orientalis*) (im_2) и *Carpinus betulus* (im -v). Единично встречается подрост деревьев — *Populus tremula*, дуба скального (*Quercus petraea*); кустарни-

ки — лещина (*Corylus avellana*), крушина (*Frangula alnus*), рододендрон желтый (*Rhododendron luteum*), калина (*Viburnum opulus*) и др.

Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса (С) неравномерное и варьирует от 25 до 50%. В ярусе преобладает жимолость каприфоль (*Lonicera caprifolium*). Единично встречаются клен остролистный (*Acer platanoides*), кочедыжник женский (*Athyrium filix-femina*), осока лесная (*Carex sylvatica*), земляника (*Fragaria vesca*), *Fraxinus excelsior*, ожика волосистая (*Luzula pilosa*), вороний глаз (*Paris incomplete*), *Quercus petraea*, *Populus tremula*, ежевика (*Rubus caesius*), золотая розга (*Solidago virgaurea*), адамов корень (*Tamus communis*), липа (*Tilia begoniifolia*), фиалка душистая (*Viola odorata*), ластовень вьющийся (*Vincetoxicum scandens*); редко — аронник восточный (*Arum orientale*), пыльцеголовник длиннолистный (*Cephalanthera longifolia*), примула крупночашечковая (*Primula macrocalyx*), морозник кавказский (*Helleborus caucasicus*), плющ блестящий (*Hedera helix*), гнездовка обыкновенная (*Neottia nidus-avis*) и др.

Моховой ярус (D) распространен спорадически на пристволовых повышениях и валеже, редко — почвенные бугры; проективное покрытие 5–7(10)%. В ярусе преобладает гипнум кипарисовидный (*Hypnum cupressiforme*), леукодон погруженный (*Leucodon immerses*), брахиотециаструм бархатный (*Brachytheciastrum velutinum*), аномондон утонченный (*Anomodon attenuates*). Единично встречаются аномондон пузыревидный (*Anomodon vesiculosus*), атрихум волнистый (*Atrichum undulatum*), некера (*Neckera complanata*), оксиринхиум зияющий (*Oxyrrhynchium hians*), плагиомниум близкий (*Plagiomnium affine*), птеригинандрум нитевидный (*Pterigynandrum filiforme*), сциурогипнум отогнутый (*Sciuro-hypnum populeum*) и др.; редко — циррифиллум (*Cirriphyllum crassinervium*), эвринхиум (*Eurhynchium striatum*), ортотрихум малый (*Orthotrichum pumilum*) и др.

Индикаторными видами ранней стадии в ярусе А является *Populus tremula*, в ярусе С — *Primula macrocalyx* и *Vincetoxicum scandens* (табл. 2.2.1).

На ранней стадии сукцессии полночленным онтогенетическим спектром обладает только ценопопуляция *Carpinus betulus* (рис. 2.2.2А).

Дефицит света приводит к формированию прерывистого спектра в ценопопуляциях *Quercus petraea* и *Populus tremula*. В структуре их онтогенетического спектра отсутствуют виргинильные особи, которые могли бы обеспечить устойчивый оборот поколений. Регрессивный спектр, представленный лишь генеративными особями, характерен для ценопопуляций берёзы пушистой (*Betula pubescens*) и вишни (*Cerasus avium*). На пробных площадях, несмотря на наличие семян перечисленных деревьев, полностью отсутствуют ювенильные и имматурные особи, что, видимо, объясняется крайне слабой теневыносливостью этих видов (Погребняк, 1968). Инвазионный тип онтогенетического спектра характерен для ценопопуляций теневыносливых видов: клен полевой (*Acer campestre*), *A. platanoides*, *Fagus orientalis*, *Fraxinus excelsior* и *Tilia begoniifolia*. Для *Abies nordmanniana* свойственен инвазионно-регрессивный спектр, в котором представлены только молодые и старые растения. Единичные плодоносящие деревья пихты оставлены для семенного размножения после сплошной рубки.

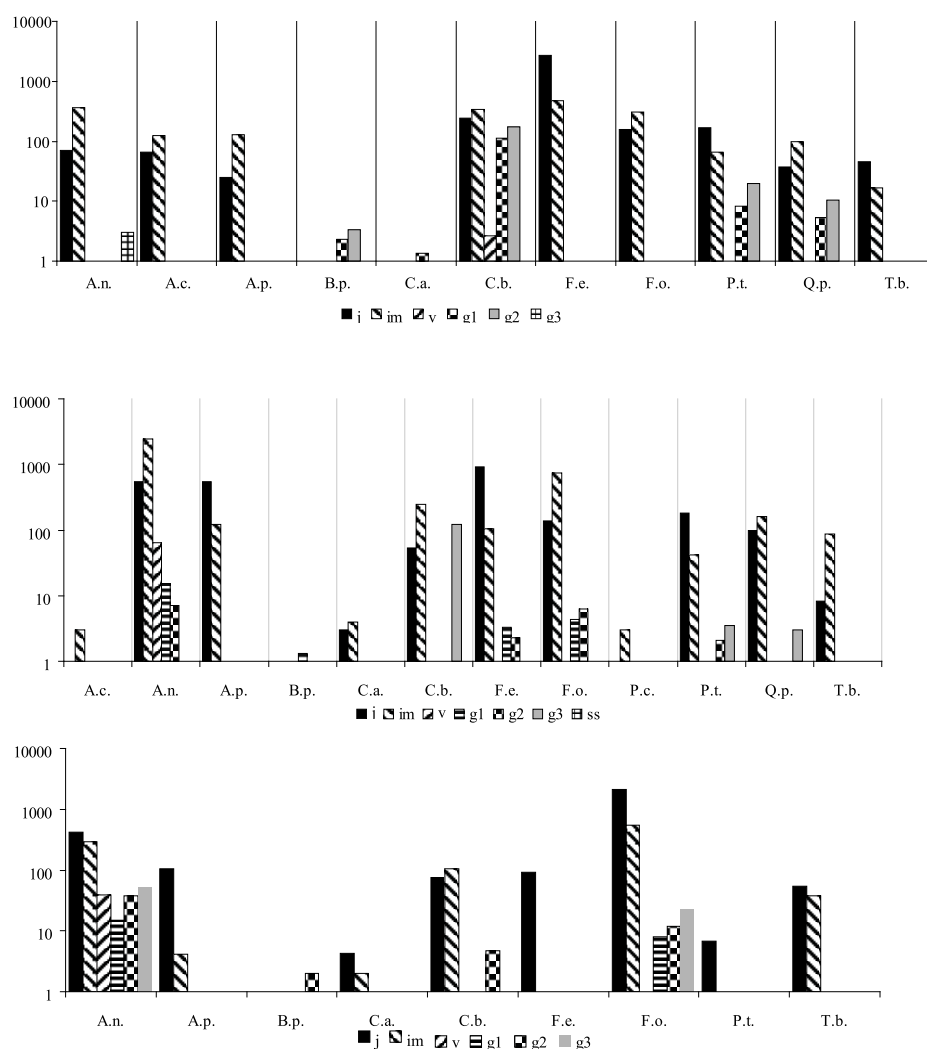


Рисунок 2.2.2. Онтогенетическая структура ценопопуляций деревьев на разных стадиях сукцессии.

По оси абсцисс — онтогенетические состояния видов деревьев, по оси ординат — LgN особей. Стадии сукцессии: А — осиново-грабовые жимолостно-мелкотравные леса (ранняя стадия); Б — буково-пихтово-грабовые мелкотравные леса (переходная); В — буково-пихтовые мертвopoкpoвные леса (терминальная). Виды деревьев: А.н. — *Abies nordmanniana*, А.с. — *Acer campestre*, А.п. — *Acer platanoides*, Б.п. — *Betula pubescens*, С.б. — *Carpinus betulus*, С.с. — *Castanea sativa*, С.а. — *Cerasus avium*, С.м. — *Crataegus monogyna*, F.o. — *Fagus orientalis*, F.e. — *Fraxinus excelsior*, P.t. — *Populus tremula*, P.c. — *Pyrus caucasica*, Q.p. — *Quercus petraea*, T.b. — *Tilia begoniifolia*; онтогенетические состояния особей: j — ювенильное, im — имматурное, v — виргинильное, g1 — молодое генеративное, g2 — зрелое генеративное, g3 — старое генеративное.

Таблица 2.2.1.

Индикаторные виды стадий сукцессии пихтово-букового сукцессионного ряда
Северо-Западного Кавказа

Стадия I			
Вид	Ярус	IV, %	p.value
<i>Populus tremula</i>	A	86,7	0,0001
<i>Primula macrocalyx</i>	C	44,5	0,0226
<i>Vincetoxicum scandens</i>	C	44,5	0,0215
Стадия I+II			
<i>Carpinus betulus</i>	A	99,6	0,0001
<i>Polygonatum orientale</i>	C	94,5	0,0001
<i>Tamus communis</i>	C	94,5	0,0001
<i>Viola odorata</i>	C	88,9	0,0002
<i>Lonicera caprifolium</i>	C	83,4	0,0001
<i>Quercus petraea</i>	C	77,8	0,0004
<i>Platanthera chlorantha</i>	C	72,3	0,0015
<i>Fagus orientalis</i>	B	70,2	0,0168
<i>Luzula pilosa</i>	C	66,6	0,0026
<i>Carex sylvatica</i>	C	55,5	0,0147
<i>Populus tremula</i>	C	50,0	0,0336
Стадия I+III			
<i>Neckera complanata</i>	D	61,5	0,0275
Стадия II+III			
<i>Abies nordmanniana</i>	A	100,0	0,0001
<i>Fagus orientalis</i>	C	84,8	0,0013
<i>Fagus orientalis</i>	A	76,7	0,0001

Вторая (переходная) стадия представлена буково-пихто-грабовым мелкотравьем (или грабовники свежие (Лесной план Краснодарского края на 2009–2018 годы, 2015)) (рис. 2.2.3, вклейка; прил. 2). В возрасте 80–110 лет в древесном ярусе происходит выпадение раннесукцессионных видов деревьев — *Carpinus betulus*, *Populus tremula*, *Quercus petraea*, ива козья (*Salix caprea*), и выход в верхние ярусы поздне-сукцессионных видов — *Fagus orientalis* и *Abies nordmanniana*. Сомкнутость древесного яруса (A) — 0,75–0,90; высота яруса — 26–30 м.

В подлеске (B) преобладает подрост *Abies nordmanniana* (im, v) с обилием 3–4, реже *Fagus orientalis* — 1–2. Единично встречается подрост деревьев *Acer platanoides*, *Carpinus betulus*, боярышник однопестичный (*Crataegus monogyna*), *Quercus petraea*, *Tilia begoniifolia*, каштан посевной (*Castanea sativa*). Подрост этих видов представлен в основном имматурными особями с пониженной и низкой жизненностью. Кустарники в подлеске единичны — *Corylus avellana*, *Rhododendron luteum*, смородина кавказская (*Ribes biebersteinii*) и *Viburnum opulus*. Сомкнутость яруса 0,3–0,7(0,8).

Слабо и неравномерно развит травяно-кустарничковый ярус (C), проективное покрытие — 15–40%. Характерные виды яруса *Athyrium filix-femina*, *Carex sylvatica*, ци-

кламен колхидский (*Cyclamen colchicum*), волчегодник понтийский (*Daphne pontica*), *Lonicera caprifolium*, толстостенка крупнолистная (*Pachyphragma macrophyllum*), купена восточная (*Polygonatum orientale*), *Tamus communis*, *Viola odorata*. Редко встречаются смилакс колючая (*Smilax excels*), осока раздвинутая (*Carex remota*), *Hedera helix*, латук стенной (*Mycelis muralis*), подлесник европейский (*Sanicula europaea*) и др. Хорошо развит подрост деревьев *Abies nordmanniana*, *Acer platanoides*, *Fagus orientalis*, *Fraxinus excelsior*, единично — *Castanea sativa*, *Cerasus avium*.

Моховой ярус (D) локализован на пристволовых повышениях и валеже, редко на почве. Проективное покрытие яруса 5–15%. Повсеместно доминирует *Hypnum cupressiforme*, реже *Leucodon immerses*, *Anomodon attenuates*, хомалотециум филлипинский (*Homalothecium philippeanum*). Крайне редко встречаются *Herzogiella seligeri*, гомалия трихомановидная (*Homalia trichomanoides*), метцгерия вильчатая (*Metzgeria furcata*), *Neckera crispa*, *Pterigynandrum filiforme* и др.

Индикаторными видами ранней и переходной стадии в ярусе А является *Carpinus betulus*, в ярусе В — *Fagus orientalis*, в ярусе С — *Polygonatum orientale*, *Tamus communis*, *Viola odorata*, *Lonicera caprifolium*, *Quercus petraea*, *Platanthera chlorantha*, *Luzula pilosa*, *Carex sylvatica*, *Populus tremula* (табл. 2.2.1).

Ценопопуляция *Abies nordmanniana* характеризуется полночленным незавершенным онтогенетическим спектром, в котором отсутствуют поздние генеративные особи (рис. 2.2.2Б). Прерывистый онтогенетический спектр отмечен для ценопопуляций *Fagus orientalis* и *Fraxinus excelsior*. Для *Betula pubescens* характерен регрессивный онтогенетический спектр. Ценопопуляции *Carpinus betulus*, *Quercus petraea* и *Populus tremula* обладают инвазионно-регрессивным спектром с молодыми и старыми деревьями. Ценопопуляции *Acer campestre* и груши кавказской (*Pyrus caucasica*) отличаются фрагментарными онтогенетическими спектрами, в которых присутствуют только единичные имматурные особи. Это свидетельствует об эпизодическом приживании видов. Инвазионный спектр свойственен ценопопуляциям теневыносливых: *Acer platanoides* и *Tilia begoniifolia*, представленных только молодыми особями.

Пихто-буковые мертвопокровные сообщества **третьей (терминальной) стадии** (или букняки с пихтой свежие (Лесной план Республики Адыгея, 2013)) описаны в верховьях реки Белой (пос. Гузерипль, Республика Адыгея) (рис. 2.2.4, вклейка; прил. 2).

На протяжении всей современной истории эта территория тщательно охранялась, все виды хозяйственной деятельности здесь были запрещены. Территория исследования расположена в Кавказском биосферном заповеднике, созданном в 1924 г. Сам заповедник был образован на землях Великокняжеской Кубанской охоты, где исключительным правом охоты обладали только великие князья. Эти леса характеризуются отсутствием следов рубок и пожара (отсутствуют угли в почве), древесный ярус имеет сложную пространственную структуру, представленную разновозрастными деревьями. Возраст отдельных деревьев пихты превышает 450 лет. В древостое содоминируют только *Fagus orientalis* и *Abies nordmanniana*. Верхний подъярус древостоя представлен исключительно *F. orientalis*, а нижний — *A. nordmanniana* с небольшой примесью *F. orientalis*.

Ярус подлеска и подрост (В) развит слабо, сомкнутость 0,05–0,20. В ярусе доминирует лишь подрост *A. nordmanniana* (им, в), иногда в примеси *F. orientalis*. Сре-

ди кустарников очень редко встречаются *Ribes biebersteinii*, падуб колхидский (*Ilex colchica*) и рододендрон понтийский (*Rhododendron ponticum*).

Травяно-кустарничковый ярус (С) мертвopoкpoвный, проективное покрытие 5–7%. Единично встречается *Athyrium filix-femina*, *Carex sylvatica*, пыльцеголовник красный (*Cephalanthera rubra*), *Fragaria vesca*, *Viola alba*, редко костенец волосовидный (*Asplenium trichomanes*), *Ilex colchica*, ежевика кавказская (*Rubus caucasicus*), грушанка средняя (*Pyrola media*), *Solidago virgaurea*. Многочисленный подрост *Abies nordmanniana*, *Acer platanoides*, *Fagus orientalis*, *Fraxinus excelsior* и *Tilia begoniifolia*.

Моховой ярус (D) локализован на пристволовых повышении, стволах деревьев, валеже и почве. Проективное покрытие 5–10(12)%. Характерные виды *Hypnum cupressiforme*, изотечиум лисохвостоподобный (*Isothecium alopecuroides*), *Leucodon immerses*, *Neckera complanata*, реже встречаются *Anomodon attenuatus*, эуринхиум узко-сетчатый (*Eurhynchium angustirete*), *Neckera crispa*, очень редко — *Anomodon vesiculosus*, *Atrichum undulatum*, *Metzgeria furcata*, *Plagiomnium affine*, порелла (*Porella*) sp.

Индикаторными видами ранней и поздней стадий является один представитель мохообразных — *Neckera complanata*, а переходной и поздней стадии дерева из яруса А — *Abies nordmanniana* и *Fagus orientalis* (табл. 2.2.1).

Полночленным онтогенетическим спектром обладает ценопопуляция *Abies nordmanniana* (рис. 2.2.2В). Ценопопуляция *Fagus orientalis* отличается прерывистым спектром с единичными виргинильными особями. Прерывистый спектр отмечен для ценопопуляции *Carpinus betulus*, особи данного вида с пониженной жизненностью встречаются единично на местах старых окон. Благодаря высокой скорости роста граб быстро занимает освободившиеся участки. Фрагментарный тип спектра имеют ценопопуляции остальных видов: *Acer platanoides*, *Fraxinus excelsior*, *Tilia begoniifolia*, *Cerasus avium* и *Populus tremula*. Это свидетельствует о деградации видового состава древесной синузии в темных буково-пихтовых лесах.

Таким образом, древостой в послерубочных лесах Северо-Западного Кавказа на первом этапе деградации сформирован преимущественно из светолюбивых видов, которые отличаются высокой скоростью роста и большой дальностью разноса семян: *Betula pubescens*, *Carpinus betulus*, *Populus tremula*, *Quercus petraea* и др. Ценопопуляции этих видов, как правило, характеризуются прерывистыми онтогенетическими спектрами и только берёза — регрессивным. Под их пологом к 50–70 годам представлены инвазионные ценопопуляции практически всех потенциальных ценозообразователей. Начиная со второго этапа, доминирование в подросте получают наиболее теневыносливые виды — *Abies nordmanniana* и *Fagus orientalis*. Из-за возрастания их участия в сообществе уменьшается численность ценопопуляций других видов деревьев. На заключительных этапах, когда пихта и бук выходят в верхний ярус, ценопопуляции большинства других видов деревьев становятся фрагментарными и постепенно исчезают. В результате на месте рубок с течением времени сформируются олигодоминантные буково-пихтовые леса. В этих ценозах из-за низкой освещенности восстановление других видов деревьев станет невозможным.

Графики соотношения высоты и окружности стволов деревьев разных видов от 1,5 м высоты на изученных площадках (рис. 2.2.5, вклейка) являются наглядным

примером последовательной смены видового состава деревьев в ходе сукцессии. На ранней стадии осиново-грабовых жимолостно-мелкотравных сообществ в древостое преобладают генеративные деревья *Carpinus betulus* — высотой от 10 до 20 м и диаметром стволов от 30 до 80 см и *Populus tremula* — высотой от 20 до 30 м и диаметром от 100 до 150 см. В подлеске от 1,5 до 5 м единично встречается только подрост *Carpinus betulus*. Позднесукцессионные виды — *Abies nordmanniana* и *Fagus orientalis* встречаются единично и не превышают 1,5 м высоты.

На переходной стадии в пихто-буково-грабовых жимолостно-мелкотравных сообществах происходит (рис. 2.2.5, вклейка) резкое уменьшение числа генеративных деревьев *Carpinus betulus* и *Populus tremula*. Это связано с естественной гибелью деревьев граба и осины, этот процесс сопровождается распадом поколения раннесукцессионных видов и как следствие резким осветлением сообщества. Большинство сохранившихся деревьев граба и осины субсенильные, дуплеватые, с пониженной жизненностью, возрастом 80–90 лет. Генеративные деревья *Abies nordmanniana* и *Fagus orientalis* постепенно выходят в верхний ярус. На переходной стадии наблюдается высотная дифференциация яруса А — бук опережает в росте пихту и занимает верхний подъярус — A_1 , а пихта — нижний A_2 . В условиях повышенной освещенности подрост пихты массово развивается в подлеске до 5 метров высоты. Подрост бука встречается единично. На переходной стадии сохраняются в примеси древесного яруса такие старые раннесукцессионные виды деревьев как *Quercus petraea*, *Betula pubescens* и *Crataegus monogyna*.

На терминальной стадии в пихто-буковых мертвопокровных сообществах (рис. 2.2.5, вклейка) практически все светолюбивые раннесукцессионные виды деревьев отсутствуют. В окнах вывалов деревьев единично встречаются деревья *Carpinus betulus* с пониженной жизненностью. На терминальной стадии происходит окончательная пространственная дифференциация древесного яруса на два подъяруса. Большинство генеративных деревьев бука достигают высоты от 30 до 55 м и имеют диаметр от 100 до 250 см. Большинство генеративных деревьев пихты имеют высоту 25–30 м и диаметр стволов от 50 до 150 см. Необходимо отметить, что на поздней стадии в окнах массово развивается подрост пихты, подрост бука встречается единично.

Условия местообитаний на разных стадиях сукцессии

Многомерный анализ геоботанических описаний, изученных сообществ пихто-букового сукцессионного ряда хвойно-широколиственных лесов Северо-Западного Кавказа позволил установить, что сообщества ранней и средней стадий сукцессии имеют наибольшее сходство как по видовому составу так и по обилию видов по сравнению с сообществами терминальной стадии — на графике (рис. 2.2.6) происходит частичное перекрытие площадок ранней и переходной стадии.

Как видно из графика (рис. 2.2.6) сообщества ранней и переходной стадий сукцессии имеют наибольшее проективное покрытие и сомкнутость ярусов В, С и D, а сообщества терминальной стадии — яруса А. Сообщества терминальной стадии характеризуются наиболее мощным верхним подстилочным подгоризонтом — опада,

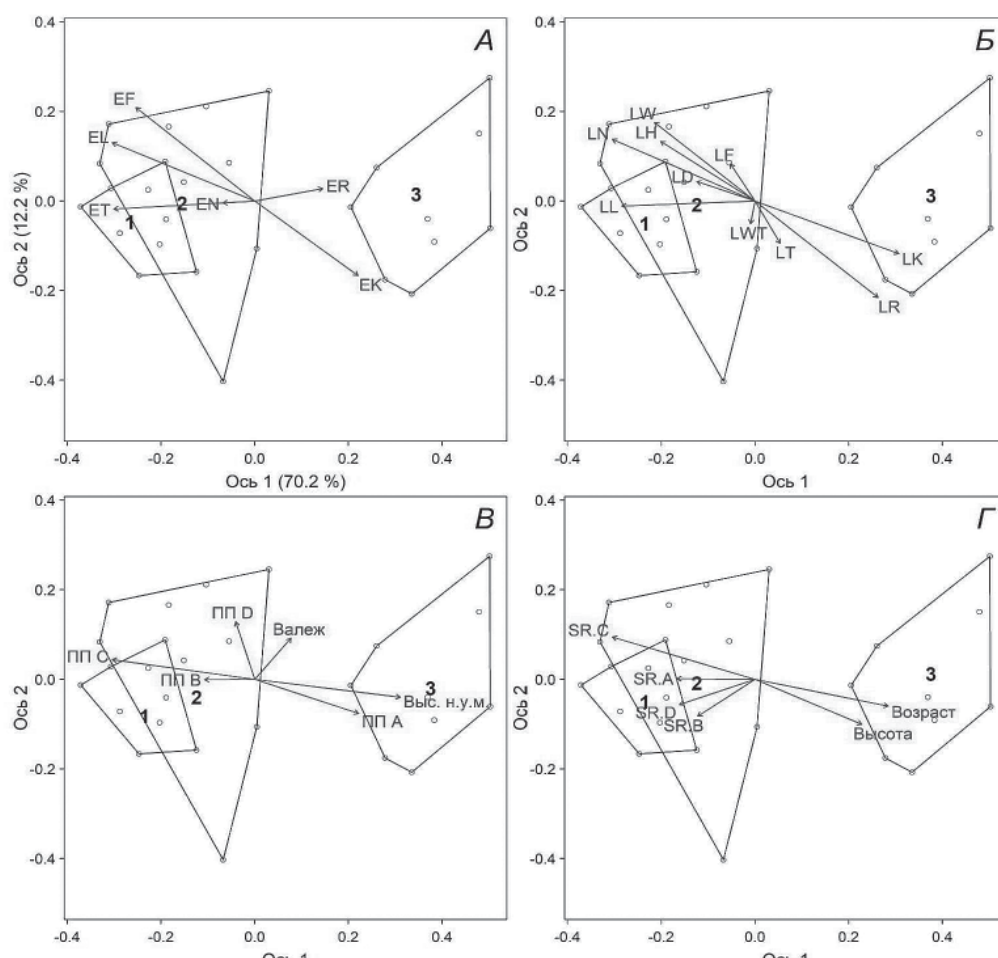


Рисунок 2.2.6. Ординация 27 геоботанических описаний методом неметрического шкалирования.

1, 2, 3 — стадии сукцессии; Шкалы Г. Элленберга: EF — почвенное увлажнение, EL — освещенность, EN — богатства почвы азотом, ER — почвенная кислотность, ET — температура; EK — континентальность и Э. Ландольта; LF — почвенное увлажнение, LL — освещенность, LN — богатства почвы азотом, LR — почвенная кислотность, LT — температура; LK — континентальность; LD — аэрация почвы (механический состав); LW — переменность увлажнения; LWT — глубина корневых систем растений; LH — гумусированность почвы; Возраст — средний возраст деревьев по площадкам, Высота — средняя высота деревьев по площадкам; Выс.н.у.м. — высота участка над уровнем моря; ПП А, ПП В, ПП С, ПП D — проективное покрытие и сомкнутость ярусов А,В,С,Д; SR.A, SR.B, SR.C, SR.D — число видов в ярусах А, В, С, D, соответственно.

набольшей высотой деревьев и максимальным возрастом деревьев. В свою очередь сообщества переходной (93 вида) и ранней (76 видов) стадии характеризуются наибольшими видовым богатством и видовой насыщенностью.

Экологический анализ стадий сукцессии

Анализ сообществ описанных стадий восстановительной сукцессии по экологическим шкалам Г. Элленберга (Ellenberg, 1974, 1996) и Э. Ландольта (Landolt, 1977; Landolt et al., 2010) позволил определить наиболее значимые факторы для функционирования растительности на объектах исследований. По шкале Г. Элленберга это освещенность, температура, увлажнение почвы, кислотность/щелочность и богатство почвы азотом. По шкале Э. Ландольта — освещенность, увлажнение почвы, гумусированность почвы, щелочность/кислотность, температура, переменность увлажнения, богатство почвы азотом, глубина корневых систем растений и континентальность флоры.

На рис.2.2.6 изображены векторы экологических факторов, рассчитанные по шкалам Г. Элленберга и Э. Ландольта, которые наиболее четко отражают экологическую дифференциацию стадий сукцессии. Длина и направление векторов отражают степень корреляции факторов с осями, но не являются регрессионными прямыми.

Многомерный анализ геоботанических описаний разных стадий демулационной сукцессии по экологическим шкалам Г. Элленберга (рис. 2.2.6) позволил выявить приуроченность раннесукцессионных сообществ (осиново-грабовые жимолостно-мелкотравные) и сообществ переходной (буково-пихтово-грабовые мелкотравные) стадий сукцессии к участкам с повышенной освещенностью, низкой кислотностью, высоким увлажнением и богатством почвы азотом по сравнению с сообществами поздней (пихтово-буковые мертвopoкpoвные) стадии. В составе сообществ ранней и переходной стадий больше доля светолюбивых, влаголюбивых, нитрофильных и теплолюбивых средиземноморских и субсредиземноморских видов по сравнению с флорой сообществ поздней стадии.

Анализ геоботанических данных по шкале Э. Ландольта (рис. 2.2.6) также выявил приуроченность сообществ ранней и переходной стадий сукцессии по сравнению с сообществами терминальной стадии к хорошо освещенным участкам с высоким увлажнением, низкой кислотностью и богатыми азотом почвами. Кроме вышеперечисленных показателей по экологической шкале Э. Ландольта выявлено, что описанные сообщества ранней и переходной стадий сукцессии по сравнению с терминальной стадией приурочены к участкам с плохо аэрируемыми и водонепроницаемыми почвами, богатыми гумусом; почвы на участках ранней и переходной стадий сукцессии характеризуются варьирующей влажностью в течение года. Во флоре сообществ ранней и переходной стадий по сравнению с сообществами терминальной стадии выше доля светолюбивых, нитрофильных, влаголюбивых (мезофильных) и теплолюбивых видов, а также видов с глубокой корневой системой.

Обе экологические шкалы имеют существенное сходство по общим экологическим факторам, что подтверждает корректность использования этих шкал для оценки экологических условий изучаемых сообществ.

Экологический и биологический анализ характеристик флоры по системе Э. Ландольта

Список флоры на всех изученных площадках демулационной сукцессии хвойно-широколиственных лесов Северо-Западного Кавказа (прил. 2) насчитывает 78 видов сосудистых растений (67 родов и 43 семейства) и 30 видов мхов и печеночников (25 родов 16 семейств). По числу видов преобладают травы (49 видов, или 63% от общего числа видов списка), деревья (14 видов или 18%) и кустарники (11 видов или 14%).

Используя экологические и биологические характеристики системы Э. Ландольта (Landolt, 1977; Landolt et al., 2010) список флоры изученных площадок был проанализирован по следующим параметрам: структура жизненных форм, жизненная стратегия, резервирование фитомассы, способы распространения семян и опыления.

В структуре жизненных форм (growth forms) анализируемой флоры на ранней и переходной стадиях сукцессии в приблизительно в равных соотношениях преобладают гемикриптофиты, фанерофиты и геофиты (рис. 2.2.7). Доля нанофанерофитов на всех трех стадиях сукцессии меняется от 6 до 11%.

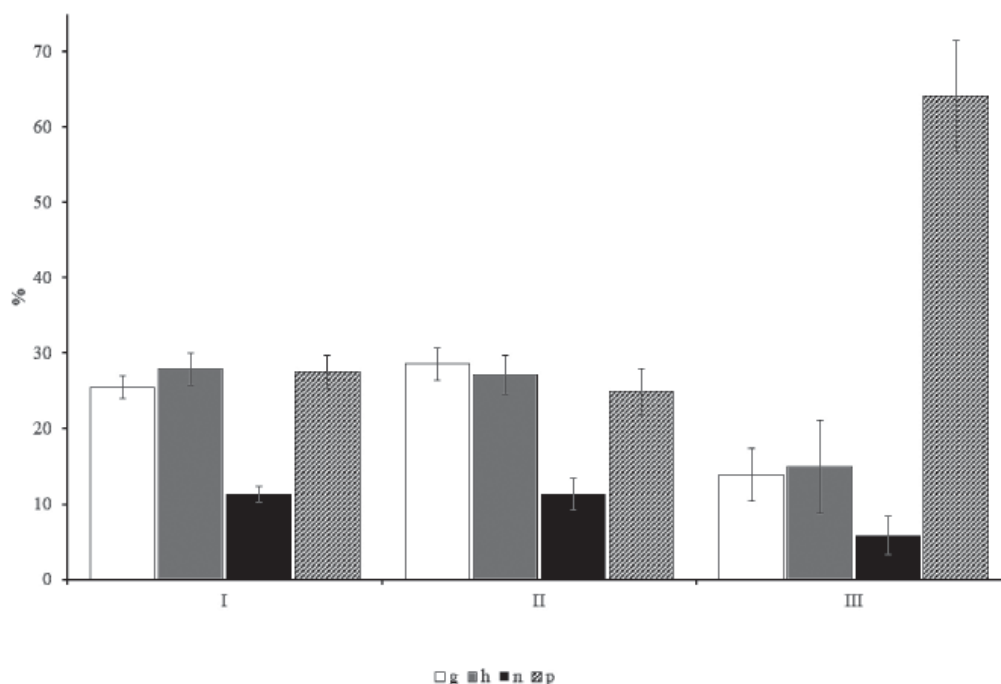


Рисунок 2.2.7. Соотношение жизненных форм (growth forms) на разных стадиях сукцессии.

g — геофиты, h — гемикриптофиты, n — нанофанерофиты, p — фанерофиты; I — ранняя стадия, II — переходная, III — терминальная.

На терминальной стадии резко возрастает доля фанерофитов (с 25% на ранней и переходной до 64% на терминальной). В целом это можно объяснить формированием на заключительной стадии олигодоминантных мертвопокровных сообществ с единичными видами трав и кустарников в напочвенном покрове. Высокая доля деревьев на терминальной стадии объясняется не только резким снижением видового разнообразия трав и кустарников, но и масс-эффектом подроста широколиственных видов деревьев, которые присутствуют на заключительной стадии, но не могут выйти в древесный полог из-за сильного затенения.

По жизненной стратегии (life strategies) почти все виды растений на всех трех стадиях сукцессии (рис. 2.2.8) относятся к группе конкурентов (competitive strategists) — многолетние виды, способные длительно расти в условиях дефицита света (Grime, 1979; 2001; Frank, Klotz, 1990).

Соотношение видов по жизненным стратегиям на ранней и переходной стадиях полностью идентичны, в составе флоры преобладают собственно конкурентные виды (ccc) и стресс-толерантные виды растений (ccs+css), которые способны переносить суровые условия окружающей среды, в большинстве случаев медленно растущие и теневыносливые (Grime, 2001).

На терминальной стадии резко увеличивается доля собственно конкурентных видов (до 69%) и снижается доля стресс-толерантных видов (до 12%). Это можно объяснить резким увеличением на заключительной стадии доли видов деревьев, часто выступающих эдификаторами лесных сообществ. Необходимо отметить, что на всех трех стадиях сукцессии полностью отсутствовали рудеральные виды, на-

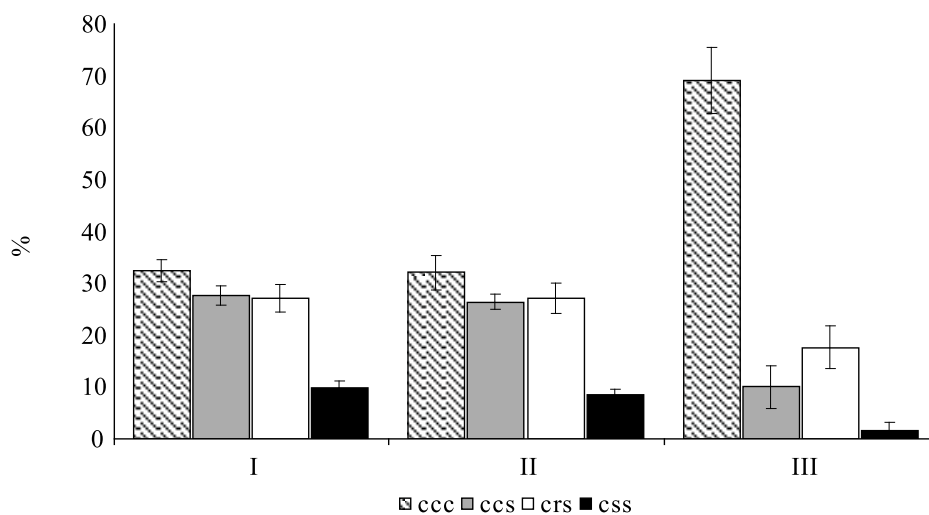


Рисунок 2.2.8. Соотношение видов по жизненной стратегии (life strategies) на разных стадиях сукцессии.

ccc — собственно конкуренты; ccs+css — стресс толеранты; crs — c-r-s стратегия; I — ранняя стадия, II — переходная, III — терминальная.

личие которых в составе флоры определяет степень антропогенного преобразования флоры.

Таким образом, анализ структуры флоры разных стадий сукцессии, описанного пространственно-временного ряда по жизненным стратегиям, подтверждает, что флора этих участков полностью сформирована аборигенными природными видами и не имеет следов синантропизации сообществ.

По резервированию фитомассы или органам хранения (*reserve or storage organs*) (рис. 2.2.9) структура флоры ранней и переходной стадий сукцессии также имеет сильное сходство: в составе флоры преобладают растения с толстым одревесневающим корнем (Wh) и толстым многолетним травянистым корнем или корневищем (Rh). К первой группе относятся древесные растения, а ко второй — травянистые многолетние травы. Высокая доля на ранней и переходной стадиях растений с толстым многолетним корнем или корневищем также может влиять на запас почвенного углерода и азота на ранней и переходной стадиях (табл. 1.2.1). Толстые многолетние корни и корневища травянистых растений вносят значительный вклад в обогащение почвы органическим веществом.

На терминальной стадии по сравнению с ранней и переходной полностью отсутствуют растения с утолщенной надземной биомассой (Sk) и растения, формирующие клубень (Wk). Значительно сокращается доля многолетних травянистых растений образующих толстые подземные корни и корневища (Rh): от 32–34% на ранней и переходной стадии до 12% на терминальной. При этом доля растений с одревес-

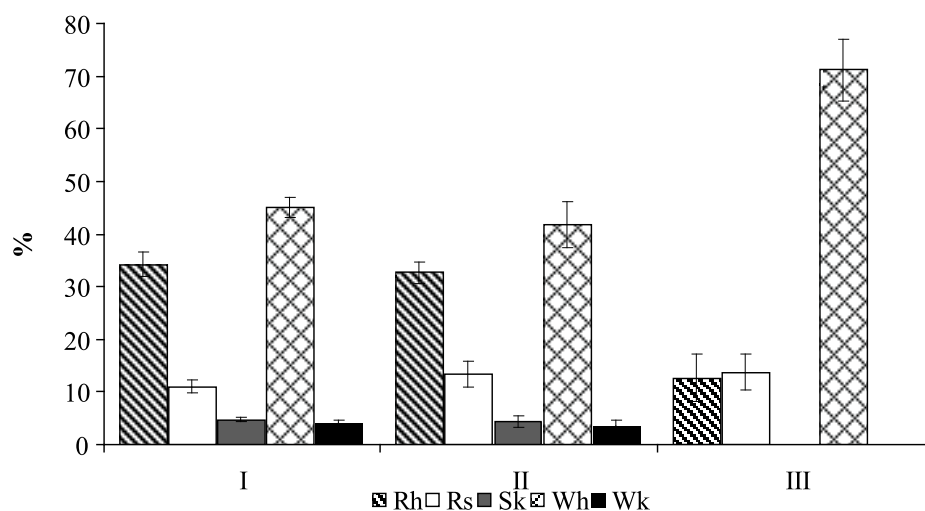


Рисунок 2.2.9. Соотношение видов по резервированию или органам хранения (*reserve or storage organs*) на разных стадиях сукцессии (I — ранняя стадия, II — переходная, III — терминальная).

Rh — многолетние травянистые растения с толстым корнем или корневищем, Rs — растения, не имеющие органов резервирования, Sk — растение с наземным утолщением, Wh — растения с толстым одревесневающим корнем, Wk — растения с клубнем.

невающем корнем (Wh) резко возрастает: от 41–45% на ранней и средней стадиях до 71% на заключительной.

По способу распространения семян (*dispersal of diaspores*) на всех трех стадиях сукцессии преобладают метеохоры (рис. 2.2.10) — растения, семена которых разносятся воздухом. Доля метеохоров неравномерна — на ранней и переходной стадиях — 35–40%, на терминальной — более 60%. На ранней и переходной стадиях также высока доля эндохоров, чьи семена поедаются и проходят через кишечник животных; их доля около 33%.

Необходимо отметить, что на ранней и переходной стадиях по сравнению с терминальной также выше и доля мирмекохоров — растений, чьи семена разносятся муравьями. Это можно объяснить большим разнообразием в напочвенном покрове на ранней и переходной стадиях неморальных видов трав по сравнению с терминальной стадией, где напочвенный покров почти не развит.

На терминальной стадии более чем в 2 раза выше доля болеохоров — растений, семена которых разносятся порывами ветра и доля дизохоров — растений чьи семена распространяются животными, делающих запасы. Высокая доля метеохоров, болеохоров и дизохоров на терминальной стадии объясняется высокой долей древесных растений, чьи плоды и семена приспособлены к распространению ветром и имеют запас питательных веществ, используемых животными в качестве корма.

По способу опыления (*pollination agents*) на всех трех стадиях преобладают анемофильные растения (рис. 2.2.11), их доля на ранней и переходной стадиях близка

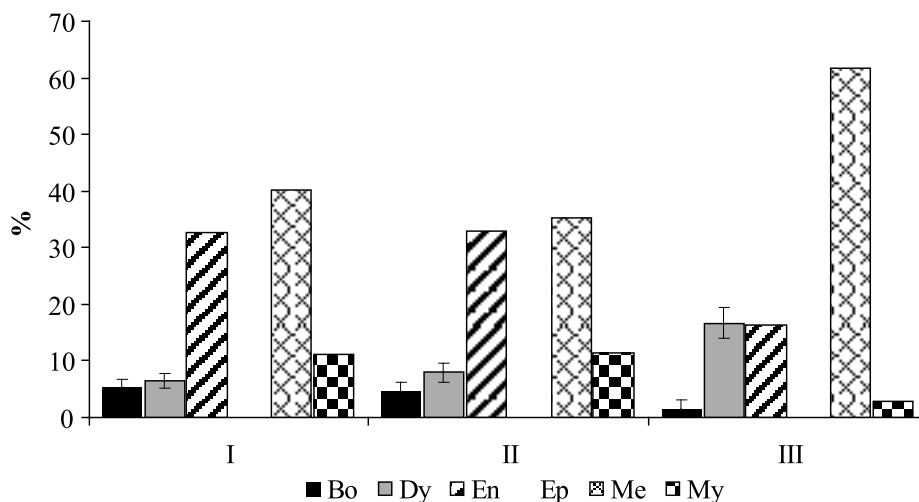


Рисунок 2.2.10. Соотношение видов по способу распространения семян (*dispersal of diaspores*) на разных стадиях сукцессии (I — ранняя стадия, II — переходная, III — терминальная).
Bo — болеохоры, Dy — дизохоры, En — эндохоры, Ep — эпихоры, Me — метеохоры, My — мирмекохоры.

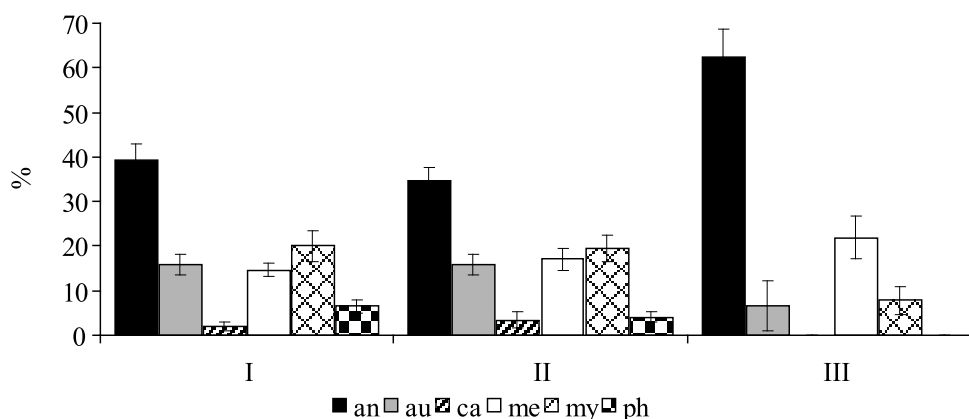


Рисунок 2.2.11. Соотношение видов по способу опыления (pollination agents) на разных стадиях сукцессии (I — ранняя стадия, II — переходная, III — терминальная). an — анемофильные, au — автогамные, ca — опыляющиеся жуками, me — опыляющиеся пчелами и шмелями, my — мирмикофилы, ph — опыляющиеся мухами.

и составляет от 34 до 39%, на терминальной стадии — более 62%. Такая высокая доля анемофильных видов соответствует лесной растительности, в отличие от луговой и лугово-опушечной, где преобладают зоофильные виды. По способу опыления структура флоры ранней и переходной стадий идентична. По сравнению с терминальной стадией на ранней и переходной стадиях выше доля самоопыляющихся растений и растений, опыляемых жуками, молью и мухами, но ниже доля анемофильных растений и растений, опыляемых пчелами.

Таким образом, разносторонний экологический и биологический анализ флоры описанного пространственно-временного ряда по системе Э. Ландольта показывает, что сообщества ранней и переходной стадий практически по всем характеристикам имеют высокую степень сходства. На ранней и переходной стадиях преобладают конкурентные и стресс-толерантные травы с толстыми подземными и надземными органами. Высокая доля зоохорных и зоофильных видов объясняется также высокой долей видов неморальных мелких и средних трав. Сообщества терминальной стадии характеризуются преобладанием древесных конкурентных видов, опыление и разнос диаспор которых осуществляется преимущественно ветром.

Эколого-ценотическая структура

Сравнивая эколого-ценотическую структуру разных стадий, изучаемого сукцессионного ряда хвойно-широколиственных лесов следует отметить высокую долю в составе их флоры мелкотравных и высокотравных групп видов растений (33–55%) (рис. 2.2.12). На всех стадиях сукцессии преобладают бореальные и неморальные виды (86–89%), формирующие основное ядро лесной флоры этой территории.

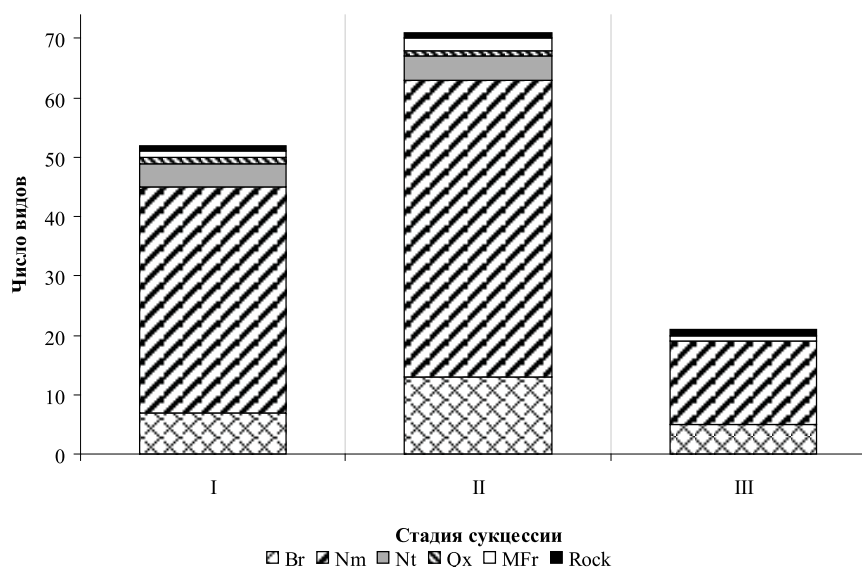


Рисунок 2.2.12. Соотношение эколого-ценотических групп растений на разных стадиях сукцессии (I — ранняя стадия, II — переходная, III — терминальная). Br — бореальные виды; Nm — неморальные; Nt — нитрофильные; Mh — мелкотравные; MFr — лугово-опушечные; Rock — скальные; Qx — байрачные.

Эколого-ценотическая структура осиново-грабовых жимолостно-мелкотравных сообществ ранней стадии имеет значительное сходство с буково-пихтово-грабовыми мелкотравными сообществами переходной стадии сукцессии. На ранней стадии по сравнению с переходной стадией выше доля высокотравных и скальных видов, среди которых преобладают светолюбивые виды. На переходной стадии выше доля мелкотравных видов и кустарников, представлены виды ранней и поздней стадий сукцессии.

Пихтово-буковые мертвopoкpoвные сообщества поздней стадии отличаются как самые маловидовые (22 вида) олигодоминантные сообщества. По числу видов в составе растительных сообществ на поздней стадии преобладают неморальные и бореальные деревья (8 видов), из которых *Abies nordmanniana* и *Fagus orientalis* являются главными эдификаторами, остальные виды деревьев встречаются в подлеске единично. Переход к заключительной стадии происходит после полного выпадения из древесного яруса всех светолюбивых видов. На поздней стадии высота древесного полога увеличивается до $53 \pm 12,5$ м. Сильное затенение напочвенного покрова приводит к формированию метрoпoкpoвных сообществ. Мелкотравные и высокотравные виды встречаются единично в редких окнах древесного яруса. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса составляет 3–5(8)%.

Запас древесины и возраст деревьев

Важным показателем для оценки восстановительной сукцессии растительных сообществ и динамики запаса углерода в условиях Северо-Западного Кавказа является абсолютный возраст деревьев и общий запас стволовой древесины на разных стадиях развития древостоя (рис. 2.2.13). В осиново-грабовых жимолостно-мелкотравных сообществах ранней стадии максимальный возраст деревьев отмечен для *Populus tremula* (65 лет), *Carpinus betulus* (54 лет), *Quercus petraea* (55 лет), *Fagus orientalis* (45 лет) и *Cerasus avium* (43 года) при средней высоте древесного яруса $22 \pm 3,7$ м. Абсолютный возраст доминантов древесного яруса сопоставим, поэтому можно утверждать, что эти раннесукцессионные сообщества представляют собой первое поколение деревьев демутационной сукцессии. Средний запас стволовой древесины составляет 293 ± 34 м³/га, из которых около 75% составляет запас *Carpinus betulus* и около 20% — *Populus tremula*, на долю остальных видов приходится менее 5%.

Полная смена осиново-грабовых жимолостно-мелкотравных сообществ ранней стадии на буково-пихтово-грабовые мелкотравные сообщества переходной стадии происходит ориентировочно в возрасте 80–110 лет, когда средняя высота древостоя достигает 30–35 м. В сообществах этой стадии происходит постепенное выпадение раннесукцессионных видов, поэтому максимальный абсолютный возраст деревьев имеют поздне-сукцессионные виды *Abies nordmanniana* — 94 года и *Fagus orientalis* — 91 год. Максимальный возраст раннесукцессионных видов деревьев составляет 60–90 лет — *Populus tremula* (88 лет), *Carpinus betulus* (80 лет), *Cerasus avium* (55 год). Все раннесукцессионные виды деревьев имеют пониженную жизнеспособность, их онтогенетические спектры прерывистые и инвазионно-регрессивные, эти деревья постепенно отмирают и выпадают из состава сообщества (Горнов и др., 2018). Средний запас стволовой древесины составляет 319 ± 87 м³/га, при этом на долю *Carpinus betulus* приходится от 40 до 50% всего запаса древесины, *Abies nordmanniana* — 20–30% и *Fagus orientalis* — 20–25%.

В старовозрастных буково-пихтово-грабовые мелкотравные сообщества переходной стадии сукцессии полностью сменяются пихтово-буковыми мертвopoкpoвными сообществами поздней стадии. Полночленный онтогенетический спектр имеется лишь у *Abies nordmanniana*, у *Fagus orientalis* спектр прерывистый (Горнов и др., 2018), что можно объяснить способностью подростка бука в условиях крайне низкой освещенности долго находиться в имматурном состоянии, не переходя в виргинильное (Helliwell, 2012). При увеличении уровня освещенности в условиях оконной динамики подрост бука быстро выходит в верхний древесный ярус, обгоняя в росте пихту (Ammer et al., 2008). Максимальный абсолютный возраст *Abies nordmanniana* достигает 327 лет (на соседних участках до 450 лет), а *Fagus orientalis* — 186 лет. На поздней стадии резко увеличивается средний запас стволовой древесины (рис. 2.2.13) до 1097 ± 265 м³/га за счет резкого увеличения высоты древесного полога — до 60 м и увеличения их диаметра. При этом в буково-пихтовых мертвopoкpoвных сообществах поздней стадии на долю *Fagus orientalis* приходится от 66 до 82% всего запаса стволовой древесины, а *Abies nordmanniana* — от 16 до 32%.

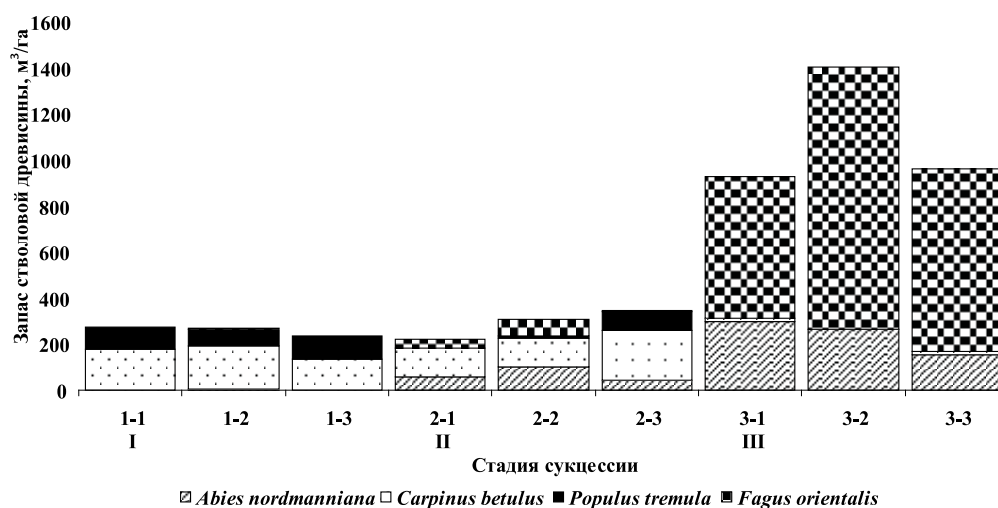


Рисунок 2.2.13. Запас древесины на разных стадиях сукцессии по видам деревьев, в м³/га 1-1, 1-2, 1-3 — площадки первой стадии сукцессии (I); 2-1, 2-2, 2-3 — второй (II); 3-1, 3-2, 3-3 — третьей (III).

Таким образом, в поздне-сукцессионных лесах Северо-Западного Кавказа при переходе от средней к поздней стадии демулационной сукцессии в возрасте 150–180 лет происходит значительное депонирование углерода за счет резкого увеличения общего запаса стволовой древесины.

Выводы

1. Демулационная послерубочная сукцессия хвойно-широколиственных лесов Северо-Западного Кавказа представлена следующими сообществами: (I) ранняя стадия — осиново-грабовые жимолостно-мелкотравные сообщества с максимальным возрастом деревьев не более 65 лет; (II) переходная стадия — бук-пихто-грабовые мелкотравные сообщества с максимальным возрастом деревьев не более 95 лет и (III) терминальная стадия — пихто-бук-мертвопокровные сообщества с максимальным возрастом деревьев более 450 лет.

2. Ранняя стадия демулационной сукцессии хвойно-широколиственных лесов Северо-Западного Кавказа представлена раннесукцессионными светолюбивыми видами деревьев — *Carpinus betulus*, *Populus tremula*, *Quercus petraea*, *Betula pubescens*, *Cerasus avium*. Ценопопуляции этих видов, как правило, характеризуются прерывистыми онтогенетическими спектрами и только берёза — регрессивным. Начиная со второго этапа, доминирование в подросте получают наиболее теневыносливые виды — *Abies nordmanniana* и *Fagus orientalis*. На заключительных этапах, когда пихта и бук выходят в верхний ярус, ценопопуляции большинства других

видов деревьев становятся фрагментарными и постепенно исчезают. В результате на месте рубок с течением времени сформируются олигодоминантные буково-пихтовые леса. В этих ценозах из-за низкой освещенности восстановление других видов деревьев станет невозможным.

3. В ходе демулационной сукцессии хвойно-широколиственных лесов Северо-Западного Кавказа происходит нелинейное изменение показателей видового богатства и видовой насыщенности: по мере прохождения сукцессии видовое разнообразие видовая насыщенность сначала увеличивается, а затем падает. Такое изменение показателей разнообразия полностью соответствует так называемому «парадоксу падения видового разнообразия при достижении климакса». В хвойно-широколиственных лесах Северо-Западного Кавказа, формирующихся в условиях выровненного рельефа, размер окон, создающихся в результате выпадения старых деревьев бука и пихты, оказался недостаточным для развития светолюбивой флоры, поскольку высота верхнего древесного яруса превышает 50–60 м, что создает сильное боковое затенение в окнах. Поэтому на терминальной стадии здесь формируются маловидовые олигодоминантные пихто-буковые сообщества.

4. Невыраженность оконной динамики в старовозрастных хвойно-широколиственных лесах Северо-Западного Кавказа на участках с выровненным рельефом связана со слабым влиянием экзогенных факторов, таких как сели, лавины, камнепады и осыпи, которые выступают главными драйверами формирования окон лесной растительности на склонах.

5. Многомерный анализ геоботанических описаний разных стадий демулационной сукцессии по экологическим шкалам Г. Элленберга выявил приуроченность раннесукцессионных сообществ к участкам с повышенной освещенностью, низкой кислотностью, высоким увлажнением и богатством почвы азотом по сравнению с сообществами переходной и поздней стадий. Сообщества поздней стадии приурочены к кислым и бедным азотом почвам с преобладанием теневыносливых и холодостойких видов растений. Сообщества переходной стадии занимают промежуточное положение между сообществами ранней и поздней стадий по экологическим шкалам.

6. Экологический и биологический анализ флоры представленного пространственного-временного ряда хвойно-широколиственных лесов Северо-Западного Кавказа по системе Э. Ландольта показывает, что сообщества ранней и переходной стадий практически по всем характеристикам имеют высокую степень сходства. На ранней и переходной стадиях преобладают конкурентные и стресс-толерантные травы с толстыми подземными и надземными органами. Высокая доля зоохорных и зоофильных видов объясняется также высокой долей видов неморальных мелких и средних трав. Сообщества терминальной стадии характеризуются преобладанием древесных конкурентных видов, опыление и разнос диаспор которых осуществляется преимущественно ветром.

7. Анализ эколого-ценотической структуры растительных сообществ на разных стадиях сукцессии позволил установить, что в горных лесах Северо-Западного Кавказа на поздней стадии сукцессии структура ЭЦГ упрощается, что приводит к формированию олигодоминантных мертвopoкpовных сообществ. На ранней и переходной стадиях выше доля неморальных, нитрофильных и лугово-опушечных видов,

отмечено присутствие байрачных видов, на терминальной — значительно возрастает доля бореальных видов, резко снижается доля лугово-опушечных и нитрофильных видов, полностью отсутствуют байрачные виды.

8. В ходе восстановительной сукцессии в хвойно-широколиственных лесах Северо-Западного Кавказа на поздней стадии происходит резкое увеличение размеров деревьев и общего запаса стволовой древесины — бук достигает высоты 60 м, а общий запас стволовой древесины — 1097 ± 265 м³/га. При этом на терминальной стадии в буково-пихтовых мертвopoкpoвнoмy cooбщecтвaм нa дoлю бyкa пpиxoдитcя бoлee 2/3 oт oбщeгo зaпaca cтвoлoвoй дpeвecины, a пихты — менее 1/3.

Оценка сукцессионного статуса лесов Брянского полесья

Леса Брянского полесья с давних времен подвергались хозяйственной деятельности. В результате этого современный лесной покров территории представлен вторичными сообществами, находящимися на различных стадиях восстановительных сукцессий (Евстигнеев, 2009). Для изучения механизмов поддержания биологического разнообразия лесов и оценки их экосистемных функций, в том числе аккумуляции углерода, необходимо установить сукцессионный статус сообществ. Высокая актуальность этой задачи обусловлена появлением работ, показывающих, что старовозрастные леса продолжают накапливать углерод (Luysaert et al., 2008; Lewis et al., 2009; Stephenson et al., 2014).

Для Брянского полесья охарактеризованы сукцессионные стадии формирования хвойно-широколиственных лесов на месте сосняков, расположенных в пределах задровых местностей (Евстигнеев, Коротков, 2013; Evstigneev, Korotkov, 2016). Авторы показали, что на начальной стадии сукцессии ведущая роль в структурно-функциональной организации лесов принадлежит экотопу: на повышенных относительно сухих участках рельефа формируются сосняки зеленомошные, на относительно влажных склонах грив — сосняки долгомошные. На промежуточных стадиях сукцессии экотопическая мозаика усложняется растительным узором, который создают животные — разносчики диаспор. На заключительной стадии на мозаику, обусловленную экотопом и животными, накладывается мозаика, создаваемая деревьями: на месте гибели старых деревьев появляются «окна», которые зарастают подростом позднесукцессионных видов. В результате на месте монодоминантных сосняков формируются полидоминантные леса. Оценки проводились с использованием следующих индикаторов: полнота видового состава древесной синузии, парцеллярная структура древостоя, полнота видового состава и эколого-ценотического разнообразия сосудистых растений. При этом результаты анализа онтогенетической структуры ценопопуляций деревьев не представлены.

Цель работы — дать оценку сукцессионного статуса хвойно-широколиственных лесов Брянского полесья на разных стадиях послерубочной сукцессии с использованием популяционного подхода. Помимо оценки популяционно-демографического состояния древесных видов в соответствии с рекомендациями О.В. Смирновой (2004) учитывались особенности видового и структурного разнообразия сообществ.

Оценка сукцессионного статуса хвойно-широколиственных лесов на основе популяционного подхода

Для оценки динамики хвойно-широколиственных лесов Брянского полесья выбран сукцессионный ряд формирования полидоминантных широколиственных лесов с елью на вершинах грив задровых местностей заповедника «Брянский лес». Этот ряд состоит из трех стадий (Горнов и др., 2018). Первая стадия представлена сосняками кустарничково-зеленомошными бореальнотравными (возраст древостоя — 40–60 лет), вторая — смешанными лесами с сосной, елью, дубом и др. неморально-бореальнотравными (возраст древостоя 70–110 лет), третья — широколиственными лесами с елью неморальнотравными (возраст древостоя более 120 лет). Детальное изучение почв этих лесов выявило несколько экотопических различий между сообществами. Во-первых, на промежуточной стадии сукцессии в почвообразующих породах более высокая доля глинистых частиц: здесь она достигает 3%. При этом на ранней и поздней стадиях доля глинистых частиц не превышает 1%. Во-вторых, на промежуточной стадии сукцессии в почвообразующих породах оказалось выше содержание железа и некоторых других элементов (табл. 1.1). В-третьих, почвы лесов поздней стадии отличаются мощным элювиальным горизонтом. Это может свидетельствовать о формировании здесь несколько иного водного режима, чем на других стадиях. Перечисленные экотопические особенности, по нашему мнению, не значительно влияют на состав древесной синузии исследуемых лесов. Известно, что деревья отличаются широкими экологическими амплитудами и могут нивелировать действие экотопа (Погребняк, 1968; Цыганов, 1983). Например, дуб черешчатый в долинах рек формирует древостой в местообитаниях с разным режимом поемности: как на высоких редко заливаемых участках, так на средне- и краткопоемных территориях (Денисов, 1963; Евстигнеев и др., 1993). Еловые леса формируются и на относительно сухих песчаных, и на влажных глинистых, и на переувлажненных заболоченных почвах (Рысин, Савельева, 2002; Орлова и др., 2012; Евстигнеев, Горнова, 2017; Морозова и др., 2017). С нашей точки зрения наиболее важным фактором, определяющим структуру лесов, выступает популяционная стратегия деревьев — способность вида господствовать или занимать подчиненное положение, которая выработалась в доагрокультурных климаксовых ценозах (Восточноевропейские..., 2004). В качестве интегральных фитоценологических значимых популяционных стратегий деревьев выступают конкурентоспособность, толерантность и реактивность (Евстигнеев, 2004). *Конкурентоспособность* — способность видов создавать и контролировать среду в сообществе, а также подавлять другие организмы вследствие высокой энергии жизнедеятельности и большой интенсивности использования среды. *Толерантность* — способность видов длительно существовать на территории, занятой другими организмами, за счет максимального снижения энергии жизнедеятельности. *Реактивность* — способность видов к максимально быстрому освоению освободившихся ресурсов в сообществе за счет быстрого роста и значительного репродуктивного усилия. Эти интегральные свой-

ства характерны каждому виду, но проявляются они в разной степени, поскольку основываются на биологических и экологических свойствах видов. Экологические свойства определяют требования к условиям среды, а биологические особенности способ и характер использования этих ресурсов. О.И. Евстигнеевым (2004) проведен анализ биологических черт деревьев, позволивший распределить виды в поведенческом пространстве по градиентам интегральных свойств. Им показано, что в равнинных лесах европейской части России большей конкурентоспособностью отличаются дуб черешчатый (*Quercus robur*), ель европейская (*Picea abies*), ясень высокий (*Fraxinus excelsior*) и сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*). Рассмотрим особенности динамики лесов, в которых доминируют эти виды древесных растений, с популяционных позиций.

Сосняки кустарничково-зеленомошные бореальнотравные представлены культурами сосны (рис. 2.1.3, вклейка).

Возраст древостоя составляет 40–60 лет. Запас стволовой древесины составляет 290–385 куб. м на га. Сомкнутость древесного яруса — 50–70%. В древостое доминирует *Pinus sylvestris*, реже встречается берёза пушистая (*Betula pubescens*), единично отмечены особи *Quercus robur*. Средняя сомкнутость яруса кустарников и подроста деревьев — 20%. Подрост формируют *Picea abies*, *Quercus robur*, *Betula pubescens* и др. Из кустарников встречаются крушина ломкая (*Frangula alnus*) и ракитник русский (*Chamaecytisus ruthenicus*). Среднее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса — 45%. В нем преобладают бореальные лесные и опушечные виды. К первым относятся ожика волосистая (*Luzula pilosa*), марьянник луговой (*Melampyrum pratense*), черника обыкновенная (*Vaccinium myrtillus*) и др., а ко вторым — вереск обыкновенный (*Calluna vulgaris*), овсяница овечья (*Festuca ovina*), брусника обыкновенная (*Vaccinium vitis-idaea*) и др. (табл. 2.3.1, 2.3.2; прил. 3). Благодаря относительно высокому световому довольствию под пологом сосны (рис. 2.3.2, вклейка) здесь встречаются луговые травы: земляника лесная (*Fragaria vesca*), ястребинка зонтичная (*Hieracium umbellatum*), горичник горный (*Peucedanum oreoselinum*) и др. Видовая насыщенность в исследуемых лесах составляет от 10 до 19 видов сосудистых растений на 400 кв. м. Всего на одиннадцати площадках встречено 29 видов сосудистых растений (табл. 2.3.1). Покрытие зеленых мхов на почве, для которых так же важен свет, достигает 90%. Среди них доминируют почвенные мхи: дикранум многоножковый (*Dicranum polysetum*), гилокомниум блестящий (*Hylocomium splendens*) и плевроциум Шребера (*Pleurozium schreberi*) (прил. 4). Отмечены виды, растущие на основаниях стволов деревьев и валежнике: калликладиум Холдейна (*Callicladium haldanianum*), дикранум горный (*Dicranum montanum*), плагиотечиум яркий (*Plagiothecium laetum*), стереодон бледнеющий (*Stereodon pallescens*) и др. В этих ценозах встречается единичный валежник сосны на начальных стадиях разложения. По эколого-флористической классификации сосняки отнесены к ассоциации *Vaccinio vitis-idaee-Pinetum sylvestris* Caj. 1921. Согласно определителю типов леса Европейской России (Заугольнова, Мартыненко, 2012) сообщества диагностируются как сосняки кустарничково-зеленомошные.

Таблица 2.3.1.

Характеристика флористического разнообразия сообществ разных стадий сукцессии

Показатели	Сосняки кустарничково- зеленомошные бореальнотравные	Смешанные леса с сосной, елью, дубом и др. неморально- бореальнотравные	Широколиственные леса с елью неморальнотравные
Число площадок	11	11	11
Показатели разнообразия			
Среднее число видов в ярусе А ($M \pm m_M$)	1,6 $\pm$ 0,15	5,0 $\pm$ 0,13	5,5 $\pm$ 0,21
Диапазон числа видов в ярусе А	1–2	4–6	4–6
Видовое богатство в ярусе А	3	7	8
Среднее число видов в ярусе В ($M \pm m_M$)	3,9 $\pm$ 0,21	4,3 $\pm$ 0,47	5,4 $\pm$ 0,43
Диапазон числа видов в ярусе В	3–5	2–7	3–8
Видовое богатство в ярусе В	6	9	12
Среднее число видов в ярусе С ($M \pm m_M$)	12,5 $\pm$ 0,78	20,5 $\pm$ 0,64	33,5 $\pm$ 0,74
Диапазон числа видов в ярусе С	9–16	18–25	30–38
Видовое богатство в ярусе С	26	43	63
Среднее число видов в ярусе D ($M \pm m_M$)	2,6 $\pm$ 0,19	1,5 $\pm$ 0,61	0,0 $\pm$ 0,00
Диапазон числа видов в ярусе D	2–3	0–7	0–0
Видовое богатство в ярусе D	3	11	0
Среднее число видов в ярусах А, В, С ($M \pm m_M$)	14,4 $\pm$ 0,19	22,9 $\pm$ 0,69	34,9 $\pm$ 0,68
Диапазон числа видов в ярусах А, В, С	10–19	20–26	32–39
Видовое богатство в ярусах А, В, С	26	45	64
Среднее число видов в ярусах А, В, С, D ($M \pm m_M$)	17,0 $\pm$ 0,94	24,5 $\pm$ 1,06	34,9 $\pm$ 0,68
Диапазон числа видов в ярусах А, В, С, D	13–22	21–33	32–39
Видовое богатство в ярусах А, В, С, D	29	56	64

По особенностям онтогенетической структуры ценопопуляции деревьев делятся на несколько групп. К первой группе относятся *Pinus sylvestris* и *Betula pubescens*. Береза проникла в сообщество на начальных стадиях развития культур сосны. К настоящему времени береза и культуры сосны сформировали древостой, в котором особи дифференцированы на три онтогенетических состояния: виргинильное (v), молодое генеративное (g_1) и средневозрастное генеративное g_2 (рис. 2.3.3, вклейка).

Таблица 2.3.2.

Число видов сосудистых растений (и доля %) разных эколого-ценотических групп
в сообществах разных стадий сукцессии

Эколого-ценотическая группа	Сосняки кустарничково- зеленомошные бореальнотравные	Смешанные леса с сосной, елью, дубом и др. неморально- бореальнотравные	Широколиственные леса с елью неморальнотравные
Бореальная лесная	10 (37)	13 (29)	10 (16)
Бореальная опушечная (боровая)	7 (26)	5 (11)	1 (1)
Неморальная лесная	4 (15)	24 (54)	44 (70)
Неморальная опушечная	1 (3)	1 (2)	1 (2)
Черноольховая лесная	0 (0)	0 (0)	3 (5)
Черноольховая опушечная	0 (0)	0 (0)	3 (5)
Сухо-луговая	4 (15)	1 (2)	0 (0)
Влажно-луговая	0 (0)	1 (2)	1 (1)
Сфагновая болотная	1 (4)	0 (0)	0 (0)

Старые генеративные (g_3) особи отсутствуют, поскольку в это состояние береза переходит приблизительно в 70 лет, а сосна — после 100 лет (Евстигнеев, 2014). Под пологом древостоя сформировался подрост из имматурных (im) особей сосны и березы. Ювенильные (j) растения отсутствуют, поскольку семена прорастают не ежегодно, а появившиеся особи быстро переходят в im -состояние. Ко второй группе принадлежат *Picea abies*, *Quercus robur* и рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia*). Их ценопопуляции инвазионного типа: в спектрах представлено большое число прегенеративных особей и небольшое число g_1 -деревьев. Под пологом сосны подрост ели, дуба и рябины появился первым. Это связано с тем, что их семена разносятся ветром (ель) и животными (дуб, рябина) на относительно большое расстояние — до 500 м и более (Евстигнеев и др., 2013, 2017). Третью группу представляет клен остролистный (*Acer platanoides*). Его ценопопуляция, в которой представлены единичные im -особи, отличается онтогенетическим спектром фрагментарного типа. Небольшое участие клена в сообществе определяется тем, что радиус разнота его семян значительно меньше (200 м), чем у дуба, рябины и ели. Ограниченный видовой состав деревьев, а также структура их ценопопуляций, свидетельствуют, что сообщество находится на начальной стадии восстановительной сукцессии.

Смешанные леса с сосной, елью, дубом и др. неморально-бореальнотравные — следующая стадия развития сосняков кустарничково-зеленомошных бореальнотравных на вершинах грив зандровых местностей (рис. 2.3.4, вклейка).

Возраст древостоя 70–120 лет. Запас стволовой древесины выше, чем в сосняках и составляет 492–671 куб.м на га. Сомкнутость древесного яруса — 70–90%, он сформирован семью видами. Сосна по-прежнему встречается в древостое, но некоторые экземпляры выпадают. В ярусе деревьев высоко участие *Picea abies*, *Quercus robur*, *Betula pubescens*, липы сердцевидной (*Tilia cordata*), реже встречаются *Acer platanoides* и осина обыкновенная (*Populus tremula*). Средняя сомкнутость яруса кустарников и подроста деревьев составляет 45%. В подросте преобладает *Tilia cordata*, меньше участие *Acer platanoides*, *Picea abies*, *Quercus robur*, единично встречается *Populus tremula* и вяз голый (*Ulmus glabra*). В синузии кустарников отмечены *Frangula alnus* и лещина обыкновенная (*Corylus avellana*). Среднее проективное покрытие травяного яруса около 50%. В нем доминируют неморальные виды: осока пальчатая (*Carex digitata*), осока волосистая (*C. pilosa*), ландыш майский (*Convallaria majalis*), яснотка пятнистая (*Lamium maculatum*), звездчатка жестколистная (*Stellaria holostea*). Еще высоко участие бореальных растений: *Luzula pilosa*, майник двулистный (*Maianthemum bifolium*), костяника (*Rubus saxatilis*), золотарник обыкновенный (*Solidago virgaurea*). По сравнению с сосняками увеличивается видовая насыщенность: на 400 кв.м насчитывается от 20 до 26 видов сосудистых растений. Всего на одиннадцати площадках встречено 56 видов сосудистых растений (табл. 2.3.1, прил.5). В связи с увеличением сомкнутости верхних ярусов покрытие почвенных мохообразных уменьшается до 1–15%. Среди них преобладают атрихум волнистый (*Atrichum undulatum*), брахитеций неровный (*Brachythecium salebrosum*), *Pleurozium schreberi* и др. (прил. 4). Увеличивается участие видов, растущих на основаниях стволов деревьев и валежнике: *Brachythecium salebrosum*, *Dicranum montanum*, лофоколеа разнолистная (*Lophocolea heterophylla*), *Plagiothecium laetum*, *Stereodon pallescens* и др. В этих ценозах чаще встречается валежник сосны и березы, находящийся на начальных и промежуточных стадиях разложения, единично — на конечных стадиях. Ветровально-почвенные комплексы возникают редко, деревья в основном подвергаются слому. По эколого-флористической классификации лесные сообщества принадлежат ассоциации *Vaccinio myrtilli-Quercetum roboris* Bulokhov et Solomeshch 2003. Согласно определителю типов леса Европейской России (Заугольнова, Мартыненко, 2012) сообщества отнесены к соснякам сложным с липой и дубом.

У ценопопуляций *Pinus sylvestris* и *Betula pubescens* онтогенетический спектр прерывистый правосторонний, в нем отсутствуют прегенеративные растения (рис. 2.3.5, вклейка). Из-за высокой сомкнутости древесного полога в сообществе нет возобновления этих видов. *Acer platanoides*, *Picea abies*, *Populus tremula*, *Quercus robur* и *Tilia cordata* постепенно внедрились в сообщество и сформировали смешанный древостой. Их ценопопуляции характеризуются полночленным левосторонним онтогенетическим спектром (представлены все или почти все онтогенетические состояния). В ценопопуляциях быстрорастущих теневыносливых липы и клена (Погребняк, 1968) не успели появиться только старые деревья: g_3 и сенильные (s). В ценопопуляции дуба нет g_3 -особей и мала численность im -растений при высокой численности j . Семена дуба прорастают и развиваются до j -особей, но из-за нехватки света под пологом сомкнутого древостоя большая их часть погибает. Особи *Fraxinus excelsior* и *Ulmus glabra* недавно внедрились в сообщество. К этому вре-

мени они сформировали ценопопуляции инвазионного типа, в спектрах которых представлены только *j*- и *im*-растения (рис. 2.3.5, вклейка). Такое позднее внедрение объясняется двумя причинами: во-первых, малым числом плодоносящих деревьев ильма и ясеня на территории задровой местности (Евстигнеев, 2004); во-вторых, небольшим радиусом диссеминации этих видов по сравнению с дубом, рябиной и елью (Евстигнеев и др., 2013, 2017).

Широколиственные леса с елью неморальнотравные — продвинутая стадия развития растительности на вершинах грив задровых местностей при отсутствии антропогенных воздействий на протяжении длительного времени (рис. 2.3.6, вклейка).

Возраст древостоя более 120 лет. Запас стволовой древесины ниже, чем в предыдущих сообществах и составляет 371–498 куб. м на га. Это обусловлено тем, в лесах постепенно выпадают старые деревья и формируются прорывы (окна) в пологе древостоя. В результате появляются ветровально-почвенные комплексы (рис. 2.3.7, вклейка).

Валежник находится на разных стадиях разложения. Древесный ярус полидоминантный, его сомкнутость составляет 60–90%. В древостое содоминируют *Quercus robur*, *Picea abies*, *Acer platanoides*, *Tilia cordata*, *Fraxinus excelsior* и *Ulmus glabra*. Полностью выпадает из древостоя раннесукцессионный вид — *Pinus sylvestris*. Средняя сомкнутость яруса кустарников и подроста деревьев — 35%. В подросте преобладает *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Ulmus glabra*, реже отмечены *Fraxinus excelsior*, *Picea abies* и др. Среди кустарников чаще встречается *Corylus avellana* и черёмуха обыкновенная (*Padus avium*). В травяном ярусе, среднее покрытие которого 65%, доминируют виды неморальной группы: сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria*), *Carex pilosa*, пролесник многолетний (*Mercurialis perennis*), *Stellaria holostea* и др. По сравнению с предыдущими стадиями увеличиваются показатели видового разнообразия сосудистых растений: видовая насыщенность — 32–39 видов растений на 400 кв. м; видовое богатство — 64 вида (табл. 2.3.1, прил. 6). Согласно коэффициентам Жаккара и Сьеренсена широколиственные леса с елью неморальнотравные наиболее схожи по видовому составу сосудистых растений со смешанными лесами с сосной, елью, дубом и др. неморально-бореальнотравными и наименее схожи с сосняками кустарничково-зеленомошными бореальнотравными (табл. 2.3.3).

Таблица 2.3.3.

Сходство флористического состава сообществ на разных сукцессионных стадиях: жирный шрифт — индексы Жаккара (%), курсив — индексы Сьеренсена (%)

	I Стадия	II Стадия	III Стадия
I Стадия	—	45	25
II Стадия	30	—	60
III Стадия	15	40	—

I стадия — сосняки кустарничково-зеленомошные бореальнотравные; II стадия — смешанные леса с сосной, елью, дубом и др. неморально-бореальнотравные; III стадия — широколиственные леса с елью неморальнотравные.

Поскольку световое довольствие становится меньше (рис. 2.3.2, вклейка), то напочвенные мохообразные не встречаются. При этом здесь велико разнообразие видов, растущих на основаниях стволов деревьев и валежнике: гомалия трихомановидная (*Homalia trichomanoides*), *Plagiothecium laetum*, псевдолескеелла жилковатая (*Pseudoleskeella nervosa*), *Stereodon pallescens*, тетрафис прозрачный (*Tetraphis pellucida*) и др. (прил. 4). По эколого-флористической классификации сообщества отнесены к ассоциации *Mercurialo perrenis-Quercetum roboris* Bulokhov et Solomeshch 2003. Согласно определителю типов леса Европейской России (Заугольнова, Мартыненко, 2012) сообщества диагностируются как широколиственные (с участием ели) неморальные леса.

По структуре и видовому составу широколиственные леса с елью близки к климаксным ценозам. Об этом свидетельствует ряд признаков. Во-первых, синузия деревьев характеризуется полночленным видовым составом: в сообществе представлены все виды деревьев, ареал которых проходит через Брянское полесье, и экологические потребности которых соответствуют задровым местностям. Во-вторых, для большей части ценопопуляций деревьев (*Acer platanoides*, *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata*, *Ulmus glabra*) свойственны полночленные левосторонние онтогенетические спектры, в которых преобладают особи прегенеративного периода (рис. 2.3.8, вклейка).

Перечисленные деревья теневыносливы на всех стадиях онтогенеза (Евстигнеев, 1996). Это позволяет осуществлять им устойчивый оборот поколений. В ценопопуляциях части деревьев (*Picea abies*, *Quercus robur*) оборот поколений прерван, поскольку у ели отсутствуют *j*-особи, а у дуба — *v*. Это определяется следующим: у ели — отсутствием подходящего валежника для приживания проростков и формирования *j*-особей, у дуба — слабой теневыносливостью *v*-особей. Онтогенетический спектр *Betula pubescens* регрессивный, в нем преобладают g_2 - и g_3 -особи и отсутствуют растения прегенеративного периода. Такая особенность спектра берёзы связана со слабой теневыносливостью ее подростка (Погребняк, 1968; Евстигнеев, 1996). Ценопопуляция яблони лесной (*Malus sylvestris*) инвазионная: представлены только *j*- и *im*-особи. Яблоня появилась в сообществе благодаря зоохории.

Оценка факторов среды в лесах разных стадий сукцессии

Анализ геоботанических описаний сообществ выделенных стадий восстановительной сукцессии при помощи экологических шкал Г. Элленберга и Э. Ландольта выявил наиболее значимые факторы для функционирования растительности исследуемых лесов. К ним относятся: освещенность, механический состав, кислотность и богатство почвы минеральным питанием. На рис. 2.3.9 показаны векторы экологических факторов, рассчитанные по шкалам Г. Элленберга и Э. Ландольта, наиболее четко отражающие экологическую дифференциацию стадий сукцессии. Длина и направление векторов показывают степень корреляции факторов с осями, однако они не являются регрессионными прямыми.

Многомерный анализ геоботанических описаний стадий восстановительной сукцессии по экологическим шкалам выявил их экологические особенности. Сообщества

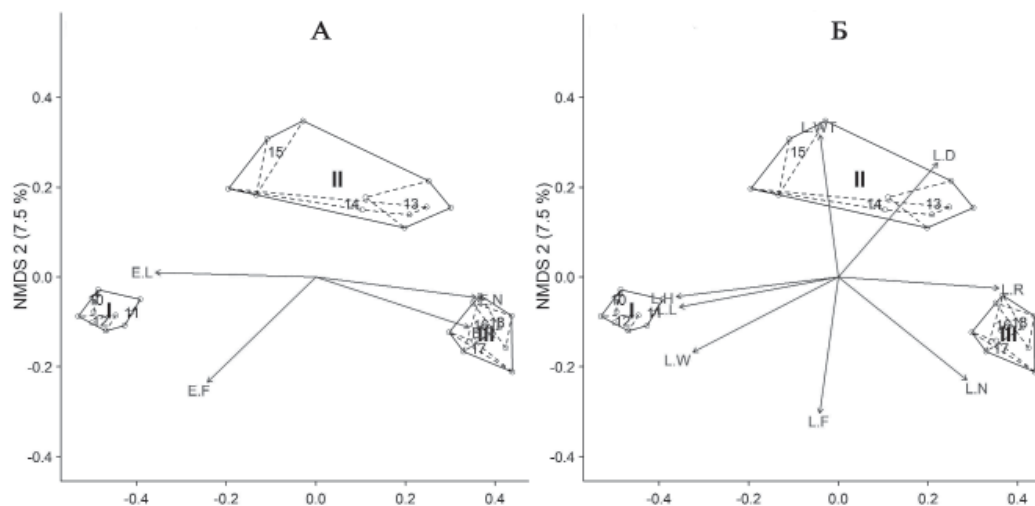


Рисунок 2.3.9. Ординация геоботанических описаний методом неметрического шкалирования. А — шкалы Г. Элленберга; Б — шкалы Э. Ландольта. I — сосняки кустарничково-зеленомошные бореальнотравные; II — смешанные леса с сосной, березой, елью, дубом, липой и др. неморально-бореальнотравные; III — широколиственные леса с елью неморальнотравные. F — почвенное увлажнение, L — освещенность, N — богатство почвы азотом, R — почвенная кислотность, T — температура; K — континентальность; D — механический состав почвы; W — переменность увлажнения; WT — глубина корневых систем растений; H — гумусированность почвы. Обработка материала — В.Э. Смирнов.

сосняков кустарничково-зеленомошных бореальнотравных характеризуются относительно высокой освещенностью (рис. 2.3.9). Это подтверждают и инструментальные измерения ФАР на уровне яруса трав (рис. 2.3.2, вклейка). Относительно высокое световое довольствие оказывает влияние на эколого-ценотическую структуру сосняков: здесь высоко участие луговых (*Fragaria vesca*, *Hieracium umbellatum*, *Peucedanum oreoselinum* и др.) и опушечных (вейник тростниковый (*Calamagrostis arundinacea*), *Festuca ovina*, *Solidago virgaurea*) видов (табл. 2.3.2). Сообщества смешанных лесов с сосной, елью, дубом и др. неморально-бореальнотравных по большинству экологических факторов занимают промежуточное положение между сравниваемыми типами лесов. Однако, вектор, отражающий механический состав и структуру почвы в шкалах Э. Ландольта, указывает на отличие в размерах частиц. Меньшее световое довольствие смешанных лесов определяет незначительное число луговых и опушечных видов в эколого-ценотической структуре (табл. 2.3.2). Широколиственным лесам с елью неморальнотравным свойственны самые высокие показатели богатства почвы элементами минерального питания и низкая освещенность. Это определяет преобладание в структуре неморальных видов (*Aegopodium podagraria*, *Carex pilosa*, *Mercurialis perennis*, *Stellaria holostea* и др.) и практически полное отсутствие светолюбивых луговых и опушечных растений (табл. 2.3.2, прил. 6).

Выводы

1. Оценка сукцессионного статуса лесов Брянского полесья на вершинах гряд задровых местностей показала, что на начальной стадии восстановления здесь доминируют раннесукцессионные светолюбивые деревья (*Pinus sylvestris* и *Betula pubescens*), ценопопуляции которых обладают неполночленными онтогенетическими спектрами. Под их полог первыми внедряются виды с наибольшим радиусом разноса семян — *Quercus robur*, *Sorbus aucuparia* и *Picea abies*. К моменту исследования, за 60 лет, они сумели сформировать инвазионный онтогенетический спектр с относительно высокой численностью особей. Сообщества характеризуются не выраженной парцеллярной структурой и не высоким флористическим разнообразием: видовая насыщенность в исследуемых лесах составляет от 10 до 19 видов сосудистых растений на 400 кв. м. В эколого-ценотической структуре преобладают бореальные и опушечные виды. Благодаря относительно высокому световому довольствию под пологом сосны встречаются луговые травы.

2. На переходной (промежуточной стадии) в лесах появились виды с меньшим радиусом разноса семян: *Acer platanoides*, *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata* и *Ulmus glabra*. Одна часть деревьев (клен и липа) сформировала многочисленные ценопопуляции с левосторонним онтогенетическим спектром, другая часть (ясень и ильм) — только инвазионные ценопопуляции. У клена и липы в окружающем растительном покрове сохранилось достаточное число генеративных особей, которые могут поставлять диаспоры для быстрого восстановления ценопопуляций, а у ясеня и ильма плодоносящих деревьев мало. По сравнению с сосняками увеличивается видовая насыщенность, которая составляет от 20 до 26 видов сосудистых растений на 400 кв. м. В составе древостоя появляются единичные окна от выпадающей сосны. В эколого-ценотической структуре отмечены как неморальные, так и бореальные виды, которые находятся в равном соотношении.

3. На поздней стадии сукцессии в ценопопуляциях наиболее теневыносливых видов (*Acer platanoides*, *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata*, *Ulmus glabra*) формируется устойчивый оборот поколений, а у менее теневыносливого дуба оборот поколений прерван. Здесь развиваются диаспорические субклимаксные леса с устойчивым оборотом поколений в ценопопуляциях ограниченного числа видов деревьев. По сравнению с предыдущими стадиями увеличиваются показатели видового разнообразия сосудистых растений: видовая насыщенность составляет от 32 до 39 видов растений на 400 кв. м. Формируются окна в пологе древостоя и ветровально-почвенные комплексы. В эколого-ценотической структуре преобладают неморальные виды.

Сравнительная оценка экологических факторов на разных стадиях сукцессии хвойно-широколиственных лесов

Сравнение средневзвешенных баллов экологических факторов, таких как освещенность, влажность почвы, кислотность/щелочность и богатство почвы элементами питания, по шкале Г. Элленберга на разных стадиях послерубочных сукцессий хвойно-широколиственных лесов Северо-Западного Кавказа, Москворецко-Окской равнины и Брянского полесья показало различия между стадиями сукцессий лесов, как на отдельных объектах исследований, так и между ними (рис. 2.4.1, вклейка).

На ранних стадиях сукцессий в лесах Северо-Западного Кавказа и Москворецко-Окской равнины показатели освещенности сопоставимы: в сообществах преобладают виды растений, способные произрастать при освещенности от 5 до 10% от полного освещения. Показатели освещенности в раннесукцессионных лесах Брянского полесья значительно выше по сравнению с лесами Северо-Западного Кавказа и Москворецко-Окской равнины: в сообществах преобладают растения, способные расти при освещенности не менее 20%. Это можно объяснить тем, что ранняя стадия Северо-Западного Кавказа и Москворецко-Окской равнины представлена широколиственными лесами, а Брянского полесья — светлохвойными сосняками.

На переходных стадиях средневзвешенные показатели освещенности не различались в лесах Северо-Западного Кавказа и Брянского полесья: в сообществах преобладают растения, функционирующие при освещенности от 10 до 20%. На переходной стадии в хвойно-широколиственных лесах Северо-Западного Кавказа средневзвешенный показатель освещенности возрастает по сравнению с ранней стадией в связи с распадом раннесукцессионных грабовых сообществ и вселением более светолюбивых видов растений. Для этих сообществ отмечены самые высокие показатели видового богатства и видовой насыщенности. На переходной стадии в сосняках Брянского полесья возрастает доля широколиственных видов, а средневзвешенные показатели освещенности снижаются по сравнению с ранней стадией. Таким образом, средневзвешенные показатели освещенности на переходной стадии в лесах Брянского полесья и Северо-Западного Кавказа выравниваются относительно друг друга. На переходной стадии в лесах Москворецко-Окской равнины не происходит такого активного распада древесного полога как в лесах Северо-Западного Кавказа, а в древостое преобладают широколиственные виды, поэтому показатели освещенности в них ниже, чем в лесах Северо-Западного Кавказа и Брянского полесья.

На поздних стадиях сукцессий в лесах Брянского полесья и Москворецко-Окской равнины в составе древостоя преобладают смешанные леса с начинающей формироваться оконной структурой, поэтому средневзвешенные показатели освещен-

ности в этих сообществах сопоставимы. В лесах Москворецко-Окской равнины и Брянского полесья на поздних стадиях отмечено самое высокое биологическое разнообразие и видовая насыщенность по сравнению с ранней и переходной стадиями, что связано со сложной парцеллярной структурой древостоев широколиственных сообществ и наличием ветровальных окон с большим участием лиственных деревьев и кустарников. В старовозрастных лесах Северо-Западного Кавказа показатели освещенности ниже, чем на поздних стадиях сукцессий лесов Москворецко-Окской равнины и Брянского полесья: в сообществах преобладают виды растений, способные произрастать при освещенности до 5%. Пихта и бук формируют сомкнутый двухъярусный полог, через который слабо проникает свет, поэтому показатель видовой насыщенности видового богатства в старовозрастных пихто-букowych лесах минимальный, по сравнению с ранней и переходной стадиями.

При сравнении каждой стадии сукцессии обнаруживается, что средневзвешенные показатели кислотности/щелочности почвы снижаются от лесов Северо-Западного Кавказа к Москворецко-Окской равнине и к лесам Брянского полесья. На ранней стадии средневзвешенные показатели кислотности/щелочности почв самые низкие в лесах Брянского полесья, где они соответствуют сильнокислым почвам. Такая высокая кислотность связана с преобладанием опада сосны и свойствами почвообразующей породы. Показатели кислотности/щелочности почвы на ранней стадии в лесах Москворецко-Окской равнины соответствуют умеренно кислым и слабокислым почвам, а в лесах Северо-Западного Кавказа — слабокислым и щелочным почвам. Это может быть объяснено низкой долей хвойных в древостое этих сообществ и суглинистыми почвообразующими породами, обладающими высокой буферной емкостью. На переходной стадии показатели кислотности/щелочности в лесах Брянского полесья и Москворецко-Окской равнины выравниваются относительно друг друга и соответствуют умеренно-кислым почвам, в связи со снижением доли опада сосны и увеличением доли опада широколиственных видов.

Самые низкие средневзвешенные показатели богатства почвы элементами питания отмечены для раннесукцессионных сообществ Брянского полесья, однако на средней и продвинутой стадиях эти показатели возрастают. Как и с показателем кислотности/щелочности, это связано с качеством опада: на ранней стадии преобладает опад сосны и боровых кустарничков, на средней и поздней — опад широколиственных видов деревьев и неморальных трав. Необходимо отметить, что на всех стадиях сукцессии в лесах Москворецко-Окской равнины и на ранней и переходной стадиях в лесах Северо-Западного Кавказа показатель богатства почвы выше, чем в лесах Брянского полесья. Состав почвообразующих пород и опад широколиственных видов деревьев и неморальных трав в лесах Северо-Западного Кавказа и Москворецко-Окской равнины создают условия для формирования в этих лесах умеренно-богатых почв. На поздней стадии сукцессии лесов Северо-Западного Кавказа средневзвешенный показатель богатства почвы снижается по сравнению с лесами Москворецко-Окской равнины и Брянского полесья, что связано с формированием олигодоминантных пихто-букowych мертвopoкpoвных сообществ с низким качеством опада и отсутствием напочвенного покрова.

Средневзвешенный показатель увлажнения почвы на всех стадиях сукцессии увеличивается от лесов Северо-Западного Кавказа к Москворецко-Окской равнине

и далее к лесам Брянского полесья. Следует отметить, что на всех трех стадиях сукцессии лесов Москворецко-Окской равнины показатели увлажнения почвы в лесах сопоставимы и изменяются от 5,1 до 5,4, что соответствует среднеувлажненным почвам. На ранней и переходной стадиях лесов Северо-Западного Кавказа показатели увлажнения почвы также соответствуют среднеувлажненным, но на заключительной стадии показатель увлажнения почвы снижается, что объясняется значительным перехватом осадков древесным пологом в пихто-буковых сообществах. Высокий показатель увлажнения почвы на всех трех стадиях сукцессии в Брянском полесье по сравнению с сообществами Северо-Западного Кавказа и Москворецко-Окской равнины объясняется близким залеганием грунтовых вод.

Выводы

По экологической шкале Г. Элленберга самый высокий средневзвешенный показатель увлажнения почв выявляется для песчаных почв ранней стадии послерубочной сукцессии лесов Брянского полесья, самый низкий — для суглинистых почв терминальной стадии послерубочной сукцессии хвойно-широколиственных лесов Северо-Западного Кавказа.

Самый низкий средневзвешенный показатель кислотности/щелочности почв отмечен для почв ранней стадии сукцессии лесов Брянского полесья, что соответствует сильнокислым почвам, самый высокий — для почв терминальной стадии хвойно-широколиственных лесов Северо-Западного Кавказа, что соответствует слабокислым и щелочным почвам.

Бедные элементами питания почвы выявлены на ранней стадии сукцессии лесов Брянского полесья, богатые — на поздней стадии лесов Брянского полесья и на всех стадиях Москворецко-Окской равнины.

Наиболее светлые леса по средневзвешенному показателю освещенности идентифицируются на ранней стадии сукцессии лесов Брянского полесья, наиболее затененные — на терминальной стадии сукцессии в буково-пихтовых лесах Северо-Западного Кавказа.

Раздел 3.

Аккумуляция углерода в лесных почвах

В связи с наблюдающимися тенденциями глобальных изменений климата учет стока углерода в лесах — самых распространенных наземных экосистемах, является актуальной проблемой. Леса России представлены мозаикой стадий сукцессий, вызванных комбинированным действием природных и антропогенных факторов. К факторам, определяющим уровень накопления углерода в почвах в ходе восстановительных сукцессий лесов, относятся: (i) смена видов-доминантов и связанное с этим изменение качества растительного опада, (ii) увеличение возраста древостоев; (iii) динамика первичной продуктивности и, соответственно, количества опада, (iv) изменение состава, биомассы и численности почвенной биоты (Alban, Berry, 1994; Berg, 2000; Bohlen et al., 2004; Framstad et al., 2013; Novara et al., 2015). При этом условия экотопа, в том числе, позиция в ландшафте, валовой и гранулометрический состав почвообразующих пород, уровень грунтовых вод и др. влияют на состав и продуктивность растительности и почвенных животных, что особенно ярко проявляется на ранних стадиях сукцессий.

Характеристиками качества растительного опада, влияющего на скорость его разложения почвенной биотой, являются содержание элементов питания и вторичных метаболитов (Berg, 2000). Увеличение стока почвенного углерода с возрастом древостоя и с повышением продуктивности лесов демонстрируется на примере бореальных лесов (Framstad et al., 2013). В отношении влияния почвенной биоты, и, в частности, таких мезоапрофагов, как дождевые черви, существуют противоречивые оценки: одни авторы заключают, что в лесах умеренного пояса высокая активность дождевых червей приводит к потерям почвенного углерода, особенно, в верхних горизонтах почв (Alban, Berry, 1994; Bohlen et al., 2004), другие ученые демонстрируют, что в ходе зарастания заброшенных сельхозугодий в Италии, благодаря активности дождевых червей, происходит накопление почвенного углерода за счет миграции органического углерода из образованного опада и сорбции на минеральных частицах в почвенном профиле (Novara et al., 2015).

Следует отметить, что оценки запасов углерода в почвах гемибореальных лесов, к которым относятся хвойно-широколиственные леса, редки по сравнению с оценками, проведенными в бореальных лесах и лесах умеренного климата (Kanina et al., 2018).

Цели данного раздела — (1) дать оценку запасов почвенного углерода на различных стадиях послерубочных восстановительных сукцессий хвойно-широколиственных лесов европейской части России, (2) дать оценку запасов почвенного углерода в таежных лесах северо-запада России, (3) дать сравнительную оценку выноса раство-

ренного органического углерода с почвенными водами в хвойно-широколиственных и северотаежных лесах европейской части России.

Поставлены следующие научные вопросы:

- 1- Возрастают ли запасы почвенного углерода в ходе послерубочных восстановительных сукцессий хвойно-широколиственных лесов и какие факторы регулируют запасы почвенного углерода в этих лесах?
- 2- Какие биотические факторы оказывают влияние на аккумуляцию почвенного углерода в таежных лесах?
- 3- Каковы различия в выносе растворенного органического углерода с почвенными водами между хвойно-широколиственными и таежными лесами и какие факторы определяют эти различия?
- 4- Как изменяются основные пулы углерода в таежных и хвойно-широколиственных лесах при различных внешних воздействиях?

Глава 3.1.

Сукцессионная динамика комплекса дождевых червей в почвах хвойно-широколиственных лесов

Потоки углерода в лесных экосистемах во многом определяются активностью комплекса почвенных сапрофагов, поскольку основная часть потока вещества направлена по детритной пищевой цепи и сосредоточена в почвенном ярусе. Сапрофаги среди почвенных беспозвоночных составляют 80% и более от общей зоомассы (Стриганова, 1980). Мощность потока мертвого органического вещества, поступающего в почву, достигает не менее 95% от общего количества органического вещества, ассимилированного продуцентами (Begon et al., 1986). Органическое вещество, заключенное в листовом, стволовом и корневом опаде становится источником углерода для почвенных мезосапрофагов (Gleixner, 2013; Гончаров, 2014).

Важнейшие функции почвенных мезосапрофагов: минерализация органического вещества, перемешивание органического и минерального вещества внутри почвы, формирование почвенных агрегатов и увеличение порозности почв (до 50–60% от общего объема почв составляют почвенные поры, заполненные водой или воздухом), повышение доступности элементов минерального питания для растений и микробиоты. С целью разделения вклада почвенных животных в биоэнергетические процессы их функции условно разделены на «аллогенные» и «автогенные» (Арнольди, Арнольди, 1963; Стриганова, 2009). К аллогенным функциям относят процессы минерализации углерода и азота и формирование продуктов метаболизма. К автогенным функциям относят непосредственное физическое воздействие на почвенные горизонты в результате локомоторной и трофической деятельности животных. Автогенные функции оказывают существенное влияние на биодинамику и экосистемные функции почвы, за счет создания крупными сапрофагами новых зоогенных ниш, регуляцию состава и плотности грибов и микрофлоры.

В смешанных, лиственных и хвойных лесах главными агентами разложения листового, травянистого и стволового опада выступают крупные сапрофаги: дождевые черви, многоножки, личинки насекомых. Как правило, скорость разложения опада пропорциональна биомассе почвенных мезосапрофагов. Скорость разложения листового и травянистого опада в широколиственных лесах при участии разнообразных групп сапротрофного комплекса увеличивается в среднем в 2–3 раза по сравнению только с микробиальным разложением (Покаржевский, 1983 и др.). Среди почвенных сапрофагов (из размерной группы мезофауны) можно выделить 4 группы, различающихся по приуроченности к разным горизонтам подстилки и почвы:

1. подстилочная (личинки насекомых, моллюски, двупарноногие многоножки, подстилочная группа дождевых червей);

2. почвенно-подстилочная (почвенно-подстилочная группа дождевых червей);
3. почвенная (собственно почвенная группа дождевых червей, личинки насекомых);
4. норные виды (дождевые черви, некоторые жуки семейства пластинчатосых).

Представители подстилочной группы обитают в горизонте подстилки и в гниющей древесине, обеспечивают первичную деструкцию опада, подвергнувшегося выщелачиванию или предварительному разрушению микроорганизмами полифенольных и других химически стойких соединений. В ходе измельчения растительного материала в сотни раз увеличивается удельная поверхность субстрата, при этом возрастает его доступность для микроорганизмов (Тиунов, Кузнецова, 2000; Тиунов, 2003, 2007). При этом ускоряется ход сукцессионной смены сапрофагов из размерной группы микрофауны (коллембол, орибатид) при разложении органических субстратов (Чернова, 1977). В результате увеличивается скорость разложения органического вещества, происходит ускорение процессов аммонификации, нитрификации и потребления аммония и нитратов корнями растений (Курчева, 1971; Стриганова, 1980; Бызов, 2005). Почвенно-подстилочные виды обитают в подстилке и в почве на небольших глубинах, они перерабатывают слаборазложившийся опад, активно перемешивают его с почвой. Почвенные виды обитают внутри почвы, чаще всего до глубины 30–40 см. Они активно разрыхляют почву в ходе горизонтальных и вертикальных миграций, питаются растительными остатками, прошедшими через пищеварительный тракт подстилочных и почвенно-подстилочных видов, и смешанными с почвенными частицами. Норные виды обитают в толще почв, в результате вертикальных миграций они перемешивают почвенные слои и формируют ходы от десятков сантиметров (пластинчатосые жуки) до нескольких метров (дождевые черви), создавая порозную воздушно-водную структуру почв, определяющую ее плодородие. Норные дождевые черви относятся к группе «экосистемных инженеров» (Wright, Jones, 2006; Тиунов, 2007; Zhang et al., 2016; Le Bayon et al., 2017). Они воздействуют как на физические, так и на химические свойства почвы. Созданные ими системы полостей и ходов существуют значительно дольше, чем создающие их организмы, и оказывает длительное влияние на внутрипочвенные процессы.

В повсеместно распространенной группе дождевых червей, которая зачастую значительно доминирует по биомассе среди других представителей мезофауны как в равнинных, так и в горных лесах, можно выделить полноценный почвообразовательный комплекс, который включает представителей четырех функциональных групп и обеспечивает поэтапную деструкцию органического вещества. При этом дождевых червей подстилочной, почвенно-подстилочной и норной групп относят к первичным гумусообразователям, а собственно почвенной группы — к вторичным гумусообразователям (Перель, 1979).

Для группы дождевых червей хорошо изучена сукцессионная динамика как в ходе первичных, так и демулационных процессов (Scheu, 1990, 1992; Pizl, 1992, 2001; Гераськина, 2016). Выделены критерии (индикаторы) устойчивости комплекса люмбрицид на разных стадиях сукцессионного процесса: видовое и функциональное разнообразие дождевых червей, высокая доля ювенильных особей в онтогенетических спектрах видов, степень заселения обследуемой территории распространенными в данном регионе видами (Гераськина, 2016).

Дождевые черви четырех морфо-экологических групп по-разному влияют на содержание органического углерода в почве. Подстилочные и норные черви перерабатывают растительный опад, в их копролитах происходит увеличение содержания органического вещества за счет концентрации растительных остатков (Kooch, Jalilvand, 2008). Собственно почвенные виды в ходе жизнедеятельности потребляют органическое вещество почвы, в их копролитах по сравнению с почвой происходит уменьшение общей массы органического вещества и повышение зольности на 2–3%, возрастает содержание углерода и азота и одновременно происходит снижение отношения C/N. В копролитах дождевых червей всех морфо-экологических групп происходит стабилизация органического вещества почвы за счет формирования физически устойчивой водопрочной структуры и снижение его доступности другим почвенным организмам (Lavelle, Martin, 1992; Six et al., 2004; Angst et al., 2017).

Значимое влияние оказывают дождевые черви на содержание азота в почве. В копролитах червей содержится мочевины — основной конечный продукт азотного обмена, который гидролизует до аммония. В лабораторных опытах показано, что ежедневно черви выделяют 88–270 мг N на 1 кг биомассы (ежегодно 18–60 кг N на 1 га). Через популяции дождевых червей проходит около 40% всего азота, ежегодно поглощаемого растениями. Соотношение углерода и азота в копролитах 1:4 (Битюцкий и др., 2007). Пищеварительные ферменты червей активизируют нитрофицирующие бактерии, следовательно, уменьшаются потери свободного азота, который закрепляется в форме соединений, аммонийный азот переходит в нитриты и нитраты. Также обогащение почвы азотом происходит за счет гибели дождевых червей: ежегодно гибель червей составляет в среднем 60% от общей популяции (Lavelle et al., 1998). В почвах Центральной Европы за счет гибели дождевых червей выход азота достигает 24 г/м², что сопоставимо с ежегодной дозой минеральных азотных удобрений (100–200 кг N на 1 га). Биомасса дождевых червей, содержащая 65–75% белка, в почве быстро разлагается, но азот вымывается не так быстро, поскольку связывается микроорганизмами (Lee, 1985; Makeschin, 1997; и др.).

Несмотря на давно известную роль почвенной биоты в деструкции органического вещества, взаимосвязи продуктивности растительных сообществ с подземной биотой до сих пор рассматриваются явно недостаточно (Hättenschwiler, 2005; Scheu, 2005; Cesarz et al., 2007; Jacob et al., 2009). Комплексные исследования доказывают, что функциональное и таксономическое разнообразие почвенного блока — основные движущие силы потоков углерода между атмосферой и лесными экосистемами (Graaff et al., 2014). Ряд работ посвящен изучению влияния состава листового опада и свойств подстилки на население крупных почвенных беспозвоночных. Показано, что такие свойства подстилки как содержание кальция и магния особенно важны для группы норных дождевых червей, поэтому эти виды чаще обитают в лесах с липой, кленом и ясенем, при этом выявлено, что подстилочные дождевые черви не проявляют избирательности к кальцию, а больше зависят от таких свойств подстилки как влажность и соотношение C:P, в чистых хвойных насаждениях зачастую дождевые черви отсутствуют (Schelfhout et al., 2017). Ряд исследований показывает преимущество смешанного опада лиственных и хвойных видов для активности комплекса почвенных сапрофагов (Sariyildiz et al., 2004; Sariyildiz, Küçük, 2008), поскольку медленноразлагаемая подстилка хвойных служит благоприятным местообитанием для подстилочной группы мезофауны, а быстро-

разлагаемый опад лиственных — доступным источником углерода и азота (Sayad et al., 2012). В исследованиях лиственных лесов Центральной Германии показано, что чем более разнообразен состав древостоя, тем больше плотность и выше функциональное разнообразие дождевых червей. В монодоминантных буковых лесах обитает только одна группа эпигейных (подстилочных) дождевых червей (Cesarz et al., 2007). В других исследованиях, также проведенных в лиственных лесах Германии выявлено, что прежде всего не состав подстилки, а почвенные условия определяют активность ключевых де-структоров опада, которые и выступают как основной фактор высвобождения углерода (Jacob et al., 2009). Сходные эффекты установлены и в буково-грабовых лесах Люксембурга (Kooijman, Martinez-Hernandez, 2009). Эмиссия углерода происходит в результате дыхания почвенных животных. Исследования сезонной динамики микробного дыхания и дыхания почвенных беспозвоночных на примере лиственных лесов на суглинистых почвах северного Ирана, показывают что максимальная интенсивность дыхания дождевых червей и нематод и соответственно эмиссия углерода происходит осенью, в то время как максимум микробного дыхания зафиксирован в летние сезоны (Kooch et al., 2017). На интенсивность микробного дыхания оказывает влияние и деятельность дождевых червей, которые активизируют пул микроорганизмов благодаря ферментам кишечника, и в копролитах дождевых червей отмечается существенное повышение микробиологической активности в сравнении с почвой, не прошедшей через пищеварительный тракт дождевых червей (Бызов, 2005; Six et al., 2004; Lubbers et al., 2017).

Сукцессионная динамика комплекса дождевых червей в лесах Москворецко-Окской равнины

В суглинистых почвах широколиственно-еловых бореально-неморальнотравных лесов Москворецко-Окской равнины обнаружены 9 видов дождевых червей, принадлежащих к четырем морфо-экологическим группам: подстилочные — *Dendrobaena octaedra* (Savigny, 1826), *Dendrodrilus rubidus tenuis* (Eisen, 1874), *Lumbricus castaneus* (Savigny, 1826); почвенно-подстилочные — *Lumbricus rubellus* (Hoffmeister, 1843); собственно почвенные: *Aporrectodea caliginosa* (Savigny, 1826), *A. rosea* (Savigny, 1826), *Octolasion lacteum* (Oerley, 1885), норные — *Lumbricus terrestris* (Linnaeus, 1758) и *Aporrectodea longa* (Ude, 1885). Все найденные виды — космополиты, широко распространенные в лесных экосистемах по всему миру. Для территории Московской области известно 15 видов люмбрицид, найденные нами 9 видов приурочены к лесным сообществам (Матвеева, Перель, 1982).

На ранней стадии сукцессии в березово-липовых с осиной неморальнотравных лесах обнаружены только две морфо-экологические группы дождевых червей: подстилочные и собственно почвенные. Далее в ходе сукцессии на промежуточной стадии в липовых лесах с березой и осиной неморальнотравных добавляются подстилочная и норная группы, которые сохраняются и на поздней стадии в широколиственно-еловых бореально-неморальнотравных лесах. Общие значения численности и биомассы дождевых червей статистически не различаются на всех трех стадиях послерубочной сукцессии (табл. 3.1.1; рис. 3.1.1).

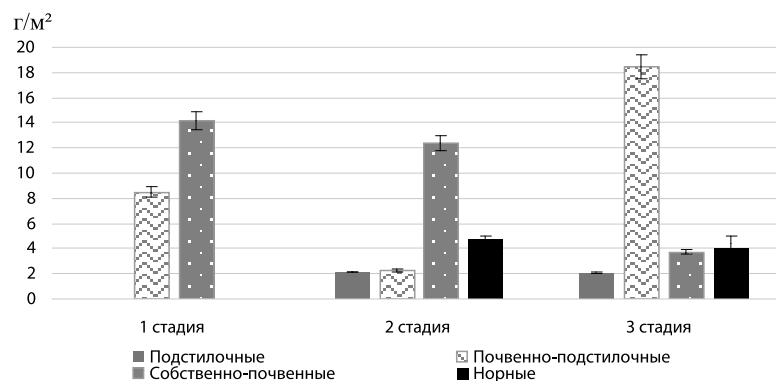


Рисунок 3.1.1. Биомасса морфо-экологических групп дождевых червей на разных стадиях сукцессии в лесах Москворецко-Окской равнины.

Таблица 3.1.1.
Численность и биомасса дождевых червей на трех стадиях сукцессии в лесах Москворецко-Окской равнины

Вид	Морфо-экологическая группа	1-я стадия		2-я стадия		3-я стадия	
		Численность, экз./м²	Биомасса, г/м²	Численность, экз./м²	Биомасса, г/м²	Численность, экз./м²	Биомасса, г/м²
<i>Dendrobaena octaedra</i>	Подстилочные	0	0	8,8±0,8	1,8±0,5	6,4±1,3	1,6±0,2
<i>Dendrodrilus rubidus tenuis</i>		0	0	0	0	2,0±0,5	0,3±0,1
<i>Lumbricus castaneus</i>		0	0	0,8±0,1	0,3±0,5	0,9±0,2	0,2±0,1
<i>Lumbricus rubellus</i>	Почвенно-подстилочные	14,0±4,5	8,5±2,1	16,0±4,5	2,3±0,6	42,0±7,6	18,5±5,2
<i>Aporrectodea caliginosa</i>	Собственно почвенные	29,0±4,7	7,0±2,8	39,2±7,1	9,5±4,4	8,0±2,4	3,0±0,6
<i>Aporrectodea rosea</i>		32,0±5,6	5,4±0,9	16,0±3,9	2,7±0,9	4,8±0,9	0,7±0,1
<i>Octolasion lacteum</i>		4,0±0,5	1,8±0,6	0	0	0	0
<i>Aporrectodea longa</i>	Норные	0	0	3,2±0,2	3,0±0,2	1,6±0,2	3,4±0,6
<i>Lumbricus terrestris</i>		0	0	1,6±0,1	0,9±0,1	0,8±0,5	0,6±0,2
Всего:		79,0±7,0	22,7±2,5	85,6±5,9	20,5±3,8	66,5±6,2	28,3±3,6

В ходе сукцессии происходит снижение общей численности и биомассы собственно почвенных видов и увеличение — почвенно-подстилочных, подстилочных и норных червей. Наибольший вклад в деструкцию опада и перемешивание верхнего горизонта почвы на третьей стадии сукцессии вносит почвенно-подстилочный вид *L. rubellus*, биомасса которого возрастает в 2–9 раз по сравнению с предыдущими стадиями. Интересен факт обитания двух видов норных червей на второй и третьей стадиях сукцессии, что свидетельствует о благоприятных почвенных условиях в этих лесах в сформированном почвенном профиле. В средней полосе России норные виды обитают на больших глубинах (до глубины 2 м) и совершают вертикальные миграции как на поверхность, так и вглубь почвы, перемещая растительные остатки между почвенными горизонтами.

Существенные преобразования почвообразовательного комплекса дождевых червей связаны с изменением свойств листового опада на разных этапах сукцессии: уменьшение роли быстроразлагаемого опада лиственных видов (липы, березы) и увеличение роли медленноразлагаемого опада хвойных (ели) с сохранением благоприятных трофических условий для дождевых червей за счет присутствия опада широколиственных деревьев как первого яруса так и подлеска. Из-за медленного разложения опада ели сохраняются благоприятные местообитания в горизонте подстилки для обитания подстилочных видов и почвенно-подстилочного *L. rubellus*, а также для выхода из почвы норных видов, которые также питаются листовым опадом деревьев, кустарников и трав на поверхности почвы.

Демографическая структура населения дождевых червей устойчивая, представлена тремя онтогенетическими состояниями: ювенильными, субполовозрелыми и половозрелыми особями. Доля ювенильных червей на всех стадиях сукцессии не менее 50% (рис. 3.1.2).

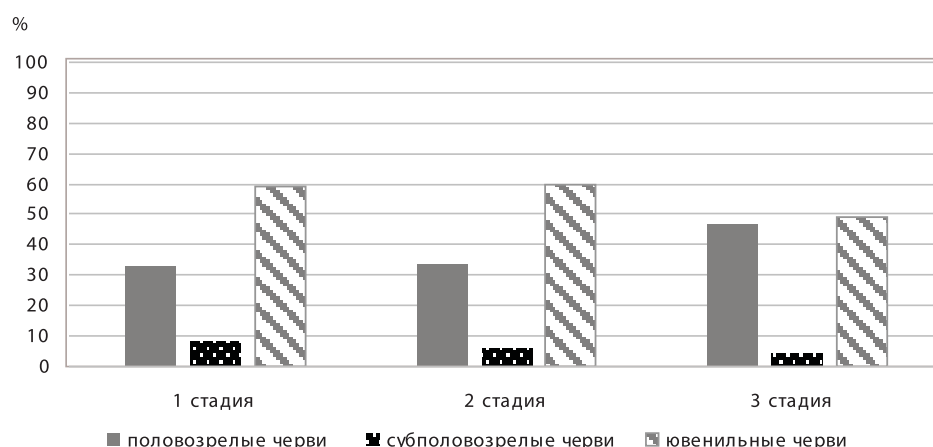


Рисунок 3.1.2. Доля (%) по численности ювенильных и половозрелых дождевых червей на разных стадиях сукцессии в лесах Москворецко-Окской равнины.

В ходе фаунистических учетов в подстилке и почве обнаружены такие мезосапрофаги, как двупарноногие многоножки — кивсяки и личинки комаров-долгоножек (типулид). В особенности большое число личинок типулид было выявлено на первой стадии сукцессии в березово-осиновых лесах с липой, где эта группа, вероятно, вносит существенный вклад в трансформацию опада, поскольку, известно, что опад березы особенно предпочитаем, как трофический ресурс для этого вида. В лабораторных экспериментах по кормлению опадом дуба и березы личинки типулид усваивали 20–22 мг опада в сутки, а при питании опадом клена и липы — до 6,1 мг/сут. (Стриганова, 1980).

Таким образом, в ходе сукцессии происходит существенное преобразование комплекса мезосапрофагов, который остается полноценным на всех стадиях сукцессии за счет взаимного дополнения разных групп деструкторов опада, главным образом, диплопод, насекомых и дождевых червей, благодаря чему растительный опад на каждой стадии включается в круговорот и не накапливается в лесах.

Сукцессионная динамика комплекса дождевых червей в хвойно-широколиственных лесах Северо-Западного Кавказа

В почвах хвойно-широколиственных лесов Северо-Западного Кавказа выявлено 8 видов дождевых червей, которые принадлежат к четырем морфо-экологическим группам. Подстилочные виды: *Dendrobaena octaedra* (Savigny, 1826), *D. attemsi* (Michaelsen, 1902), *Dendrodrilus rubidus tenuis* (Eisen, 1874), почвенно-подстилочный — *Eisenia fetida* (Savigny, 1826), собственно-почвенные — *D. schmidtii schmidtii* (Michaelsen, 1907), *D. tellermanica* (Perel, 1966), *Aporrectodea jassyensis* (Michaelsen, 1891) и норный *D. mariupolensis* (Wyssotzky, 1898). Найденные виды принадлежат к 4 типам ареалов: крымско-кавказские эндемики — *D. schmidtii schmidtii* и *D. mariupolensis*; средиземноморские виды — *D. attemsi* и *A. jassyensis*; восточно-азиатский вид — *D. tellermanica*; космополиты — *D. octaedra*, *D. r. tenuis*, *E. fetida*. В предгорных и горных лесах Северо-Западного Кавказа встречается 10–15 видов люмбрицид (Рапопорт, 2014; Рапопорт, Цепкова 2015; Гераськина, 2016).

Представители четырех морфо-экологических групп обитают на всех стадиях сукцессии, что свидетельствует о стабильности почвенных условий в течение длительного времени. На всех стадиях преобладают виды с кавказским типом ареала (*D. schmidtii schmidtii*, *D. mariupolensis*). Численность люмбрицид на трех стадиях сукцессии значимо не различается, в отличие от показателя биомассы, который в 2 раза выше на поздней стадии по сравнению с ранней и переходной (табл. 3.1.2; рис. 3.1.3). Значимый рост биомассы люмбрицид связан в первую очередь с увеличением числа особей крупного норного вида *D. mariupolensis*, а также с увеличением биомассы собственно почвенных видов и уменьшением доли мелких ювенильных червей на третьей стадии сукцессии.

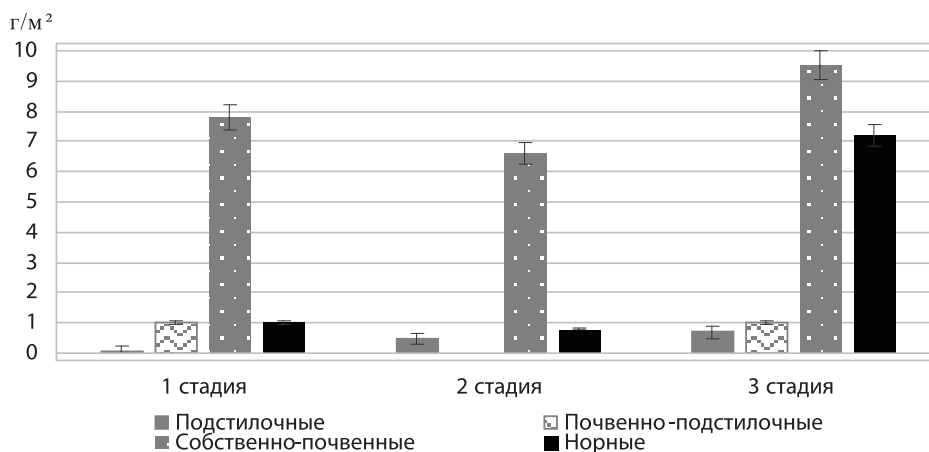


Рисунок 3.1.3. Биомасса морфо-экологических групп дождевых червей на разных стадиях сукцессии в лесах Северо-Западного Кавказа.

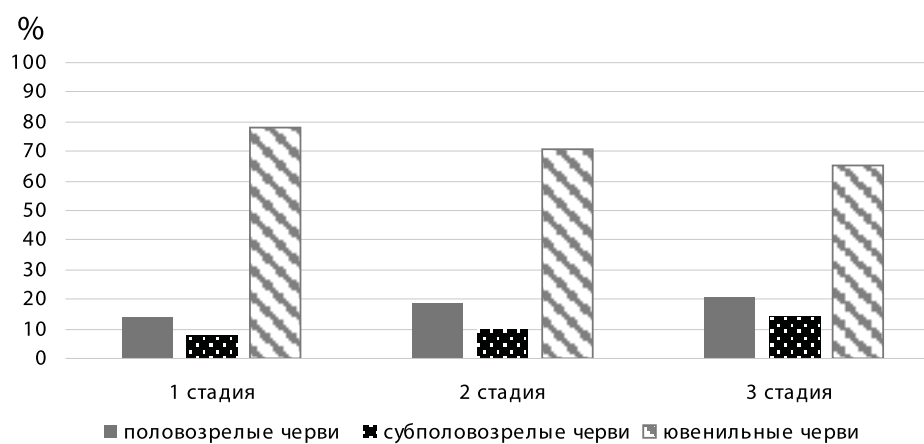


Рисунок 3.1.4. Доля (%) по численности ювенильных и половозрелых дождевых червей на разных стадиях сукцессии в лесах Северо-Западного Кавказа.

Демографическая структура комплекса дождевых червей устойчивая, представлена разными онтогенетическими состояниями со значительным преобладанием ювенильных червей: 65–78% (рис. 3.1.4).

Таблица 3.1.2.

Численность и биомасса дождевых червей на трех стадиях сукцессии
в лесах Северо-Западного Кавказа

Вид	Морфо-экологическая группа	1-я стадия		2-я стадия		3-я стадия	
		Численность, экз./м ²	Биомасса, г/м ²	Численность, экз./м ²	Биомасса, г/м ²	Численность, экз./м ²	Биомасса, г/м ²
<i>Dendrobaena octaedra</i>	Подстилочные	1,3±0,2	0,02±0,1	7,0±1,6	0,4±0,2	1,7±0,3	0,7±0,1
<i>Dendrobaena attemsi</i>		+	+	0,7±0,3	0,1±0,02	+	+
<i>Dendrodrilus rubidus tenuis</i>		0	0	0	0	+	+
<i>Eisenia fetida</i>	Почвенно-подстилочные	+	+	0	0	+	+
<i>Dendrobaena schmidtii</i>	Собственно почвенные	17,7±2,9	2,9±1,0	22,0±2,5	2,9±0,3	24,6±8,6	6,8±1,7
<i>Aporrectodea jassyensis</i>		11,3±3,0	3,8±0,6	6,3±3,5	3,7±1,6	8,0±1,0	2,9±1,4
<i>Dendrobaena tellermanica</i>		5,7±1,5	1,0±0,7	0	0	0	-
<i>Dendrobaena mariupolensis</i>	Норные	+	+	2,0±0,2	0,8±0,2	6,7±3,3	7,2±4,1
Всего:		36,0±8,5	7,72±2,7	38,0±2,5	7,9±1,8	41,0±12,3	17,6±4,4

Примечание: + — вид найден только в мертвой древесине

Биомасса, численность и доля в группировке подстилочных видов невелика на всех стадиях сукцессии, а на поздней стадии подстилочные черви обитают, главным образом, в валеже, поэтому они не оказывают значимого влияния на содержание С и N в подстилке и верхнем почвенном горизонте. Существенное увеличение роли в группировке норных червей на поздней стадии сукцессии приводит к перераспределению органического вещества почвы, и переносу его в глубокие горизонты (более 1 м), что оказывает влияние на содержание С и N в глубоких слоях. Увеличение доли собственно почвенных видов на поздней стадии может повысить конкуренцию за органическое вещество в верхних горизонтах и привести к уменьшению его содержания.

Свойства опада древесных растений и напочвенного покрова наиболее благоприятны для мезосапрофагов на ранней стадии — в осиново-грабовых жимолостно-мелкотравных лесах и промежуточной стадии — в пихтово-грабовых мелкотравных лесах, в которых формируется смешанная подстилка за счет медленноразлагаемого опада осины (на ранней стадии) и пихты и бука (на промежуточной стадии), которая и создает местообитания видам, связанным с подстилкой. Быстроразлагаемый опад лиственных деревьев обеспечивает мезосапрофагов необходимым питанием. На поздней стадии в буково-пихтовых мертвопокровных лесах, несмотря на неблагоприятный в трофическом отношении опад пихты и бука, сформирован пол-

ноценный комплекс дождевых червей с высокой долей собственно почвенных видов и норного *D. mariupolensis*, что свидетельствует о благоприятных почвенных условиях лесных буроземов: влажности, кислотности и содержания органического вещества. Поэтому на поздней стадии сукцессии подстилка активно вовлекается в процессы деструкции, что обеспечивает высокую продуктивность сообществ.

Сукцессионная динамика комплекса дождевых червей в хвойно-широколиственных лесах Брянского полесья

В ходе почвенно-зоологических исследований на песчаных почвах хвойно-широколиственных лесов Брянского полесья обнаружены 4 вида дождевых червей, принадлежащие к двум морфо-экологическим группам: подстилочные — *Dendrobaena octaedra* (Savigny, 1826), *Dendrodrilus rubidus tenuis* (Eisen, 1874); почвенно-подстилочные — *Lumbricus rubellus* (Hoffmeister, 1843) и *Eisenia nordenskioldi* (Eisen, 1879). По ареалу этих видов: *D. octaedra*, *D. r. tenuis* и *L. rubellus* относятся к космополитам, *E. nordenskioldi* широко распространен в азиатской части России, в Брянской области проходит западная граница области его распространения. Всего для зоны хвойно-широколиственных лесов указывается не менее десяти массовых видов (Перель, 1979).

В сосняках кустарничково-зеленомошных дождевые черви не обнаружены (единично встречены такие мезосапрофаги, как многоножки-кивсяки, моллюски, лесные тараканы). Очевидно, что главным лимитирующим фактором для дождевых червей служит легкий гранулометрический состав почв и низкая влажность минерального горизонта и горизонта подстилки. В смешанных лесах с сосной, елью и

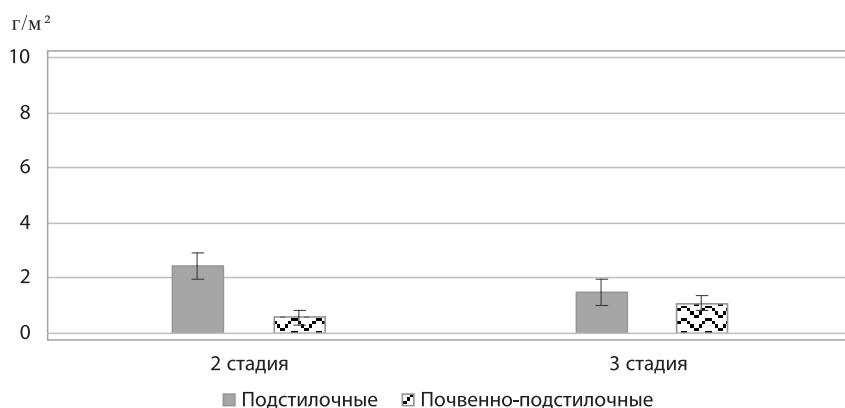


Рисунок 3.1.5. Биомасса морфо-экологических групп дождевых червей на средней и поздней стадиях сукцессии в лесах Брянского полесья.

дубом неморально-бореальнотравных и в широколиственных лесах с елью неморальнотравных заселяются подстилочные и почвенно-подстилочные виды дождевых червей, биомасса которых остается очень низкой (табл. 3.1.3; рис. 3.1.5).

Таблица 3.1.3.

Численность и биомасса дождевых червей в хвойно-широколиственных лесах
Брянского полесья

Вид	Морфо-экологическая группа	Сосняки кустарничково-зеленомошные		Смешанные леса с сосной, елью и дубом		Широколиственные леса с елью	
		Численность, экз./м ²	Биомасса, г/м ²	Численность, экз./м ²	Биомасса, г/м ²	Численность, экз./м ²	Биомасса, г/м ²
<i>Dendrobaena octaedra</i>	Подстилочные	0	0	12,0±4,6	1,3±0,8	7,3±2,8	3,3±0,5
<i>Dendrodrilus rubidus tenuis</i>		0	0	2,0±0,3	1,2±0,6	0,7±0,3	0,2±0,5
<i>Lumbricus rubellus</i>	Почвенно-подстилочные	0	0	0	0	1,3±0,4	1,1±0,3
<i>Eisenia nordenskioldi</i>		0	0	0,3±0,2	0,6±0,2	0	0
Всего:		0	0	14.3±5,8	3,1±1,2	9,3±3,1	4,6±0,9

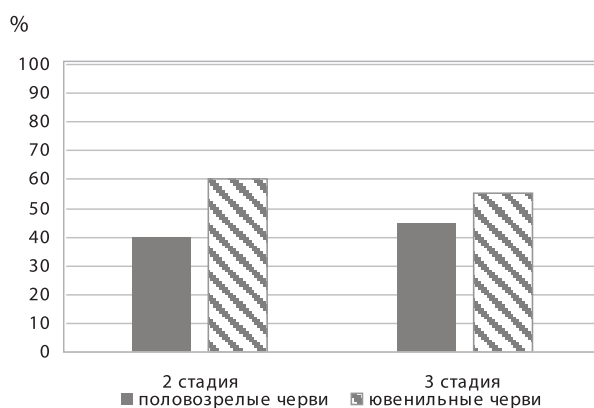


Рисунок 3.1.6. Доля (%) по численности ювенильных и половозрелых дождевых червей на средней и поздней стадиях сукцессии в лесах Брянского полесья.

Поскольку основные свойства почвы, важные для функционирования для дождевых червей, не изменяются в этих типах леса, даже поступление опада широколиственных видов, благоприятного для развития комплекса дождевых червей, оказывается недостаточным для интенсивного развития этих групп и внедрения новых, активная жизнедеятельность которых непосредственно связана с минеральным горизонтом почвы. Доля ювенильных червей в смешанных лесах с сосной, елью и дубом и в широколиственных лесах с елью не различается и составляет 55–60% (рис. 3.1.6), что свидетельствует об устойчивости демографической структуры популяции люмбрицид на этих территориях.

Таким образом, в песчаных почвах сосновых лесов отсутствует почвообразовательный комплекс дождевых червей, разложение подстилки замедлено и отчасти осуществляется насекомыми (главным образом, лесными тараканами сем. *Ectobiidae*) и двупарноногими многоножками. При смене растительных сообществ и изменении качества опада на более благоприятный для мезосапрофагов, происходит внедрение подстилочных и почвенно-подстилочных видов дождевых червей, которые тем не менее остаются малочисленными и их функциональная роль в деструкции подстилки невелика.

Выводы

1. Установлены различия фауны люмбрицид в почвах между равнинными и горными хвойно-широколиственными лесами. В лесах Брянского полесья и Москворецко-Окской равнины обитают космополитные виды и один вид с широким ареалом на территории России (*E. nordenskioldi*). Фауна дождевых червей Северо-Западного Кавказа представлена большей частью крымско-кавказскими эндемиками, доля космополитов невелика.

2. Различия в комплексах мезосапрофагов между объектами в равнинных и горных хвойно-широколиственных лесах обусловлены гранулометрическим составом почв, тогда как на каждом объекте они связаны с сукцессией растительности и изменением качества опада. Наименее благоприятные условия для почвенных сапрофагов, в том числе и для группы дождевых червей, сложились в легких песчаных почвах Брянского полесья. В сосняках кустарничково-зеленомошных Брянского полесья дождевые черви не обнаружены, в широколиственных лесах с елью заселяются 4 вида люмбрицид, при этом они составляют только две морфо-экологические группы, связанные с подстилкой, биомасса которых и, следовательно, роль в разложении подстилки также очень низкая.

3. В суглинистых почвах Москворецко-Окской равнины и Северо-Западного Кавказа происходит формирование полноценного почвообразовательного комплекса дождевых червей в ходе сукцессии. В этих рядах от ранних стадий сукцессии к поздним увеличивается как видовое разнообразие люмбрицид (от 4 до 7–9 видов), так и доля в группировке различных функциональных групп, включая норных червей, которые служат индикаторами поздних стадий сукцессий лесов. Высокая биомасса различных групп свидетельствует о большой роли этой группы сапрофагов как в деструкции подстилки, так и в перемещении органического вещества по почвенному профилю.

В динамике комплекса почвенных мезосапрофагов в ходе сукцессионного развития лесов можно выделить общие закономерности: увеличение таксономического и функционального разнообразия мезосапрофагов от ранних стадий сукцессий к поздним, закономерное увеличение биомассы наиболее многочисленной группы мезофауны — дождевых червей, устойчивость демографической структуры дождевых червей — на всех стадиях сукцессионных рядов высока доля ювенильных особей в онтогенетических спектрах. Показано преимущество смешанного опада для функционирования дождевых червей.

Оценка запасов углерода в почвах хвойно-широколиственных лесов на разных стадиях восстановительных сукцессий

В лесных экосистемах пул почвенного углерода весьма значителен: в бореальных и умеренных лесах доля почвенного углерода составляет 60–85% от общего запаса углерода (Framstad et al., 2013). Парадигма «углерод нейтральности» старовозрастных лесов, представляющих заключительную стадию сукцессий, в последнее десятилетие не находит подтверждения в ряде работ. Демонстрируется продолжающееся накопление углерода в лесах на поздних стадиях сукцессий (Luyssaert et al., 2008; Lewis et al., 2009). На основе прямых периодических повторных измерений накопление углерода демонстрируется в почвах старовозрастных (более 400 лет) лесах китайской провинции Гуандун (Zhou et al., 2006), а также в буковых 250-летних лесах Германии (Tefs, Gleixner, 2012). Для оценки изменения запасов почвенного углерода в ходе сукцессий лесов часто используется метод хронопоследовательностей (chronosequences) из-за невозможности проведения прямых измерений на протяжении многих десятков лет и даже столетий. Эти хроноряды подбираются на разных лесных участках с древостоями разного возраста, формирующимися в сходных условиях действия различных факторов (рельеф, климат, почвообразующие породы, история землепользования и др.). Применение такого подхода позволило продемонстрировать накопление углерода в почвах в ходе постпирогенной сукцессии бореальных лесов при длительном отсутствии пожаров (от 50 до 5000 лет) на островах в Швеции (Wardle et al., 2012; Clemmensen et al., 2013, 2015).

Оценки запасов углерода в почвах хвойно-широколиственных лесов редки по сравнению с оценками, проведенными в бореальных лесах.

Цель данной главы — дать сравнительную оценку запасов углерода в песчаных и суглинистых почвах равнинных и горных хвойно-широколиственных лесов европейской части России на разных стадиях восстановительных послерубочных сукцессий, идентифицированных на основе популяционного подхода.

Сравнение запасов углерода в почвах хвойно-широколиственных лесов

Москворецко-Окская равнина. Общие запасы почвенного углерода в профиле LFH-A-EL-BT демонстрировали тенденцию возрастания от ранней к поздней стадии сукцессии. На ранней и переходной (промежуточной) стадиях средние запасы углерода составляли 55 и 58 т/га соответственно, на поздней стадии — 59 т/га (Куз-

нецова и др., 2019). При этом вклад подстилки в общие запасы углерода в профиле LFH-A-EL-BT увеличивался от 2% на ранней и переходной стадиях до 4% на поздней стадии. На ранней и переходной стадиях сукцессии в подгоризонте L содержалось до 100% от общих запасов подстилки, поскольку подгоризонты подстилки F и H на этих стадиях не представлены или представлены фрагментарно. В подстилках в среднем накапливается 0,9 т/га углерода. На поздней стадии уровень аккумуляции углерода в подгоризонте L сопоставим — 1,1 т/га, тогда как в подгоризонтах F(H) запасы углерода на ранней и переходной стадиях сукцессии оказались существенно ниже, чем на поздней — 0–0,4 и 0,2–1,5 т/га соответственно.

Накопление углерода в подгоризонтах F(H) на поздней стадии сукцессии обусловлено увеличением массы этих подгоризонтов, что связано с существенным вкладом медленноразлагаемого опада хвои ели, вносящей на этой сукцессионной стадии существенный вклад в структуру древостоя. Общие запасы углерода в подстилке на поздней стадии сукцессии существенно возрастают, составляя в среднем 1,8 т/га, тогда как на ранней и переходной стадиях запасы не различались и составляли 1,0 т/га.

Максимальные запасы углерода в минеральных горизонтах суглинистых почв обнаружены в горизонте А (табл. 3.2.1). Доля горизонта А в общем запасе углерода не изменялась по стадиям сукцессий и варьировала в среднем от 65% на ранней и промежуточной до 60% на поздней стадии. На поздней стадии сукцессии в горизонте А, несмотря на его меньшую мощность по сравнению с почвами ранней и промежуточной стадий сукцессии, запас органического С сопоставим с ранними стадиями сукцессии, что обусловлено увеличением плотности А горизонта. Это может быть связано с уменьшением по сравнению с предыдущими стадиями в 2,7 раза биомассы собственно почвенных дождевых червей, которые в большой степени способствуют снижению плотности почвы.

Накопление углерода в элювиальном горизонте EL наиболее значительно на промежуточной и поздней стадиях сукцессии, что обусловлено его более высокой плотностью и мощностью. Запасы углерода в иллювиальном горизонте BT почвообразующей породе сопоставимы на всех стадиях сукцессии. Вклад нижних минеральных горизонтов в общие запасы почвенного углерода составлял 34% от общих запасов.

Сравнение запасов углерода с учетом подстилки и фиксированного слоя минерального профиля мощностью 0–100 см демонстрирует тенденцию повышения запасов углерода в почвах от 61 т/га на ранней стадии сукцессии до 66 и 68 т/га на промежуточной и поздней стадиях соответственно. Наиболее существенное возрастание запасов на поздней стадии фиксируется в слое 50–100 см, а также в подстилке (табл. 3.2.1)

Северо-Западный Кавказ. Общие запасы углерода в профиле почв LFH-A-AB-B на ранней и промежуточной стадиях сукцессии не различались и составляли 74 и 78 т/га соответственно. На поздней стадии происходит существенное снижение запасов до 61 т/га. Вклад подстилки в общие запасы углерода на ранней и промежуточной стадиях не различался (4,2 и 3,9% соответственно), но резко (в 2 раза) повышался на поздней стадии, в основном, за счет верхнего подгоризонта подстилки.

Запасы углерода в подгоризонте L в лесах на поздней стадии сукцессии оказались существенно (в 2 раза) больше, чем на ранней и промежуточной (табл. 3.2.2). Сходные, но гораздо менее ярко выраженные тенденции наблюдаются и в нижних подгоризонтах подстилки. При этом содержание углерода как в подгоризонте L, так и в

Таблица 3.2.1.

Запасы углерода в сульфидных почвах Москворецко-Окской равнины
на разных стадиях сукцессии (По данным Кузнецова и др., 2019)

Показатель	ν			Среднее по горизонту			Станд. откл. по горизонту			Общее среднее	Общее станд. откл.	p		
	I	II	III	I	II	III	I	II	III			I	II	III
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
L (I=12, II=13, III=13)														
C общ, %	0,3	0,2	-0,5	36,4	36,34	35,1	8,38	7,15	6,98	35,93	7,53	0,798	0,814	0,627
C/N	2,1	0,3	-2,4	27	25	23	4	3	4	26	4	0,032	0,757	0,016
Запасы C (т/га)	-0,7	-0,4	1,1	0,8	0,9	1,0	0,3	0,4	0,6	0,9	0,5	0,455	0,697	0,262
Горизонт F(H) (I=10, II=11, III=13)														
C общ, %	-0,1	-0,1	1,1	12,1	11,12	13,18	3,49	3,69	4,53	12,2	4,07	0,93	0,292	0,273
C/N	0,8	0,8	1	19,89	18,14	19,93	1,2	2,55	2,95	19,34	2,56	0,422	0,062	0,297
Запасы C (т/га)	-2,1	-2,1	4,3	0,2	0,2	0,8	0,1	0,1	0,4	0,4	0,4	0,035	0,015	0,000
Горизонт A (I=12, II=13, III=13)														
C общ, %	-1	0,2	0,7	3,08	3,31	3,39	0,66	0,67	0,96	3,26	0,79	0,323	0,804	0,472
C/N	-1,6	-2,3	3,9	12	11	13	1	1	1	12	1	0,107	0,02	0,000
Плотность (г/см ³)*	-4,98	0,57	3,4	0,48	0,63	0,7	0,01	0,1	0,05	0,62	0,11	0	0,571	0,001
Мощность (м)**	1,94	-0,16	-1,61	0,28	0,26	0,24	0,04	0,05	0,04	0,26	0,05	0,052	0,874	0,107
Запасы C (т/га)**	-0,5	0,1	0,3	36,1	37,7	38,1	8,4	8,5	13,7	37,3	10,6	0,643	0,886	0,756
Горизонт EL (I=12, II=13, III=14)														
C общ, %	0,2	-0,1	-0,1	0,39	0,38	0,39	0,1	0,08	0,1	0,39	0,1	0,828	0,898	0,934
C/N	0,1	-0,7	0,6	8	8	8	1	1	1	8	1	0,907	0,489	0,57
Плотность (г/см ³) *	-3,5	2,96	-0,18	0,78	1,01	0,9	0,17	0,06	0,11	0,91	0,15	0	0,003	0,856

Таблица 3.2.1. (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Мощность (м)	0,14	-1,21	1,39	0,14	0,12	0,15	0,02	0,02	0,07	0,14	0,05	0,887	0,226	0,165
Запасы С (т/га)*	-1,7	0,3	1,5	3,9	4,9	5,3	1	1,3	2,6	4,7	1,9	0,842	0,007	0,011
Горизонт ВТ (I=12, II=16, III=16)														
С общ, %	-0,8	-0,6	1,3	0,22	0,23	0,24	0,02	0,05	0,05	0,23	0,04	0,413	0,579	0,189
С/N	0,8	-1,8	1	6	6	6	1	1	1	6	1	0,443	0,068	0,316
Запасы С (т/га)*	0,2	-2,7	2,5	14,4	13,3	15,2	0,4	1,1	2,3	14,3	1,8	0,087	0,766	0,144
Горизонт ВС (I=6, II=8, III=8)														
С общ, %	-2,1	-0,2	2,1	0,2	0,22	0,25	0,02	0,02	0,04	0,23	0,04	0,039	0,88	0,039
С/N	1,2	-1,4	0,3	6	6	6	1	1	1	6	1	0,235	0,166	0,776
Запасы С в 10 см (т/га)*	-2,1	-0,2	2,1	3,2	3,6	3,9	0,4	0,4	0,7	3,6	0,6	0,039	0,88	0,039
По слоям (I=6, II=7, III=7)														
Запасы С подстилки (LFH)	-1,3	-1,8	3,1	1,0	1,1	1,8	0,1	0,6	0,6	1,4	0,7	0,178	0,065	0,002
Запасы С в слое 0-30 см	-0,8	0,7	0,1	35,9	40,8	39,2	7,3	8,1	12,3	38,8	9,8	0,398	0,498	0,893
Запасы С в слое 0-50 см	-0,8	0,8	-0,1	43,2	48,5	45,7	7,8	8,6	12,2	45,9	10	0,442	0,417	0,942
Запасы С в слое 50-100 см	-1,2	-1,1	2,3	16,8	17,0	19,9	1,1	1,3	3,6	18,0	2,8	0,242	0,254	0,023
Запасы С в слое 0-100 см	-1	0,5	0,5	60,1	65,5	65,6	7,6	8,7	14,3	63,9	11	0,321	0,652	0,615
Запасы С в слое LFH-100 см	-1,1	0,3	0,7	61,1	66,6	67,4	7,6	9,1	14,2	65,3	11,1	0,286	0,741	0,487

I — ранняя стадия/ берёзово-липовые с осиной неморальнотравные леса; II — промежуточная/ липовые леса с берёзой и осиной неморальнотравные; III — поздняя/ широколиственно-еловые бореально-неморальнотравные леса. *определено только в опорных разрезах, n=4 ** запасы и мощность посчитаны как сумма горизонта А и переходного АЕ.

подгоризонте FH, напротив, на поздней стадии существенно снижалось по сравнению с ранней и промежуточной стадиями.

Содержание азота в L подгоризонте на ранней стадии оказалось существенно больше, чем на промежуточной и поздней стадиях (Шевченко и др., 2019). Отношение C/N значительно меньше на ранней стадии и не отличалось между промежуточной и поздней стадиями. Аналогичные закономерности для содержания азота и отношения C/N наблюдаются и в подгоризонте FH.

Выявленные различия объясняются качеством опада: на начальной стадии опад граба, жимолости, мелкотравья богат азотом, а на поздней стадии опад бука и пихты содержит меньше азота и больше вторичных метаболитов (McClaugherty, Berg, 1987). Установлена зависимость запасов углерода в подстилке от доли пихты и бука в составе древостоя в лесах Северо-Западного Кавказа (рис. 3.2.1). Опад бука низкого качества разлагается медленнее, накопление углерода на поздней стадии происходит за счет накопления в подстилках вторичных метаболитов. Следовательно, возрастание запасов углерода на поздней стадии объясняется значительным возрастанием запаса подстилки, главным образом, в верхнем подгоризонте.

Вклад гумусового горизонта A в общие запасы почвенного углерода весьма значителен и составляет 57–59% на ранней и промежуточной стадиях сукцессии, тогда как на поздней стадии вклад этого горизонта — не превышал 40%, при этом запасы углерода на поздней стадии снижались почти в два раза. Самые высокие запасы углерода обнаруживаются на ранней стадии, а самые низкие — на поздней. При этом на ранней стадии мощность этого горизонта небольшая, но его плотность значительно выше, чем на промежуточной стадии.

В гумусовом горизонте A на поздней стадии происходит значительное снижение содержания азота и углерода (в полтора раза и выше) и уменьшение отношения C/N

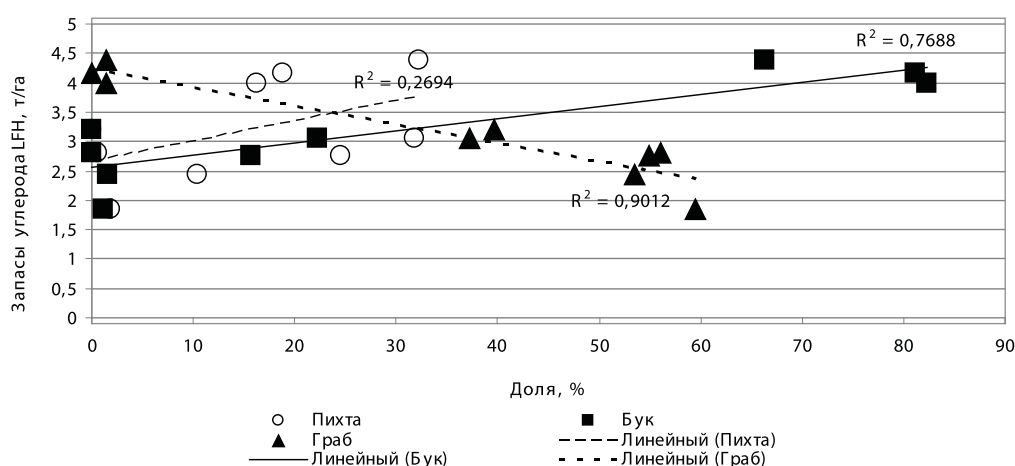


Рисунок 3.2.1. Зависимость запасов почвенного углерода от доли пихты, бука, граба в составе древостоев лесов Северо-Западного Кавказа.

Таблица 3.2.2.

Запасы углерода в суглинистых почвах Северо-Западного Кавказа
на разных стадиях сукцессии (По данным Шевченко и др., 2019)

Показатель	ν			Среднее по горизонту			Станд. откл. по горизонту			Общее среднее	Общее ст. откл.	p		
	I	II	III	I	II	III	I	II	III			I	II	III
Стадия сукцессии/Тип леса	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Горизонт L (I=9, II=9, III=15)														
С общ, %	1	1,3	-2,1	38,68	39,02	35,03	3,41	3,12	6,24	37,12	5,21	0,299	0,205	0,039
C/N	-2,1	1,2	0,8	22	25	24	1	2	3	24	3	0,033	0,221	0,419
Запасы С (т/га)	-2,1	-2,7	4,3	1,4	1,3	2,8	0,1	0,2	0,8	2	0,9	0,035	0,006	0
Горизонт FH (I=9, II=9, III=15)														
С общ, %	1,6	1,9	-3,1	27,4	28,1	20,3	7,3	5,7	4,1	24,4	6,7	0,112	0,056	0,002
C/N	-3	-0,8	3,4	19	20	23	1	2	2	21	3	0,003	0,442	0,001
Запасы С (т/га)	-0,3	0,4	-0,1	1,4	1,5	1,4	0,4	0,4	0,2	1,4	0,3	0,78	0,673	0,899
Горизонт А (I=15, II=15, III=15)														
С общ, %	2	2,8	-4,8	4,83	5,03	2,79	1,07	0,89	0,88	4,2	1,39	0,044	0,005	0
C/N	0,7	3,3	-4	12	12	10	1	1	1	11	1	0,501	0,001	0
Плотность (г/см ³)*	1,7	-2	0,7	0,89	0,7	0,83	0,32	0,13	0,17	0,8	0,23	0,081	0,049	0,513
Мощность (м)	-2,3	1,9	0,4	0,1	0,12	0,12	0,03	0,02	0,01	0,12	0,02	0,02	0,063	0,665
Запасы С (т/га)	2,1	2,5	-4,6	42,5	43,2	24,5	10,3	8,9	7,6	36,6	12,5	0,035	0,013	0
Горизонт АВ (I=15, II=15, III=15)														
С общ, %	-1,7	0,6	1,1	1,25	1,52	1,59	0,54	0,54	0,49	1,46	0,54	0,084	0,575	0,255
C/N	0,5	0,8	-1,2	10	10	9	1	1	1	9	1	0,651	0,427	0,216
Плотность (г/см ³)*	2,5	-0,8	-2	1,08	0,96	0,91	0,24	0,09	0,08	0,98	0,17	0,013	0,411	0,042

Таблица 3.2.2. (окончание)

<i>1</i>	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Мощность (м)	-2,6	1,6	0,9	0,07	0,11	0,1	0,01	0,06	0,05	0,09	0,05	0,011	0,111	0,361
Запасы С (т/га)	-2,2	1,7	0,5	9,0	15,9	13,8	4,1	11,7	5	13	8,3	0,031	0,096	0,652
Горизонт В (I=6, II=15, III=9)														
С общ, %	0,6	0,1	-0,8	0,6	0,57	0,53	0,17	0,17	0,25	0,57	0,2	0,527	0,889	0,441
С/N	3	-1	-2	8	6	5	1	1	2	6	2	0,002	0,306	0,045
Плотность (г/см ³) *	2,7	-1,9	-1,4	1,55	1,04	1,09	0,56	0,07	0,07	1,25	0,42	0,007	0,053	0,155
Мощность (м)	-1,2	-1,4	2,6	0,13	0,13	0,18	0,05	0,04	0,05	0,15	0,05	0,222	0,171	0,01
Запасы С (т/га)	1,1	-1,5	0,3	19,3	15,7	18,3	6,1	1,4	6	17,8	5,3	0,272	0,134	0,739
Горизонт ВС (I=9, II=6, III=4)														
С общ, %	0,4	1,4	-1,6	0,45	0,5	0,33	0,09	0,39	0,14	0,41	0,27	0,681	0,176	0,101
С/N	2	0,9	-2,5	6	5	4	1	2	1	5	1	0,046	0,349	0,012
Запасы С в 10 см	0,4	1,4	-1,6	4,74	5,24	3,45	0,99	4,13	1,51	4,35	2,81	0,681	0,176	0,101
По слоям (I=6, II=6, III=6)														
Запасы С подстилки (LFH)	-1,6	-1,5	3,1	2,7	2,8	4,7	0,4	0,6	1,2	3,4	1,2	0,105	0,132	0,002
Запасы С в слое 0–30 см	0,8	1,9	-2,8	57,5	62,1	42,9	7,8	4,2	12,2	54,2	11,9	0,416	0,052	0,006
Запасы С в слое 0–50 см	0,8	1,5	-2,3	68,7	71,9	55,5	8,9	4,4	15,6	65,3	12,9	0,446	0,135	0,024
Запасы С в слое 50–100 см	1,9	-0,2	-1,7	23,7	19,7	16,9	5	0,6	6,2	20,1	5,4	0,051	0,812	0,087
Запасы С в слое 0–100 см	1,2	1,1	-2,3	92,4	91,6	72,3	12,1	4,7	20,7	85,5	16,9	0,229	0,287	0,023
Запасы С в слое LFH-100 см	1,1	1	-2,1	95,2	94,4	77	12,1	4,7	21	88,9	16,5	0,267	0,328	0,037

I — ранняя стадия/ осиново-грабовые жимолостно-мелкотравные леса; II — переходная/буко-пихто-грабовые мелкотравные; III — поздняя/ пихто-букковые метвопокровные леса. *определено только в опорных разрезах, n=4.

от 12 на переходной и ранней стадиях до 10 на поздней. Снижение содержания биогенов на поздней стадии в горизонте А объясняется низкой скоростью разложения опада низкого качества, что ограничивает их поступление в гумусовые горизонты, а также отсутствием травяно-кустарничкового яруса и, соответственно, корневого опада растений трав и кустарничков. Показано, что в лесах, формируемых видами деревьев, способствующих накоплению подстилки, таких как ель и бук, в верхних минеральных горизонтах запас углерода ниже, чем в лесах, формируемых деревьями, продуцирующими быстроразлагаемый опад (Vesterdal et al., 2008). Снижение содержания углерода в горизонте А в буковых лесах наблюдалось и в других исследованиях (Aubert et al., 2006; Kramer, 2009; Langenbruch, 2012).

Относительное обогащение гумуса в горизонте А азотом на поздней стадии сукцессии можно объяснить деятельностью почвенной мезофауны (см. Главу 3.1). На этой стадии биомасса норных дождевых червей (*Dendrobaena mariupoliensis*) возрастает почти в восемь раз по сравнению с предыдущими стадиями. Как известно, деятельность норных червей способствует относительному обогащению гумуса азотом (Битюцкий, 2007). Также на этой стадии значимо выше численность и биомасса собственно почвенных дождевых червей (главным образом *Dendrobaena shmidtii shmidtii*), которые, как вторичные гумусопотребители, могут способствовать снижению содержания почвенного углерода в гумусовом горизонте и обогащению органического вещества азотом. Таким образом, снижение запасов углерода в гумусовом горизонте почв на поздней стадии сукцессии в основном связано с уменьшением его содержания.

Вклад в общие запасы углерода горизонта АВ оказался существенно ниже, чем горизонта А, и составлял 16% на ранней стадии, возрастая до 17–22% на промежуточной и поздней стадиях сукцессии. При этом мощность горизонта АВ на ранней стадии сукцессии оказалась самой незначительной, в нем содержалось меньше и углерода, и азота, чем на других стадиях, тогда как отношение C/N на всех стадиях оставалось сопоставимым. Следовательно, низкие запасы углерода в горизонте АВ на ранней стадии объясняются его низким содержанием и незначительной мощностью. Можно предположить, что на этой стадии более ярко выражены процессы элювиирования, что приводит к существенному снижению содержания углерода в этом горизонте почв.

Вклад иллювиальных горизонтов в общие запасы углерода варьирует от 18 до 47%, существенно снижаясь на промежуточной стадии (до 22%), тогда как на ранней и поздней стадиях составлял 23 и 30% соответственно. При этом самая высокая плотность этого горизонта обнаруживается на ранней стадии, а самая высокая мощность — на поздней стадии сукцессии. Содержание углерода, так же как и азота, на всех стадиях сукцессии сопоставимо, а отношение C/N больше на ранней стадии и меньше на поздней стадии. Относительно широкое отношение C/N на ранней стадии можно объяснить более интенсивным иллювиированием органического вещества, мигрирующего из верхнего горизонта АВ. Более высокая насыщенность гумуса азотом на поздней стадии может быть связана с деятельностью дождевых червей, биомасса которых здесь существенно возросла.

Вклад горизонта ВС, отличающегося от других минеральных существенно более высокой плотностью, в общие запасы углерода незначителен и составляет 5–6%, не различаясь (как и содержание углерода) между стадиями сукцессии. При этом, как

и в горизонте В, отношение C/N достоверно выше на ранней стадии и ниже на поздней стадии сукцессии.

Таким образом, снижение общих запасов углерода в почвах на поздней стадии сукцессии в лесах Северо-Западного Кавказа связано со снижением запасов в гумусовом горизонте почв, тогда как запасы в подстилке, напротив, возрастали.

Сравнение запасов углерода с учетом фиксированного слоя минерального профиля мощностью 0–100 см демонстрирует, что меньше всего почвенного углерода (72 т/га) аккумулировано на поздней стадии сукцессии, тогда как на начальной и промежуточной стадиях запасы существенно не различались, составляя соответственно около 92 т/га. При этом запасы углерода в подстилке были значительно выше на поздней стадии: 4,7 т/га против 2,7 и 2,8 на начальных и промежуточных стадиях.

Брянское полесье. В полидоминантных широколиственных лесах с елью общие запасы почвенного углерода в профиле LFH-AY-E-BF оказались выше (65 т/га), чем в сосняках кустарничково-зеленомошных (50 т/га). При этом вклад подстилки в общие запасы углерода в профиле LFH-AY-E-BF снижался от 23% в сосняках до 14% в широколиственных лесах. В смешанных лесах с сосной, елью и дубом вклад подстилки в общие запасы углерода достигал 28%. Высокий уровень аккумуляции углерода в подгоризонте L подстилки характерен для широколиственных лесов с елью, что, в первую очередь, обусловлено более высокой массой этого подгоризонта. Так, в подгоризонте L подстилки сосняков в среднем накапливалось 2,7 т/га углерода, в широколиственных лесах запасы углерода составляли 3,2 т/га. В подгоризонте FH накопление углерода наиболее ярко выражено в сосняках, где запасы углерода варьировали от 6,5 до 14,3 т/га, тогда как в широколиственных лесах с елью уровень аккумуляции углерода в этом подгоризонте подстилки оказался существенно ниже и варьировал от 3,3 до 5,9 т/га. Это объясняется более значительной массой подгоризонтов FH в сосновых лесах, относительно низкой биомассой почвенной биоты и большим содержанием углерода в них. В сосновых лесах процессы трансформации опада и перевода его в доступную для биоты форму протекают медленнее, что способствует накоплению грубого, недифференцированного материала. Это связано с высоким содержанием медленноразлагаемых лигнинсодержащих соединений, входящих в состав хвойного опада, и более кислой реакцией среды. В целом общие запасы углерода в подстилке сосняков существенно выше, чем широколиственных лесов с елью: 11,2 и 8,0 т/га соответственно. В смешанных лесах с сосной, елью и дубом отмечены самые низкие запасы углерода в подстилке: в подгоризонте L в среднем накапливалось 1,4 т/га, в подгоризонте FH — 5,3 т/га. Полученные результаты по общим запасам углерода в подстилке сопоставимы с результатами, полученными другими исследователями (Честных и др., 2007; Щепаченко и др., 2013).

В песчаных почвах на всех площадках максимальные запасы углерода отмечены в горизонте AY (табл. 3.2.3). Доля горизонта AY в общем запасе углерода варьировала незначительно, в среднем от 44% в сосняках до 47% в широколиственных лесах с елью. В почвах смешанных лесов с сосной, елью и дубом доля горизонта AY самая высокая — 55%. Несмотря на то, что смена доминирующих растений приводит к увеличению содержания углерода в гумусовом горизонте почв широколиственных лесов, благодаря существенному вкладу видов с быстроразлагающимся опадом, уровень аккумуляции органического вещества в этих горизонтах

Таблица 3.2.3.
Запасы углерода в песчаных почвах лесов Брянского полесья (По данным: Кузнецова и др., 2019)

Показатель	ν			Среднее по горизонту			Станд. откл. по горизонту			Общее среднее	Общее ст. откл.	p		
	I	II	III	I	II	III	I	II	III			I	II	III
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Горизонт L (I=12, II=12, III=12)														
C общ, %	3,5	-0,1	-3,4	46,99	43,56	40,44	1,83	3,41	3,32	43,66	3,98	0,000	0,912	0,001
C/N	5	-1,6	-3,4	32	22	19	5	2	2	24	7	0,000	0,101	0,001
Запасы C (т/га)	1,1	-4,2	3,2	2,7	1,4	3,2	0,8	0,6	0,6	2,4	1	0,281	0,000	0,002
Горизонт FH (I=12, II=12, III=12)														
C общ, %	4,8	-1,2	-3,6	43,46	31,79	27,09	3,75	5,12	4,39	34,11	8,2	0,000	0,236	0,000
C/N	5,2	-1,2	-4	29	20	16	4	1	1	22	6	0,000	0,227	0,000
Запасы C (т/га)	4,5	-1,7	-2,7	8,5	5,3	4,8	1,9	1,2	0,9	6,2	2,1	0,000	0,080	0,006
Горизонт AY (I=12, II=12, III=12)														
C общ, %	-2,9	2,7	0,2	1,67	3,65	2,74	0,49	1,83	1,02	2,69	1,48	0,004	0,006	0,880
C/N	4	-0,1	-3,9	20	16	13	3	3	2	16	4	0,000	0,941	0,000
Плотность (г/см ³)*	-0,1	-2,8	2,8	1,18	1,05	1,32	0,19	0,13	0,17	1,18	0,2	0,963	0,006	0,005
Мощность (м)	3,4	-1,9	-1,5	0,11	0,08	0,08	0,03	0	0,02	0,09	0,02	0,001	0,052	0,135
Запасы C (т/га)*	-1,3	0	1,3	24,5	28,4	32,3	7,7	13,8	13,4	28,4	12,4	0,184	0,998	0,185
Горизонт E (I=12, II=12, III=16)														
C общ, %	4,1	0	-3,8	0,47	0,3	0,17	0,13	0,1	0,13	0,3	0,17	0,000	0,990	0,000
C/N	4,8	-0,5	-4	17	13	11	2	2	1	14	3	0,000	0,597	0,000
Плотность (г/см ³)*	-3,6	-3,8	2,1	1,18	1,17	1,69	0,3	0,08	0,34	1,53	0,39	0,000	0,000	0,033
Мощность (м)	-3,3	-1,3	5,8	0,07	0,17	0,49	0,01	0,04	0,2	0,24	0,21	0,001	0,176	0,000

Таблица 3.2.3. (окончание)

1		2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Запасы С (т/га) *		-2,3	-0,6	7,3	4,1	5,9	13	1,6	2	5,7	6,6	4,5	0,021	0,537	0,000
Горизонт BF (I=6, II=15, III=9)															
С общ, %		0,95	-0,64	-0,13	0,39	0,3	0,27	0,1	0,15	0,19	0,32	0,17	0,340	0,525	0,899
C/N		2,4	0,7	-2,8	16	14	11	2	3	2	13	3	0,015	0,509	0,000
Плотность (г/см³) *		-0,6	-3,3	3,4	1,25	1,13	1,6	0,28	0,11	0,27	1,33	0,31	0,493	0,001	0,001
Мощность (м)		0,9	-4,4	2,2	0,26	0,2	0,29	0,04	0	0,05	0,24	0,05	0,360	0,000	0,030
Запасы С (т/га) *		0,3	-2,6	2,9	12,3	7,1	15,2	1,9	2,6	10,4	11,4	9	0,788	0,010	0,003
Горизонт BC (I=9, II=6, III=4)															
С общ, %		0	0,3	-0,3	0,11	0,11	0,11	0,02	0,02	0,01	0,11	0,02	0,983	0,802	0,755
C/N		-0,2	0,4	-0,2	11	11	11	2	2	1	11	2	0,842	0,720	0,870
Плотность (г/см³)		0,5	-1,9	1,58	1,41	1,17	1,6	0,28	0,07	0,38	1,37	0,31	0,621	0,056	0,114
Запасы С в 10 см		0,6	-1,8	1,3	1,5	1,3	1,7	0,3	0,2	0,3	1,5	0,3	0,530	0,074	0,204
По слоям (I=7, II=7, III=6)															
Запасы С подстилки (LFH)		2,8	-2,3	-0,5	11,1	6,4	8,1	2,9	1,8	1,5	8,6	2,9	0,006	0,021	0,641
Запасы С в слое 0–30 см		0,2	-1,3	1,1	31,9	25,7	36,4	9	16	11,8	31,1	13,4	0,838	0,198	0,259
Запасы С в слое 0–50 см		0,6	-1,3	0,7	40,3	32,1	41	11,12	15,62	12	37,6	13,73	0,541	0,197	0,479
Запасы С в слое 50–100 см		-0,8	-1,5	2,4	9	7,7	16,3	2,5	3,2	9	10,7	6,6	0,407	0,141	0,017
Запасы С в слое 0–100 см		0,2	-1,7	1,6	49,3	39,8	57,3	12,3	14,3	17,9	48,4	16,4	0,859	0,095	0,121
Запасы С в слое LFH-100 см		0,6	-1,9	1,4	60,4	46,2	65,4	14,7	14,7	18	56,9	17,7	0,535	0,054	0,173

I — сосняки кустарничково-зеленомошные бореальноотравные; II — смешанные леса с сосной, елью, дубом и др. неморально-бореальноотравные; III — широколиственные леса с елью неморальноотравные.

* определено только в опорных разрезах, n=3.

почв сосновых и широколиственных лесов не различался. Основным фактором накопления углерода в сосновых лесах является значительная мощность АУ горизонта, которая определяется интенсивными процессами промывания почвенного профиля, о чем свидетельствует значительный объем почвенных лизиметрических вод, отбираемых нами ежемесячно на протяжении 2016–2017 гг. (Казакова и др., 2018; см. Главу 2.3).

Под действием гравитационной воды в условиях зандровых местностей возможно активное физическое перемещение темноокрашенных гумусовых частиц вниз по профилю, что способствует увеличению мощности горизонта АУ.

Накопление углерода в элювиальном горизонте Е наиболее значительно в почвах полидоминантных широколиственных лесов с елью, что обусловлено не только большой мощностью этого горизонта, но и его высокой плотностью. Доля горизонта Е в сосняках составляла 8%, а в широколиственных лесах с елью — 20% от общих запасов.

Накопление углерода в иллювиальном горизонте В более значительно в почвах широколиственных лесов с елью за счет высокой плотности и мощности. Вклад иллювиальных горизонтов в сосновых лесах составляет 25% от общих запасов, в широколиственных лесах — 20%. В почвах смешанных лесов с сосной, елью и дубом доля горизонта Е и ВF составляла 12 и 17% соответственно.

Сравнение запасов углерода с учетом подстилки и фиксированного слоя минерального профиля мощностью 0–100 см демонстрирует, что меньше всего почвенного углерода (46 т/га) аккумулировано в смешанных лесах с сосной, елью и дубом, тогда как в сосняках кустарничково-зеленомошных и широколиственных лесах с елью запасы углерода составляли соответственно 60 и 65 т/га. При этом в слое 50–100 см запасы углерода значительно выше в широколиственных лесах, что объясняется большой мощностью почвенного профиля и развитостью элювиальных и иллювиальных горизонтов почв, тогда как в подстилке больше углерода накапливается в сосновых лесах.

Сравнение запасов углерода в песчаных и суглинистых почвах

К важным факторам, определяющим содержание и запас углерода, относится механический состав почв. Почвенное органическое вещество, ассоциированное с фракциями глины и ила, относительно стабильно (Fujisaki et al., 2018). Почвы разного механического состава могут по-разному реагировать на смену состава растительного сообщества лесов в ходе сукцессий, вызванных как природными, так и антропогенными факторами.

В лесах, развивающихся на песчаных почвах (Брянское полесье), запасы углерода в подстилке составляли в среднем около 9 т/га, тогда как в подстилке лесов Северо-Западного Кавказа и Москворецко-Окской равнины, формирующихся на суглинках, они не превышали 1,3 и 3,4 т/га соответственно (табл. 3.2.4). В верхнем подгоризонте подстилки лесов Брянского полесья аккумулировалась лишь третья

часть запасов, тогда как в лесах на суглинках, напротив, существенная часть углерода аккумулировалась в верхнем подгоризонте.

При этом содержание углерода также оказалось выше в подстилке лесов Брянского полесья. Незначительные запасы подстилки лесов Москворецко-Окской равнины объясняют самые низкие запасы углерода в ней. Слабая развитость подстилки в лесах Москворецко-Окской равнины по сравнению с лесами Брянского полесья и Северо-Западного Кавказа может объясняться самой высокой биомассой почвенно-подстилочных дождевых червей, жизнедеятельность которых приводит к ускорению разложения богатых элементами питания растительных остатков (рис. 3.2.2).

В гумусовых горизонтах почв самые низкие запасы углерода при его низком содержании обнаружены в лесах Брянского полесья. При этом в песчаных почвах этих лесов плотность гумусового горизонта оказалась самой высокой, а мощность — самой низкой. Запасы углерода в гумусовом горизонте суглинистых почв Москворецко-Окской равнины и Северо-Западного Кавказа сопоставимы, при этом самое высокое содержание углерода в этом горизонте наблюдается в почвах Кавказа, а самая высокая его мощность и самая низкая плотность обнаружена в почвах Москворецко-Окской равнины. Все эти различия связаны также с различиями в активности почвенной биоты, а именно, дождевых червей, достигающей своего пика в почвах Москворецко-Окской равнины. Песчаные почвы Брянского полесья являются неблагоприятным субстратом для развития почвенной биоты, а низкое качество опада бука и пихты, являющихся компонентами древостоя на промежуточной и поздней стадиях сукцессий лесов Северо-Западного Кавказа, ограничивают активность почвенной биоты.

Самые высокие запасы углерода и его высокое содержание в других минеральных горизонтах почв обнаруживаются на Северо-Западном Кавказе. При этом самая высокая плотность и мощность элювиальных горизонтов отмечается в почвах Брян-

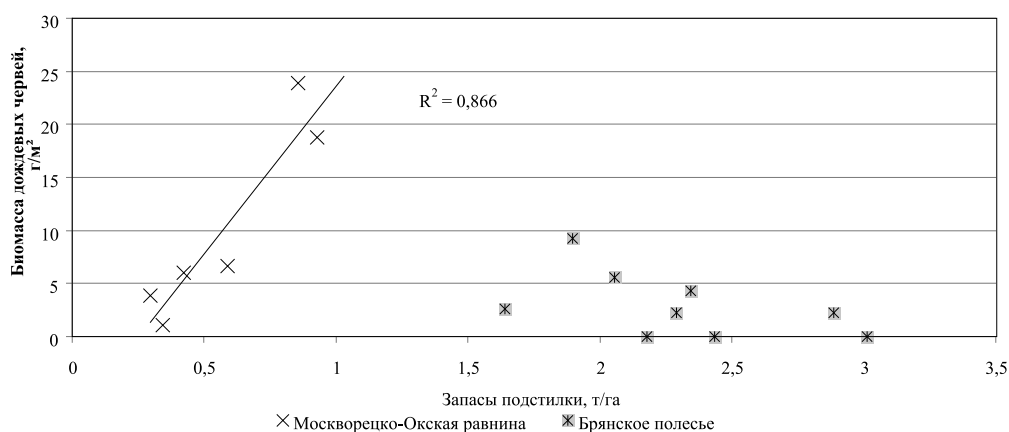


Рисунок 3.2.2. Зависимость биомассы (г/м^2) дождевых червей (подстилочных, почвенно-подстилочных и норных), связанных с подстилкой, от запасов подстилки (т/га) (по: Кузнецова и др., 2019).

Таблица 3.2.4.
Характеристика песчаных почв лесов Брянского полесья, среднесуглинистых почв лесов Москворецко-Окской равнины, тяжелосуглинистых почв лесов Северо-Западного Кавказа

Показатель	v			Среднее по горизонту			Станд. откл., по горизонту			Общее среднее	Общее ст. откл.	p		
	Б	М	К	Б	М	К	Б	М	К			Б	М	К
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Горизонт L (Б=36, М=38, К=33)														
С общ, %	5,2	-3,4	-1,8	43,66	35,93	37,12	3,98	7,53	5,21	38,9	6,75	0,000	0,001	0,069
С/N	-0,3	1	-0,7	24	25	24	7	4	3	24	5	0,798	0,331	0,457
Запасы С (т/га)	4,6	-6,1	1,6	2,4	0,9	2	1	0,5	0,9	1,8	1,1	0,000	0,000	0,112
Горизонт FH (Б=36, М=34, К=33)														
С общ, %	6,9	-7,3	0,4	34,11	12,2	24,35	8,2	4,07	6,72	23,75	11,19	0,000	0,000	0,710
С/N	2	-2,3	0,3	22	19	21	6	3	3	21	4	0,046	0,020	0,765
Запасы С (т/га)	8,9	-5,8	-3,2	6,2	0,4	1,4	2,1	0,4	0,3	2,8	2,9	0,000	0,000	0,001
Горизонт AY/A (Б=36, М=38, К=44)														
С общ, %	-3,8	-0,9	4,5	2,69	3,26	4,2	1,48	0,79	1,39	3,44	1,41	0,000	0,354	0,000
С/N	7,1	-2,5	-4,3	16	12	11	4	1	1	13	3	0,000	0,013	0,000
Плотность (г/см³)*	8,5	-5,8	-1,2	1,18	0,62	0,8	0,2	0,11	0,23	0,84	0,29	0,000	0,000	0,214
Мощность (м)	-5,4	9,7	-4,3	0,1	0,26	0,12	0,02	0,05	0,02	0,16	0,08	0,000	0,000	0,000
Запасы С (т/га)*	-3,4	1,8	1,5	28,4	37,3	36,6	12,4	10,6	12,5	34,3	12,5	0,001	0,075	0,127
Горизонт E/EL/AB (Б=40, М=39, К=44)														
С общ, %	-5,3	-4,2	9,3	0,3	0,39	1,46	0,17	0,1	0,54	0,74	0,64	0,000	0,000	0,000
С/N	8	-5,7	-2,3	13	8	9	3	1	1	10	3	0,000	0,000	0,023

Таблица 3.2.4. (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Плотность (г/см ³) *	6,4	-5,4	-4,3	1,53	0,91	0,98	0,39	0,15	0,17	1,2	0,4	0,000	0,000	0,000
Мощность (м)	4,6	-0,1	-3,3	0,2	0,13	0,09	0,17	0,05	0,05	0,14	0,1	0,000	0,945	0,001
Запасы С (т/га) *	-2,1	-4,1	5,4	6,6	4,7	13	4,5	1,9	8,3	8,5	6,9	0,035	0,000	0,000
Горизонт ВF/B (Б=30, М=43, К=30)														
С общ, %	-1,3	-5,2	7	0,31	0,23	0,57	0,16	0,04	0,2	0,35	0,2	0,185	0,000	0,000
С/N	8,8	-5,3	-3,2	13	6	6	3	1	2	8	4	0,000	0,000	0,002
Мощность (м)	0,9	14,9	-4,7	0,23	0,39	0,15	0,05	0,02	0,05	0,22	0,1	0,392	0,000	0,000
Запасы С (т/га) *	-3,5	0,8	4,1	10,1	14,3	17,8	7	1,8	5,3	13,6	6,5	0,001	0,407	0,000
Горизонт ВС (Б=19, М=22, К=34)														
С общ, %	-3,9	-1,4	4,7	0,11	0,23	0,41	0,02	0,04	0,27	0,28	0,22	0,000	0,159	0,000
С/N	7,5	-1,3	-5,3	11	6	5	2	0	1	7	3	0,000	0,179	0,000
Запасы С в 10 см	-4,3	0,5	3,3	1,5	3,6	4,4	0,3	0,6	2,8	3,4	2,3	0,000	0,624	0,001
По слоям (Б=20, М=20, К=18)														
Запасы С подстилки (LFH)	6,2	-4,7	-1,5	8,6	1,4	3,4	2,9	0,7	1,2	4,5	3,6	0,000	0,000	0,134
Запасы С в слое 0–30 см	-3,5	-0,8	4,4	31,1	38,8	54,2	13,4	9,8	11,9	40,9	15,1	0,000	0,436	0,000
Запасы С в слое 0–50 см	-3,7	-1	4,9	37,6	45,9	65,3	13,7	10	12,9	49,1	16,8	0,000	0,303	0,000
Запасы С в слое 50–100 см	-4,5	1,5	3,1	10,7	17,9	20,1	6,6	2,8	5,4	16,2	6,5	0,000	0,126	0,002
Запасы С в слое 0–100 см	-4,4	-0,3	4,8	48,4	63,9	85,5	16,4	11	16,9	65,2	21,2	0,000	0,730	0,000
Запасы С в слое LFH-100 см	-3,4	-1,2	4,8	56,9	65,3	88,9	17,7	11,1	16,5	69,7	20,3	0,001	0,230	0,000

Б — Брянское полесье; М — Москворецко-Окская равнина, К — Северо-Западный Кавказ.

* определено только в опорных разрезах.

ского полесья, а самая большая плотность и низкая мощность горизонта В — в почвах Северо-Западного Кавказа.

Сравнение запасов почвенного углерода с учетом реальной мощности горизонтов почв показало, что больше всего углерода аккумулировано в суглинках горных лесов Северо-Западного Кавказа — 71 т/га, тогда как в суглинистых почвах Московско-Окской равнины запасы углерода в среднем составляли 58 т/га, а в песчаных почвах Брянского полесья — 52 т/га.

Сравнение запасов почвенного углерода в песчаных и суглинистых почвах с учетом фиксированной мощности демонстрирует, что в слое LFH-100 см больше всего углерода аккумулировано в суглинистых почвах горных лесов Северо-Западного Кавказа — 89 т/га, тогда как в суглинистых почвах Московско-Окской равнины запасы углерода в среднем составляли 65 т/га, а в песчаных почвах Брянского полесья — 57 т/га. При этом самые высокие запасы углерода в подстилке демонстрируют песчаные почвы.

При сравнении отдельных стадий сукцессий для почв хвойно-широколиственных лесов следует заключить, что на поздних стадиях сукцессий лесов Северо-Западного Кавказа и Москворецко-Окской равнины запасы углерода разнятся значительно меньше, составляя в среднем 77 и 67 т/га соответственно, чем на более ранних стадиях. На самых ранних стадиях сукцессий запасы углерода варьировали от 95 т/га в почвах Северо-Западного Кавказа до 61 т/га в почвах Москворецко-Окской равнины, а на переходных стадиях — от 94 до 66 т/га в почвах Северо-Западного Кавказа и Москворецко-Окской равнины соответственно.

Факторы, влияющие на аккумуляцию углерода в песчаных и суглинистых почвах

Поскольку на запасы углерода в почвах одновременно влияют различные факторы, проведен анализ их влияния с использованием модели множественной регрессии. В качестве зависимой переменной рассматривали запасы углерода, в качестве независимых переменных (1) биомассу дождевых червей как показатель активности почвенных мезоапрофагов, участвующих в переработке подстилки; (2) возраст и запасы стволовой древесины, проективное покрытие яруса растительности А и В как показатели количества опада; (3) доли древесных растений яруса А и В с медленноразлагаемым (хвойным) и быстроразлагаемым (лиственным) опадом, (4) видовую насыщенность как показатель качества опада и (5) отношение C/N в подстилке как показатель скорости разложения.

Для оценки влияния факторов на запасы углерода в подстилке проведен анализ с использованием модели множественной регрессии. В качестве зависимой переменной рассматривали запасы углерода в подстилке, в качестве независимых переменных использовали возраст древостоя, запас стволовой древесины, долю деревьев с хвойным опадом от общего запаса стволовой древесины, проективное покрытие подроста хвойных видов деревьев, биомассу дождевых червей (табл. 3.2.5). Эти независимые переменные выбраны на основе их более существенного вклада в вариацию запасов органического углерода в подстилке, чем вклад всех остальных независимых переменных, описанных выше.

Таблица 3.2.5.

Результаты регрессионного анализа запасов углерода в горизонте LFH

Предиктор	Коэффициент	Стандартная ошибка	t	Объясненная дисперсия, %	P
x_0	1,082	1,070	1,011		0,323
x_1	1,237	0,234	5,280	9,9	<0,001
x_2	0,092	0,022	4,149	29,1	<0,001
x_3	-0,372	0,048	-7,776	52,3	<0,001
x_4	-0,663	0,260	-2,548	2,7	0,019
x_5	-0,117	0,035	-3,356	6,1	0,003

Модель* LFH = 1,082 + 1,237 x_1 + 0,092 x_2 — 0,372 x_3 — 0,663 x_4 — 0,117 x_5 .

* $R^2 = 0,86$, $F = 34,22$, $v_1 = 5$, $v_2 = 21$, $P < 0,001$

LFH — запас углерода подстилки, $\sqrt{\text{т/га}}$

x_0 — свободный член

x_1 — возраст древостоя, ln (лет)

x_2 — доля деревьев с хвойным опадом от общего запаса, $\sqrt{\%}$

x_3 — биомасса червей, $\sqrt{\text{г/м}^2}$

x_4 — запас древесины, ln ($\text{м}^3/\text{га}$)

x_5 — проективное покрытие хвойного подроста, $\sqrt{\%}$

Анализ показал, что более 50% вариации запасов углерода в подстилке всех объектов исследования объясняется изменением биомассы дождевых червей. Увеличение биомассы червей приводит к снижению запасов углерода в подстилке из-за возрастания скорости разложения опада растений. Показатели биомассы дождевых червей характеризуют активность почвенных мегасапротрофов, участвующих в разложении подстилки (Глава 3.1).

Возрастание доли хвойных деревьев, продуцирующих опад низкого качества, может способствовать снижению скорости разложения опада и увеличению запасов углерода в подстилке. Доля хвойных деревьев объясняет 29% вариации запасов органического углерода в подстилке и положительно связана с уровнем накопления углерода. Проективное покрытие хвойного подроста, рост и развитие которого зависит от уровня освещенности, регулируемой верхним древесным ярусом, отрицательно связано с запасами углерода подстилки и объясняет 6% вариации запасов (табл. 3.2.5).

На примере запасов углерода подстилки лесов Северо-Западного Кавказа (Глава 3.2) показано, что скорость разложения определяется участием видов, продуцирующих опад разного качества. Выявлена достоверная положительная зависимость уровня накопления углерода в подстилке от доли деревьев, продуцирующих быстроразлагаемый (рис. 3.2.3А) и медленноразлагаемый опад (рис. 3.2.3Б).

Преобладание деревьев с быстроразлагаемым опадом способствует снижению запасов углерода подстилки, что объясняется высокой скоростью минерализации опада. Установлено, что разложение опада пихты и бука происходит медленнее, чем опада дуба и сосны, что связано с различиями в содержании лигнина (Sariyildiz,

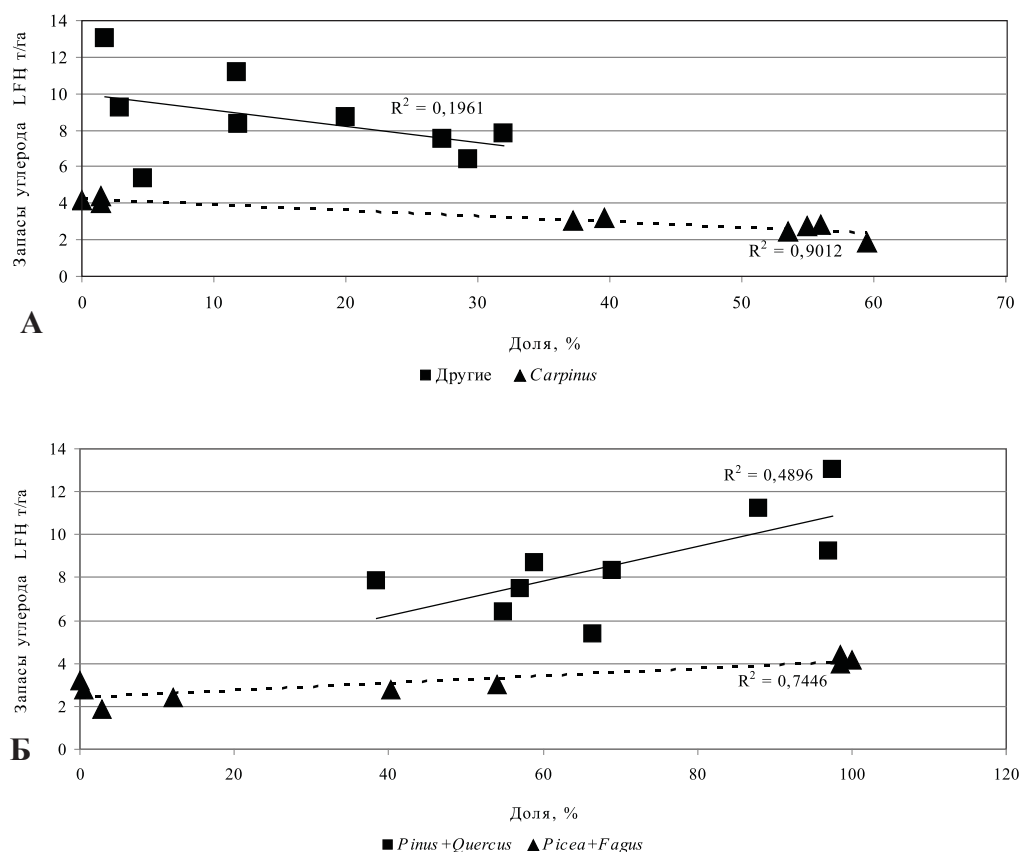


Рисунок 3.2.3. Зависимость запасов почвенного углерода от доли деревьев с быстроразлагаемым (А) и медленноразлагаемым (Б) опадом в древостоях лесов Северо-Западного Кавказа и Брянского полесья.

Küçük, 2008). Однако запасы органического углерода в подстилке, формируемой опадом дуба и сосны, в лесах Брянского полесья оказались значительно больше, чем его запасы в подстилке, формируемой опадом бука и пихты в лесах Северо-Западного Кавказа (рис. 3.2.3Б). При этом возрастание доли всех этих видов древесных растений в составе растительных сообществ приводит к увеличению запасов углерода в подстилке за счет увеличения ее массы. Причиной таких существенных различий в массе подстилки и, соответственно, в запасах углерода в ней являются различия в климатических условиях (см. Раздел 1) и низкая активность почвенной биоты в песчаных почвах.

Известно, что с возрастом древостоя количество продуцируемого им опада увеличивается. Согласно литературным данным, годовое поступление опада в лесах Москворецко-Окской равнины варьировало от 2,5 до 4,4 т/га (Карпачевский,

1977), Брянского полесья: 3,1–4,4 т/га (Шаблий, 1990), Северо-Западного Кавказа: 3,9–4,9 т/га (Зонн, 1950). Запасы органического углерода в подстилках положительно связаны с возрастом древостоя (табл. 3.2.5), при этом доля объясненной дисперсии для этого показателя составляет около 10%: чем старше деревья, тем больше масса опада и состоящей из него подстилки, что приводит к повышению запасов органического углерода подстилки. С возрастом древостоя тесно связан и запас стволовой древесины, однако в данном случае, эта связь скорее отражает региональные особенности объектов, поскольку самые высокие запасы стволовой древесины характерны для лесов Северо-Западного Кавказа (см. гл. 2.2), в то время как самые высокие запасы углерода подстилки отмечены в лесах Брянского полесья (см. табл. 3.2.4). Поэтому данный показатель отрицательно связан с уровнем накопления углерода и при этом объясняет всего 3% вариации запасов.

Для оценки влияния факторов на запасы углерода в минеральных горизонтах почв в качестве зависимой переменной рассматривали запасы углерода в слое 0–50 см, в качестве независимых переменных на основе вклада в вариацию запасов органического углерода в слое 0–50 см выбраны следующие: проективное покрытие яруса А, видовая насыщенность, отношение C/N в подстилке (табл. 3.2.6).

Таблица 3.2.6.

Результаты регрессионного анализа запасов углерода в слое 0–50 см

Предиктор	Коэффициент	Стандартная ошибка	t	Объясненная дисперсия, %	P
x_0	–7,175	3,689	–1,945		0,064
x_1	0,638	0,173	3,691	37,2	0,001
x_2	0,0002	0,0001	3,879	45,3	<0,001
x_3	1,731	0,561	3,084	17,4	0,005

Модель* 0-50 = –7,175 + 0,638 x_1 + 0,0002 x_2 + 1,731 x_3 .

* $R_a^2 = 0,41$, $F = 6,93$, $v_1 = 3$, $v_2 = 21$, $P < 0,002$

Условные обозначения:

0-50 — запас углерода в слое 0-50 см, $\sqrt{\text{т/га}}$

x_0 — свободный член

x_1 — видовая насыщенность, $\sqrt{\text{число видов}/400 \text{ м}^2}$

x_2 — проективное покрытие яруса А, %²

x_3 — отношение C/N в подстилке, $\sqrt{}$

Проективное покрытие яруса А отражает количество опада, продуцируемого деревьями верхнего полога и являющегося источником органического углерода почв. Запасы органического углерода в минеральном слое положительно связаны с проективным покрытием яруса А (табл. 3.2.6), при этом доля объясненной дисперсии

для этого показателя составляет 45%. Наряду с проективным покрытием, показателем, связанным с количеством опада, является запас стволовой древесины. Установлена тесная положительная связь между запасами углерода в минеральных горизонтах почв и запасом стволовой древесины деревьев, продуцирующих быстроразлагаемый опад (рис. 3.2.4, вклейка).

Увеличение видовой насыщенности отражает возрастание разнообразия (разного соотношения между элементами питания и вторичными метаболитами) в составе опада, продуцируемого растениями разных видов, составляющих растительное сообщество и являющихся источником углерода в почвах. Видовая насыщенность объясняет около 37% вариации запасов органического углерода в минеральных горизонтах почв и положительно связана с уровнем накопления углерода в минеральном слое 0–50 см. Установлена и тесная линейная положительная связь между запасами углерода в минеральных горизонтах почв и видовой насыщенностью (рис. 3.2.5, вклейка).

Возрастание запасов углерода в минеральных горизонтах с увеличением видовой насыщенности свидетельствует о том, что в составе сообществ растет число видов, продуцирующих быстроразлагаемый опад и способствующих разложению медленноразлагаемого опада. Это приводит к активной миграции органического углерода из опада и подстилки в минеральные горизонты почв.

Общепризнанной характеристикой качества опада, определяющей скорость разложения органического вещества, является отношение C/N (Berg, 2000; Kooch et al., 2008). В подстилках лесов с высокой долей хвойных деревьев (сосновые леса Брянского полесья) отношение C/N демонстрирует самые высокие значения (в среднем 25), в лесах с преобладанием смешанного опада широколиственных и хвойных деревьев (промежуточная стадия сукцессии на всех объектах, поздние стадии Москворецко-Окской равнины и Северо-Западного Кавказа) отношение C/N ниже (в среднем 22). В подстилках, состоящих из листовного опада — ранние стадии лесов Москворецко-Окской равнины и Северо-Западного Кавказа, и поздняя — Брянского полесья, отношение C/N ниже 20. Выраженная линейная связь между запасами углерода в слое 0–50 см и отношением C/N в подстилке отсутствует. В присутствии других предикторов, таких как проективное покрытие яруса А и видовая насыщенность, частный коэффициент корреляции отношения C/N с запасами углерода в минеральном слое 0–50 см достигает значения 0,54, что свидетельствует о довольно выраженной положительной связи с откликом. Такая связь объясняется тем, что при возрастании продуктивности и видового разнообразия растений увеличивается потребность растений в азоте, который активно ими поглощается из подстилки. Об этом свидетельствует хотя и слабая, но отрицательная связь между видовой насыщенностью и содержанием азота в подстилке ($r = -0,210$). Поэтому в присутствии этих предикторов, объясняющих основную часть дисперсии, отношение C/N в подстилке положительно связано с запасами углерода в минеральном слое и объясняет 17% вариации запасов.

Выводы

1. Анализ влияния различных факторов с использованием модели множественной регрессии показал, что запасы углерода в подстилках хвойно-широколиственных лесов России положительно связаны с возрастом древостоя и долей хвойных деревьев в запасах общей стволовой древесины и отрицательно связаны с биомассой дождевых червей. Увеличение биомассы червей приводит к снижению запасов углерода в подстилке из-за возрастания скорости разложения опада растений. Возрастание доли хвойных деревьев, продуцирующих опад низкого качества, способствует снижению скорости разложения опада и увеличению запасов углерода в подстилке. При этом выявлена достоверная положительная зависимость уровня накопления углерода в подстилке от доли деревьев с медленно разлагаемым опадом, которая объясняется низкой скоростью минерализации опада. Положительная связь возраста деревьев и запасов углерода в подстилке связана с тем, что с возрастом древостоя увеличивается количество опада и, соответственно, массы подстилki, что определяет увеличение запасов органического углерода в ней.

2. Запасы углерода в минеральном слое 0–50 см почв хвойно-широколиственных лесов положительно связаны с тремя независимыми переменными: отношением C/N, проективным покрытием яруса А и видовой насыщенностью. Проективное покрытие яруса А отражает количество древесного опада, являющегося источником органического углерода. Возрастание запасов углерода в минеральных горизонтах с увеличением видовой насыщенности свидетельствует о том, что в составе сообществ растет число видов, продуцирующих быстрорастворимый опад и способствующих разложению медленно разлагаемого опада. Это приводит к активной миграции органического углерода из опада и подстилki в минеральные горизонты почв. Положительная связь запасов углерода с отношением C/N объясняется тем, что при возрастании продуктивности древесного яруса и видового разнообразия растений увеличивается потребность растений в азоте, который активно ими поглощается из подстилki. Поэтому в присутствии этих двух предикторов, объясняющих основную часть дисперсии, отношение C/N в подстилке положительно связано с запасами углерода в минеральном слое.

3. В ходе сукцессионного развития хвойно-широколиственных лесов на суглинистых почвообразующих породах (Москворецко-Окская равнина) накопление углерода в подстилке выражено только на поздней стадии. Это связано с преобладанием опада хвои ели, который разлагается медленно, что способствует формированию местообитания для почвенной биоты, непосредственно связанной с подстилкой, но при этом не активизируются процессы разложения. Тенденции накопления углерода в ходе сукцессионного развития лесов в гумусовых горизонтах суглинистых почв в основном определяются плотностью горизонтов, которая регулируется изменением биомассы червей. На поздней стадии сукцессии плотность А горизонта увеличивается в 1,5 раза при уменьшении биомассы собственно почвенных дождевых червей в 2,7 раза по сравнению с предыдущими стадиями, запасы углерода (в слое 0–30 см) при этом увеличиваются с 35 т/га на ранней стадии до 40 т/га на поздней.

4. На поздней стадии послерубочной сукцессии горных хвойно-широколиственных лесов на суглинистых почвообразующих породах (Северо-Западный Кавказ) проис-

ходит возрастание запасов углерода в подстилке и их снижение в гумусовом горизонте А – основном аккумуляторе углерода в почвах. Изменение запасов углерода в этих горизонтах почв обусловлены сменой доминирования древесных растений, формирующих опад разного качества, то есть с разным содержанием азота и вторичных метаболитов. Отношение C/N в горизонте А регулируется как качеством опада, так биомассой и численностью почвенных червей. Показано, что без учета вклада нижних горизонтов почв В и ВС, залегающих на глубине от 20 до 80 см и ниже, достоверная оценка запасов почвенного углерода невозможна, поскольку вклад этих горизонтов в общие запасы углерода в почвах может превышать 20%.

5. В сосняках кустарничково-зеленомошных Брянского полесья на песчаных почвообразующих породах и в широколиственных лесах с елью накопление углерода в подгоризонтах подстилки L и FH изменяется разнонаправленно. Для подгоризонта L характерна тенденция к накоплению углерода в широколиственных лесах с елью, что, в первую очередь, обусловлено более высокой массой этого подгоризонта. В подгоризонтах FH более высокий уровень аккумуляции углерода обнаружен в сосняках кустарничково-зеленомошных, что обусловлено низким качеством опада и относительно низкой биомассой почвенной биоты. Уровень аккумуляции органического углерода в подстилке широколиственных лесов с елью ниже, чем в сосняках, где биомасса дождевых червей меньше. Тенденции накопления углерода в минеральных горизонтах песчаных почв в основном определяются мощностью горизонтов, которая регулируется, наряду с другими факторами, древесной растительностью через изменение объема промывающих почву атмосферных осадков.

6. Сравнение запасов углерода в суглинистых почвах хвойно-широколиственных лесов Москворецко-Окской равнины с учетом подстилки и фиксированного слоя минерального профиля мощностью 0–100 см демонстрирует тенденцию повышения запасов углерода в почвах от 61 т/га на ранней стадии сукцессии до 65 и 68 т/га на промежуточной и поздней стадиях соответственно. Наиболее существенно возрастание запасов на поздней стадии фиксируется в слое 50–100 см, а также в подстилке.

Сравнение запасов углерода в суглинистых почвах хвойно-широколиственных лесов Северо-Западного Кавказа с учетом фиксированного слоя минерального профиля мощностью 0–100 см демонстрирует, что меньше всего почвенного углерода (72 т/га) аккумуляровано на поздней стадии сукцессии, тогда как на начальной и промежуточной стадиях запасы существенно не различались, составляя соответственно около 92 т/га. При этом запасы углерода в подстилке значительно выше на поздней стадии: 4,7 т/га против 2,7 и 2,8 т/га на начальной и промежуточной стадиях.

Сравнение запасов углерода в песчаных почвах хвойно-широколиственных лесов Брянского полесья с учетом подстилки и фиксированного слоя минерального профиля мощностью 0–100 см демонстрирует, что меньше всего почвенного углерода (46 т/га) аккумуляровано в смешанных лесах с сосной, елью и дубом, тогда как в сосновых лесах и широколиственных лесах с елью запасы составляли 60 и 65 т/га соответственно. При этом запасы углерода в слое 50–100 см значительно выше в широколиственных лесах, а в подстилке — в сосновых лесах. Запасы в слое 0–100 см в сосновых лесах составляли 49 т/га, а в широколиственных лесах — 57 т/га.

6. Сравнение запасов почвенного углерода в песчаных и суглинистых почвах демонстрирует, что во всех фиксированных слоях минерального профиля (0–30 см,

0–50 см, 0–100 см) и в слое LFH-100 см больше всего углерода аккумулировано в суглинках горных лесов Северо-Западного Кавказа — 89 т/га, тогда как в суглинистых почвах Москворецко-Окской равнины запасы углерода в среднем составляли 65 т/га, а в песчаных почвах Брянского полесья — 57 т/га. При этом самые высокие запасы углерода в подстилке демонстрируют песчаные почвы. При сравнении отдельных стадий сукцессий для почв хвойно-широколиственных лесов, развивающихся на суглинках, следует заключить, что на поздних стадиях сукцессий лесов Северо-Западного Кавказа и Москворецко-Окской равнины запасы углерода разнятся значительно меньше, составляя в среднем 77 и 67 т/га соответственно, чем на более ранних стадиях. На самых ранних стадиях сукцессий запасы варьировали от 95 т/га в лесных почвах Северо-Западного Кавказа до 61 т/га в почвах лесов Москворецко-Окской равнины.

Глава 3.3.

Оценка запасов углерода в почвах таежных лесов

Органическое вещество почв бореальных лесов формируется из надземного и подземного опада как древесных растений, так и растений напочвенного покрова. Важным источником углерода в этих лесах, особенно, старовозрастных, является биомасса грибов, вклад которых возрастает на поздних стадиях сукцессий в еловых лесах (Clemmensen et al., 2013, 2015). Показано, что вклад подстилки в запасы почвенного углерода бореальных лесов зависит от возраста древостоя, количества опада и скорости его разложения. Установлено также, что, чем больше возраст почв таежных лесов, тем мощнее иллювиальный горизонт почв, и вклад этого минерального горизонта в общие запасы почвенного углерода повышается (Framstad et al., 2013).

Запасы почвенного углерода в бореальных лесах варьируют в зависимости от типа почв: подзолы и глееземы могут накапливать до 180 т/га С, тогда как в торфянистых почвах запасы углерода достигают 330 т/га (De Wit, Kvindesland, 1999). Установлено, что в лесных подстилках почв Республики Карелия средние запасы углерода возрастают с увеличением увлажнения почв от 7,6 до 24,3 т/га в сосновых лесах и от 11,1 до 61,3 т/га в еловых. Запасы углерода в минеральной толще почв существенно варьировали и составляли в 50-см толще почв 19–330 т/га в сосновых лесах и 36–345 т/га в еловых, а в метровой толще — 24–434 и 39–402,4 т/га, соответственно (Бахмет, 2018).

В среднетаежных спелых и перестойных еловых лесах Республики Коми общий пул углерода варьировал от 179 до 284 т/га, при этом 45-53 % углерода аккумулировалось в метровом слое почв (Бобкова и др., 2014). В среднетаежном сосняке черничном углеродный пул оказался существенно ниже и составлял около 158 т/га, вклад почвенного углерода с учетом метрового слоя сопоставим с еловыми лесами - 53 % (Осипов, 2017). На примере лесных почв Республики Коми показано, что уровень аккумуляции почвенного углерода зависит от гидрологических условий и гранулометрического состава почв. Наименьшими запасами углерода (29-34 т/га) в метровой толще характеризовались иллювиально-железистые подзолы, формирующиеся на песчаных отложениях, тогда как в подзолах литобарьерных запасы углерода возрастали до 86 т/га, а в подзолистых и торфяно-подзолисто-глеевых почвах до 92 и 121 т/га соответственно. Вклад органогенных горизонтов в общие запасы углерода варьировал от 17% в подзолах до 69% — в торфяно-подзолисто-глеевых (Дымов, 2018). Запасы углерода в метровой толще этих почв варьировали от 29 до 121 т/га.

В некоторых работах демонстрируется, что запасы углерода в почвах спелых и перестойных ельников и сосняков — доминирующих формаций бореальных лесов, сопоставимы (Бахмет, 2018). Результаты других работ свидетельствуют о том, что в таежных ле-

сах общая биомасса, продукция опада и запасы почвенного углерода достигают самых высоких значений в еловых лесах, представляющих более поздние стадии сукцессий (Framstad et al., 2013). При этом наибольшее варьирование запасов углерода, связанное с влиянием факторов окружающей среды, проявляется в органогенных горизонтах, а изменчивость лесной биомассы и запасов углерода определяется видами древесных растений и возрастом древостоя, продуктивностью местообитаний и историей природных (пожары, вспышки массового размножения насекомых, грибные болезни, ветровалы) и антропогенных (лесохозяйственная практика, воздушное промышленное загрязнение и др.) нарушений. Установлено также возрастание запасов почвенного углерода с увеличением среднегодовой температуры и среднегодового количества осадков, что объясняется прямым действием возрастания продуктивности лесов (Callesen et al., 2003).

Актуальной задачей является оценка влияния биоразнообразия на накопление углерода в почвах. Такие характеристики старовозрастных лесов, как наличие мертвой древесины, старых деревьев, продуктивных местообитаний, вероятно, положительно связаны с накоплением почвенного углерода, однако такие оценки еще предстоит сделать. Большой интерес представляет оценка связи между видовым разнообразием растений в лесах и уровнем аккумуляции углерода в лесных почвах. Возрастание вклада лиственных древесных растений и разных видов травянистых растений, продуцирующих быстроразлагаемый опад, богатый элементами питания, может способствовать разложению медленноразлагаемого опада с высоким содержанием вторичных метаболитов (лигнин, полифенолы), продуцируемого хвойными деревьями, мохообразными, лишайниками, бореальными кустарничками, что может оказывать существенное влияние на накопление почвенного углерода в бореальных лесах.

Таким образом, существуют различные оценки запасов углерода в почвах бореальных лесов, проводятся исследования влияния различных факторов на накопление почвенного углерода. Оценка влияния климатических условий, типов/формаций лесов и их биоразнообразия, возраста древостоя и истории природопользования на уровень аккумуляции почвенного углерода в лесах различных регионов зоны тайги остается актуальной задачей.

Цель данной главы — (1) дать сравнительную оценку запасов углерода в почвах северо- и среднетаежных лесов Республики Карелия и среднетаежных лесов Карельского перешейка, формирующихся на автономных позициях ландшафтов, и (2) оценить влияние таких факторов, как формационный состав лесов, видовое разнообразие растений, возраст древостоя и история природопользования (сельскохозяйственная практика на лесных землях в прошлом) на уровень аккумуляции почвенного углерода в таежных лесах.

Характеристика лесной растительности

Для оценки влияния различных факторов на запасы почвенного углерода в таежных лесах региона исследований дадим краткую характеристику растительности, более подробно освещенную ранее (Лукина и др., 2013, 2019).

В северной тайге Республики Карелия преобладают сосновые леса (72%), доля еловых и березовых лесов значительно ниже — 21 и 7,5% пробных площадей соответственно. Эти соотношения сопоставимы с данными лесной таксации (Lukina, 2013). В средней тайге Карелии вклад еловых и сосновых лесов в структуру растительности сопоставим (39 и 37% соот-

ветственно), возрастает доля березовых лесов (24%). На Карельском перешейке преобладают сосновые леса (63%), меньше доля еловых лесов (33%), мелколиственные виды доминируют на 2 пробных площадях (5%). Средний возраст древостоев сосны в северной и средней тайге различается на 1 класс возраста (80 и 100 лет соответственно). Еловые древостои в северной тайге, напротив, старше, чем в средней (137 и 100 лет, в среднем соответственно). Березовые древостои значительно моложе, чем сосновые и еловые, в среднем их возраст составлял 27 лет в северной тайге, 42 года — в средней тайге, а предельный возраст не превышал 70 лет (табл. 3.3.1). Возраст древостоев в лесах Карельского перешейка варьирует от 60 до 120 лет, преобладают древостои 80–100 лет. Средний возраст всех доминирующих видов деревьев сходен — 92–95 лет. Более выровненная возрастная структура древостоев на Карельском перешейке связана с историей природопользования, во второй половине XX века на отошедших от Финляндии России территориях была прекращена интенсивная хозяйственная деятельность, и леса получили охранный статус с запретом рубок (Isachenko, 2004; Muukkonen, 2009; Rautiainen et al., 2016). Бонитет и запасы древостоев в средней тайге существенно выше, при этом число стволов на 1 га в сосновых и березовых древостоях средней тайги существенно меньше, чем северной, а в среднетаежных и северотаежных еловых лесах не различалось.

Таблица 3.3.1.

Характеристики древостоев на объектах исследования

Преобладающая древесная порода	Средние			Бонитет	Запас, м³/ га
	возраст, лет	высота, м	диаметр, см		
северная тайга, Республика Карелия					
Сосна	80*	13,6	16,8	3,6	113,5
	8**	0,8	1,2	0,2	11,8
Ель	137	14	19,7	4,6	133,6
	14	1,7	2,2	0,2	36,1
Береза	27	8	8	4	61,7
	1	0,8	0	0	17,8
средняя тайга, Республика Карелия					
Сосна	100	19,2	22,6	2,8	165,9
	17	1	2,4	0,3	19,9
Ель	101	22,4	27,1	2,8	233,6
	6	1,1	1,9	0,2	17,7
Береза	42	15,8	13,6	2,5	151,8
	3	1,1	1,2	0,3	18,2
средняя тайга, Карельский перешеек, Ленинградская область					
Сосна	98,2	22,2	26,9	2,6	236,5
	3,6	0,9	2,9	0,2	12,3
Ель	94,8	24,3	25,5	2	278,3
	3,6	0,9	2,9	0,2	12,3

*деревья 1–3-го классов Крафта. Здесь и далее * — среднее, ** — ошибка среднего

Анализ типологической структуры лесов северной тайги Карелии показал доминирование зеленомошных сосняков с преобладанием брусничных типов (49%), тогда как доля сосняков зеленомошно-лишайниковых и лишайниковых значительно ниже (11 и 7,5% соответственно), а вклад ельников зеленомошных, среди которых, главным образом, представлены черничные типы, составляет всего 15%. Типологическая структура лесов средней тайги Карелии имеет выраженные различия со структурой лесов северной тайги. 33% занимают ельники кустарничково-зеленомошные (ельники зеленомошные)¹, среди которых преобладают ельники черничные, и заметно участие мелкотравных типов (сообщества с доминированием бореального мелкотравья). Доля сосняков кустарничково-зеленомошных (сосняков зеленомошных) значительно ниже (13%) и сопоставима с участием березняков кустарничково-зеленомошных (11%). На Карельском перешейке преобладают (33%) сосняки кустарничково-зеленомошные (сосняки зеленомошные), сосняки мелкотравно-зеленомошные составляет около 21%. Среди ельников наиболее распространенными типами являются мелкотравно-зеленомошные (14%).

Структура напочвенного покрова в северной и средней тайге также различается. В северной тайге Карелии среднее покрытие кустарничков значительно выше, чем в среднетаежных лесах Карелии и, особенно, Карельского перешейка. Различия в покрытии лишайников между северотаежными и среднетаежными лесами достигают 3 раз. В лесах Карельского перешейка максимальными значениями отличается покрытие видов группы «трав» (рис. 3.3.1).

Флористическое разнообразие значительно выше в среднетаежных лесах: в средней тайге Карелии обнаружено 157 видов сосудистых растений, 88 мхов, и 23 вида лишайников, на Карельском перешейке 159, 45 и 7 видов, соответственно, тогда как в северной тайге Карелии отмечено 77 видов сосудистых растений, 52 вида мхов и 19 видов лишайников. Особенно значительные различия отмечены в группе «трав»: на Карельском перешейке зафиксировано 99 видов, в средней тайге Карелии — 94 вида, а в северной тайге Карелии — только 40 видов.

Большинство видов-доминантов имеют значительное распространение, как в северной, так и в средней тайге — черника обыкновенная (*Vaccinium myrtillus*), брусника обыкновенная (*Vaccinium vitis-idaea*), Плевроциум Шребера (*Pleurozium schreberi*), Гилокомиум блестящий (*Hylocomium splendens*), Дикранум многоножковый (*Dicranum polysetum*), Дикранум метловидный (*Dicranum scoparium*).

Характерным для северной тайги Карелии является большое участие в составе лесных сообществ видов вечнозеленых кустарничков, которые в средней тайге приурочены к заболоченным местообитаниям (*Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*), что ранее отмечалось в северотаежных лесах Финляндии (Tonteri et al., 1990; Salemaa et al., 2008) и является отличительным признаком северотаежных лесов (Цинзерлинг, 1931; Юрковская, 1993; Крышень, 2006). Водяника черная (*Empetrum nigrum* s.l.) и многие виды лишайников — Кладония лесная (*Cladonia arbuscula*), Кладония оленья (*Cladonia rangiferina*), Кладония звездчатая (*Cladonia stellaris*) и др., также имеют значительно большее распространение в северной тайге.

¹ Названия типов леса даны в соответствии с классификацией, разработанной Л.Б. Заугольной (Заугольнова, 2012), (в скобках дано название по В.Н. Сукачеву).

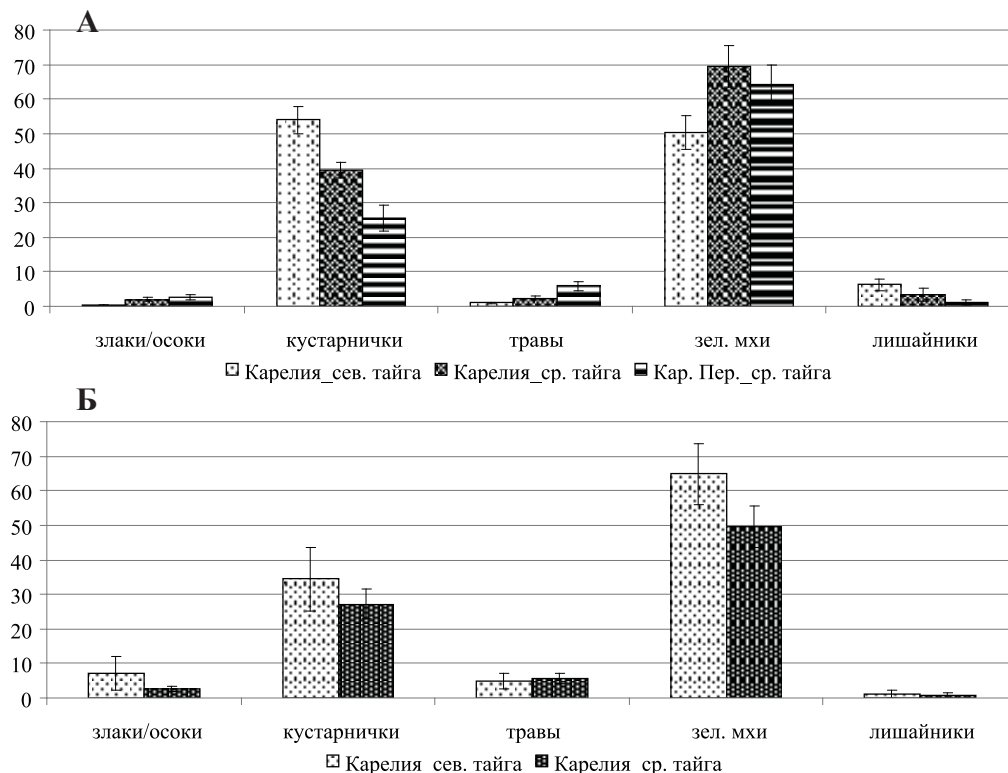


Рисунок 3.3.1. Среднее проективное покрытие напочвенного покрова в: А — сосняке кустарничково-зеленомошном, Б — ельнике кустарничково-зеленомошном, %.

В среднетаежных лесах Карелии и Карельского перешейка существенно выше, чем в северной тайге встречаемость ряда видов из групп «злаки» и «травы»: вейник лесной (*Calamagrostis arundinacea*), щучка дернистая (*Deschampsia cespitosa*), земляника лесная (*Fragaria vesca*), малина обыкновенная (*Rubus idaeus*), майник двулистный (*Maianthemum bifolium*), кислица обыкновенная (*Oxalis acetosella*), косяника (*Rubus saxatilis*), седмичник европейский (*Trientalis europaea*), щитовник картузианский (*Dryopteris carthusiana*). Также в средней тайге отмечены некоторые неморальные и борео-неморальные виды трав, в северной тайге отсутствующие или встреченные единично: *Convallaria majalis*, *Paris quadrifolia*, *Stellaria holostea* и др. Среднетаежные леса Карелии имеет самую богатую флору зеленых мхов (54 вида) и лишайников (23 вида), а леса Карельского перешейка оказались самыми бедными в отношении криптогамных видов, особенно это выражено для групп лишайников (7 видов) и печеночных мхов (5 видов).

Таким образом, растительность северотаежных и среднетаежных лесов имеет как сходные черты, так и ярко выраженные различия.

Запасы почвенного углерода

Сравнительная оценка уровня аккумуляции почвенного углерода *между подзонами* тайги демонстрирует, что общие запасы углерода в профиле FH-A/E-B почв различаются и варьируют в среднем от 80 т/га в северной тайге до 111 и 93 т/га в средней тайге Карелии и на Карельском перешейке соответственно (рис. 3.3.2, вклейка).

При этом существенные различия между подзонами тайги Карелии и Карельского перешейка выявлены для запасов углерода во всех горизонтах почв (табл. 3.3.2) Самое высокое содержание органического углерода и широкое отношение C/N обнаруживается в подстилках северотаежных лесов Карелии (рис. 3.3.3, вклейка), формирующихся в более суровых климатических условиях (см. гл. 1).

Содержание углерода в органогенных горизонтах почв среднетаежных лесов Карелии невелико, однако, благодаря значительной массе подстилки, запасы углерода в этих горизонтах почв оказались самыми высокими: 46 т/га против 38 и 20 т/га в северной тайге и в среднетаежных лесах Карельского перешейка соответственно. Более высокая, чем в северной тайге, масса подстилки в среднетаежных лесах Карелии может быть связана с их высокой продуктивностью и, соответственно, с большей массой опада (Казимиров, Морозова, 1973). Это подтверждает установленную зависимость возрастания запасов почвенного углерода с увеличением среднегодовой температуры и среднегодового количества осадков, объясняемую прямым действием возрастания продуктивности лесов (Callesen et al., 2003). Не менее важным фактором является формационный состав лесов: в северной тайге Карелии преобладают сосновые леса с небольшой, в отличие от еловых лесов, массой подстилки (см. ниже), тогда как в среднетаежных лесах доля еловых и сосновых лесов сопоставима (см. в предыдущем разделе).

На Карельском перешейке запасы углерода в подстилках оказались самыми низкими, что объясняется вдвое меньшей, чем в средней тайге Карелии, массой подстилки. При этом A/E горизонты почв здесь отличаются большой мощностью и плотностью, в них обнаруживается самое высокое содержание углерода, и, соответственно, высокие запасы углерода, которые в несколько раз (до 5 раз) выше, чем в элювиальных горизонтах почв Карелии (рис. 3.3.4, вклейка).

В иллювиальных горизонтах почв максимальные запасы углерода обнаруживаются в средней тайге Карелии, что связано с их значительной мощностью, плотностью и высоким содержанием в них углерода (рис. 3.3.5, вклейка).

Вклад органогенных горизонтов в общие запасы углерода в Карелии варьирует в пределах 44–48%, тогда как на Карельском перешейке вклад существенно ниже и составляет всего 25%. Доля A/E горизонта в общих запасах углерода в профиле FH-A/E-B, напротив, в Карелии не превышает около 10%, тогда как на Карельском перешейке достигает 43%. Вклад иллювиальных горизонтов варьирует от 43% в северотаежных до 48% в среднетаежных лесах Карелии и снижается до 35% на Карельском перешейке.

Менее значительный вклад подстилки и иллювиального горизонта в общие запасы углерода и, напротив, существенный вклад A/E горизонта почв на Карельском перешейке объясняется сельскохозяйственным использованием этих почв в отно-

Таблица 3.3.2.

Запасы углерода в почвах лесов Республики Карелия и Карельского перешейка

Показатель	v		Среднее по горизонту		Станд. откл. по горизонту		Общее среднее		Общее ст. откл.		p	
	К-сев	КП-ср	К-сев	КП-ср	К-сев	КП-ср	К-сев	КП-ср	К-сев	КП-ср	К-сев	КП-ср
Горизонт FH (К-сев=44, КП-ср=43)												
С общ, %	1,8	-2,0	0,2	40,92	36,91	39,29	5,56	10,93	7,76	39,02	8,57	0,043
C/N	3,3	-0,4	-2,9	45	38	33	12	21	9	39	16	0,001
Запасы С (т/га)	1,1	3,6	-4,8	38,1	45,7	19,9	21,8	30,0	9,9	34,7	24,8	0,000
Горизонт E (К-сев=44, КП-ср=23, LO-ср=43)												
С общ, %	-3,9	-1,9	5,5	0,98	1,16	2,84	0,94	0,91	1,94	1,75	1,66	0,000
C/N	3,8	0,2	-3,9	51	37	19	43	34	7	35	34	0,000
Плотность (г/см³)	-4,6	-1,3	5,8	1,07	1,20	1,63	0,21	0,20	0,54	1,32	0,45	0,000
Мощность (м)	-1,2	-1,3	2,3	0,08	0,07	0,11	0,06	0,04	0,08	0,09	0,07	0,199
Запасы С (т/га)	-3,5	-2,1	5,3	7,8	8,5	39,9	10,1	7,3	40,9	20,5	30,8	0,000
Горизонт B (К-сев=44, КП-ср=45, КП-ср=43)												
С общ, %	-1,9	1,2	0,7	0,98	1,43	1,37	0,55	1,60	1,13	1,26	1,19	0,059
C/N	2,5	1,1	-3,7	34	30	17	25	23	7	27	21	0,011
Плотность (г/см³)	-4,5	-1,5	6,0	1,26	1,44	1,89	0,21	0,26	0,61	1,52	0,47	0,000
Мощность (м)	3,7	2,7	-6,5	0,28	0,27	0,15	0,08	0,12	0,05	0,24	0,10	0,000
Запасы С (т/га)	-1,3	3,0	-1,7	34,1	49,3	32,3	20,7	37,0	24,6	38,7	29,4	0,003
Все горизонты вместе (К-сев=43, КП-ср=38, КП-ср=43)												
Запасы С (т/га) в слое 0–30 см	-4,4	1,0	3,4	33,0	60,2	73,0	16,5	40,9	46,7	55,5	40,7	0,000
Запасы С (т/га) в слое 0–50 см*	-4,4	1,7	2,7	48,8	87,6	93,0	23,7	46,9	61,0	76,0	50,6	0,000
Запасы С (т/га) в слое FH-50 см*	-3,5	3,4	0,3	87,4	135,9	112,8	30,2	52,7	63,3	111,1	54,2	0,001

К-сев — северная тайга Карелии; К-ср — средняя тайга Карелии; КП-ср — средняя тайга Карельского перешейка. * Здесь и в табл. 3.3.3 без учета 8 ППН, где мощность профиля ниже 30 см. Здесь и в табл. 3.3.2 и 3.2.5 при расчете по слоям учтен горизонт А1 (3 ППН березовых мо-
лодняков, 3 ППН спелых березняков, 1 ППН спелых сосняков в средней тайге).

сительно недалеко прошлом (см. Раздел 1). Многолетняя сельскохозяйственная практика, связанная с внесением мелиорантов и удобрений, привела к накоплению гумуса в А/Е горизонте. Содержание и запасы азота в почвах Карельского перешейка также значительно выше, тогда как отношение C/N меньше. Однако следует заметить, что определенное влияние имеет и более благоприятный для роста и развития растительности климат на Карельском перешейке (см. Раздел 1), что приводит к ускорению биогеохимических циклов и, соответственно, к сужению отношения C/N.

Сходные различия между лесными почвами Карелии и Карельского перешейка выражены и при оценке запасов углерода в слоях фиксированной мощности. В минеральном слое 0–30 см, в который входит горизонт А/Е, запасы углерода в почвах на Карельском перешейке существенно выше (рис. 3.3.6, вклейка), что определяет более высокие запасы на Карельском перешейке и в слое 0–50 см (рис. 3.3.7, вклейка), несмотря на низкий уровень накопления углерода в подстилке и иллювиальных горизонтах почв (табл. 3.3.2).

Таким образом, сельскохозяйственное использование почв в прошлом существенно повлияло на накопление почвенного углерода в таежных лесах. Однако общие запасы углерода в слое 0–50 см и подстилке оказались значительно выше в лесах средней тайги Карелии — 136 т/га против 87 и 113 т/га в северной тайге Карелии и на Карельском перешейке соответственно (рис. 3.3.8, вклейка).

Существенные различия в запасах почвенного углерода проявляются не только между подзонами, но и *между формациями лесов* (табл. 3.3.3). В подстилке сосновых лесов содержание углерода и отношение C/N выше, чем в еловых и берёзовых лесах. При этом самым низким содержанием углерода и узким отношением C/N отличается подстилка берёзовых лесов. Берёзовые леса отличаются от сосновых и еловых лесов достоверно более высокими общими запасами почвенного углерода с учетом подстилки и слоя фиксированной мощности 0–50 см (138 т/га), а также суммарного запаса в профиле FH-A/E-B. При более высоком содержании углерода в подстилке сосновых лесов и низком содержании углерода в подстилке берёзовых лесов, запасы углерода в ней между формациями лесов не различались из-за небольшой массы подстилки в сосновых лесах, по сравнению с берёзовыми лесами: 81 против 109 т/га в среднем соответственно. Еловые леса занимают промежуточное положение и по содержанию углерода (в среднем 37,4%), и по запасам подстилки (в среднем 102 т/га). Общие запасы почвенного углерода с учетом подстилки и минерального слоя 0–50 см в еловых лесах существенно выше, чем в сосновых: 125 т/га против 100 т/га.

Более значительные запасы углерода в почвах берёзовых лесов по сравнению с сосновыми и еловыми связаны с тем, что в течение ряда десятилетий (возраст березняков не превышает 70 лет) здесь формировался опад с высоким содержанием азота и других элементов питания; на 6 ППН идентифицировался горизонт A1, в котором запасы органического углерода оказались значительными и изменялись от 60 т/га в молодняках (3 ППН) до 115 т/га в спелых березняках (3 ППН). Эти ППН учтены в расчете общих запасов почвенного углерода по фиксированным слоям.

В сосновых лесах, напротив, опад отличается низким содержанием элементов питания по сравнению с берёзовыми и еловыми. К тому же в сосновых лесах объем

осадков, проникающих под полог существенно выше, чем в еловых лесах (Лукина и др., 2019). Это способствует постоянному промыванию почв сосновых лесов и выносу из них органического углерода. Одной из важных причин невысоких запасов органического углерода в подстилках сосновых лесов пирогенного происхождения является также периодическое выгорание подстилки при пожарах.

Различия в общих запасах почвенного углерода обнаруживаются и *между группами возраста лесов*, однако статистически достоверные различия выявляются в ельниках и сосняках, тогда как в березняках обнаруживаются только тенденции, что связано с небольшой выборкой при высокой вариабельности значений показателей.

В подстилке еловых молодняков отношение C/N оказалось самым широким, а запас углерода в два раза ниже, чем в спелых и приспевающих еловых лесах, что связано с различиями в массе подстилки. Общие запасы углерода в почвах молодняков с учетом органогенного горизонта и слоя фиксированной мощности 0–50 см существенно меньше, чем в приспевающих и спелых лесах: 83 т/га против 176 и 135 т/га (табл. 3.3.4).

В сосновых лесах выявляются тенденции противоположного характера: в молодняках обнаруживаются самые высокие запасы почвенного углерода в слое $FH-0-50$ см: 107 т/га против 81 и 86 т/га в приспевающих и спелых лесах (табл. 3.3.5). Это можно объяснить происхождением сосновых молодняков, формирующихся после рубки в ельниках с большой массой подстилки. Еще одним объяснением может служить высокая густота древостоев в сосновых молодняках после пожаров или сплошной рубки в спелых сосняках. Так, в северотаежных сосновых 50-летних молодняках густота древостоя после такой рубки может достигать 11 тыс. шт. на 1 га (Никонов, Лукина, 1994), что объясняет высокую продуктивность и, соответственно, значительную массу опада. Кроме того, высокая густота древостоя способствует затенению, развитию мохового и кустарничкового покрова и замедленному разложению опада из-за высокого содержания в нем вторичных метаболитов. После естественного изреживания соснового древостоя возрастает освещенность, развивается покров из кустарничков, увеличивается скорость разложения опада, а также происходит более интенсивное промывание почв осадками (Лукина и др., 2019), поступление которых под высокими и ажурными кронами деревьев сосны приспевающих и спелых древостоев значительно выше, чем в густых сосновых молодняках или в еловых лесах.

В подстилках берёзовых молодняков отношение C/N , содержание и запасы углерода существенно (в полтора раза) ниже, чем в спелых берёзовых лесах, тогда как по общим запасам, с учетом подстилки и слоя 0–50 см, существенные различия не выражены (табл. 3.3.6). При этом во всех почвах молодняков, за исключением 1ППН, идентифицирован А1 горизонт, также как в части почв спелых берёзовых лесов, а элювиальный горизонт не представлен. В иллювиальных горизонтах существенные различия в запасах углерода не выражены. При этом содержание углерода и отношение C/N в этих горизонтах почв молодняков существенно выше, а мощность иллювиальных горизонтов почти в два раза меньше. По-видимому, при формировании молодняков берёзы после рубки в ельниках опад берёзы, отличающийся высоким содержанием азота и других элементов питания (Казимиров, Морозова, 1978; Никонов, Манаков, 1981), способствует возрастанию скорости разложения подстилки, сформированной в еловых лесах. При этом соединения углерода мигрируют вертикально по почвенному профилю и фиксируются полуторными оксида-

Таблица 3.3.3.

Запасы углерода в почвах разных лесных формаций таежной зоны

Показатель	ν			Среднее по горизонту			Станд. откл. по горизонту			Общее среднее	Общее ст. откл.	p		
	Берёзовые	Еловые	Сосновые	Берёзовые	Еловые	Сосновые	Берёзовые	Еловые	Сосновые			Берёзовые	Еловые	
Горизонт FH (Березовые=16, Еловые=39, Сосновые=77)														
С общ. %	-3,2	-1,4	3,4	32,49	37,40	41,20	11,51	8,83	6,63	39,02	8,57	0,001	0,161	0,001
C/N	-3,1	-3,3	5,2	28	32	45	9	9	16	39	16	0,002	0,001	0,000
Запасы C (т/га)	0,1	0,4	-0,5	35,6	36,1	33,9	26,0	27,8	22,7	34,7	24,8	0,889	0,689	0,644
Горизонт E (Березовые=7, Еловые=31, Сосновые=72)														
С общ. %	-0,5	1,6	-1,3	1,44	2,15	1,60	1,74	1,80	1,56	1,75	1,66	0,619	0,112	0,211
C/N	-1,4	0,0	0,7	17	35	37	12	33	36	35	34	0,155	0,986	0,472
Плотность (г/см³)	-0,4	-0,3	0,5	1,25	1,29	1,33	0,52	0,40	0,47	1,32	0,45	0,670	0,728	0,584
Мощность (м)	0,3	0,6	-0,7	0,10	0,10	0,09	0,05	0,07	0,07	0,09	0,07	0,746	0,545	0,460
Запасы C (т/га)	-0,5	0,5	-0,3	15,4	22,9	19,9	18,8	18,6	35,5	20,5	30,8	0,651	0,605	0,796
Горизонт B (Березовые=16, Еловые=39, Сосновые=77)														
С общ. %	-0,6	2,3	-1,8	1,10	1,63	1,10	0,55	1,70	0,90	1,26	1,19	0,574	0,022	0,080
C/N	0,2	-1,5	1,2	28	23	29	32	13	22	27	21	0,823	0,140	0,223
Плотность (г/см³)	0,8	-1,5	0,8	1,61	1,43	1,55	0,44	0,38	0,51	1,52	0,47	0,422	0,141	0,405
Мощность (м)	0,7	-1,1	0,6	0,25	0,22	0,24	0,13	0,09	0,10	0,24	0,10	0,501	0,279	0,578
Запасы C (т/га)	0,4	1,3	-1,4	41,2	43,8	35,6	24,2	34,0	27,4	38,7	29,4	0,718	0,197	0,152
Все горизонты вместе (Березовые=15, Еловые=34, Сосновые=75)														
Запасы C (т/га) в слое 0-30 см	2,1	1,2	-2,4	75,2	61,8	48,1	50,1	33,1	40,0	55,5	40,7	0,039	0,247	0,015
Запасы C (т/га) в слое 0-50 см	2,0	1,8	-2,9	100,6	89,0	65,2	51,7	36,9	52,6	76,0	50,6	0,046	0,079	0,003
Запасы C (т/га) в слое FH-50 см	2,0	1,7	-2,9	138,0	124,6	99,6	50,2	49,9	53,5	111,1	54,2	0,041	0,089	0,004

Таблица 3.3.4.

Запасы углерода в почвах еловых лесов разных групп возраста в таежной зоне Карелии

Показатель	v			Среднее по горизонту			Станд. откл. по горизонту			Общее среднее	Общее ст. откл.	p			
	М	П	С	М	П	С	М	П	С			М	П	С	
Группа возраста	Горизонт FH (M=4, П=5, C=15)														
С общ, %	0,7	-0,3	-0,3	40,00	36,19	36,69	6,17	6,28	10,45	37,14	9,19	0,504	0,800	0,763	
C/N	2,6	-1,2	-1,0	45	28	31	5	7	9	33	10	0,009	0,229	0,314	
Запасы С (т/га)	-1,6	1,1	0,3	23,1	59,3	47,4	11,0	34,7	29,8	45,8	30,8	0,114	0,284	0,749	
Горизонт E (M=3, П=3, C=10)															
С общ, %	-0,3	-0,1	0,3	1,16	1,29	1,39	0,20	0,83	1,43	1,33	1,20	0,794	0,951	0,795	
C/N	0,4	-1,5	0,9	60	21	59	36	4	40	52	38	0,689	0,123	0,358	
Плотность (г/см³)	-0,9	0,2	0,5	0,99	1,13	1,13	0,15	0,37	0,19	1,10	0,24	0,379	0,833	0,590	
Мощность (м)	1,0	-0,5	-0,4	0,11	0,07	0,08	0,08	0,04	0,05	0,08	0,05	0,314	0,632	0,670	
Запасы С (т/га)	0,1	0,5	-0,4	11,9	14,0	10,3	8,3	13,8	11,3	11,3	11,4	0,917	0,651	0,654	
Горизонт B (M=4, П=5, C=15)															
С общ, %	0,0	-0,8	0,7	1,70	1,07	1,96	0,25	0,92	2,49	1,73	2,04	0,976	0,425	0,489	
C/N	0,3	-0,7	0,4	28	23	28	7	21	13	27	14	0,796	0,505	0,719	
Плотность (г/см³)	-1,1	1,0	0,0	1,15	1,44	1,32	0,26	0,31	0,31	1,32	0,32	0,253	0,320	0,964	
Мощность (м)	-1,0	0,9	0,1	0,22	0,28	0,26	0,05	0,11	0,08	0,26	0,08	0,296	0,385	0,940	
Запасы С (т/га)	-0,3	-0,4	0,6	45,4	44,1	55,0	22,5	32,5	43,7	51,1	39,0	0,752	0,656	0,537	
Минеральные слои (M=3, П=3, C=13)															
Запасы С (т/га) в слое 0–30 см	0,1	-0,6	0,5	55,4	46,8	56,9	20,1	23,0	35,4	54,5	31,3	0,952	0,543	0,643	
Запасы С (т/га) в слое 0–50 см*	-1,1	0,3	0,6	65,7	91,6	88,7	6,4	34,3	36,5	85,5	34,3	0,289	0,743	0,566	
Запасы С (т/га) в слое FH-50 см*	-1,8	1,5	0,2	82,5	175,8	134,7	6,9	54,4	47,2	133,0	51,9	0,074	0,130	0,831	

Примечания: М — молодняки, возраст 30–60; П — приростающие леса, возраст 65–85; С — спелые леса, возраст 90–190.
* без учета 5 ППН, где мощность профиля ниже 40 см.

Таблица 3.3.5.

Запасы углерода в почвах сосновых лесов разных групп возраста в таежной зоне Карелии

Показатель	ν			Среднее по горизонту			Станд. откл. по горизонту			Общее среднее	Общее ст. откл.	p		
	М	П	С	М	П	С	М	П	С			М	П	С
Горизонт FH (M=20, П=15, C=16)														
С общ, %	0,3	0,7	-0,9	41,91	42,57	40,35	4,67	4,98	8,78	41,62	6,39	0,793	0,495	0,344
C/N	-0,7	-1,0	1,7	48	46	56	10	13	25	50	17	0,497	0,319	0,090
Запасы С (т/га)	1,4	-1,4	-0,1	47,2	34,3	40,6	24,7	15,8	26,6	41,3	23,8	0,160	0,175	0,883
Горизонт E (M=19, П=13, C=14)														
С общ, %	1,9	-0,4	-1,7	1,28	0,92	0,67	1,13	0,56	0,25	0,99	0,84	0,056	0,717	0,091
C/N	1,0	-0,5	-0,6	54	42	41	53	26	36	47	42	0,321	0,643	0,540
Плотность (г/см ³)	0,1	0,4	-0,5	1,13	1,15	1,10	0,26	0,17	0,19	1,13	0,22	0,888	0,718	0,614
Мощность (м)	0,0	0,5	-0,5	0,08	0,08	0,07	0,06	0,06	0,04	0,08	0,06	0,990	0,630	0,647
Запасы С (т/га)	1,5	-0,3	-1,3	9,3	6,4	4,6	11,4	6,4	2,5	7,1	8,5	0,134	0,759	0,192
Горизонт B (M=20, П=15, C=16)														
С общ, %	0,6	-1,0	0,3	1,07	0,86	1,04	0,64	0,58	0,69	1,00	0,64	0,558	0,339	0,747
C/N	0,4	0,3	-0,7	36	36	31	30	22	16	35	24	0,695	0,759	0,476
Плотность (г/см ³)	-0,1	-0,2	0,3	1,32	1,32	1,33	0,22	0,18	0,19	1,32	0,20	0,931	0,865	0,796
Мощность (м)	1,0	-0,1	-1,0	0,31	0,29	0,27	0,09	0,09	0,09	0,29	0,09	0,303	0,915	0,328
Запасы С (т/га)	1,0	-0,8	-0,3	42,1	32,4	35,4	29,0	26,1	24,3	37,1	27,1	0,295	0,420	0,756
Минеральные слои (M=19, П=14, C=16)														
Запасы С (т/га) в слое 0–30 см	1,6	-1,6	-0,2	40,1	27,8	33,8	21,4	13,4	19,0	34,7	19,3	0,105	0,120	0,837
Запасы С (т/га) в слое 0–50 см*	1,6	-0,8	-0,9	58,3	45,2	45,0	29,9	29,9	22,0	50,2	28,3	0,116	0,439	0,374
Запасы С (т/га) в слое FH-50 см*	2,2	-1,4	-0,9	107,0	81,0	85,6	33,6	32,6	38,6	92,6	36,9	0,032	0,171	0,360

Примечания: М — молодняки, возраст 20–55; П — припевающие леса, возраст 60–80; С — спелые леса, возраст 90–300.
 * без учета 2 ППН, где мощность профиля ниже 40 см.

Таблица 3.3.б.

Запасы углерода в почвах берёзовых лесов разных групп возраста в таежной зоне Карелии

Показатель	ν		Среднее по горизонту		Станд. откл. по горизонту		Общее среднее	Общее ст. откл.	p	
	M	C	M	C	M	C			M	C
Группа возраста	Горизонт FH (M=4, C=10)									
С общ, %	-2,2	2,2	20,65	36,52	6,74	9,79	31,99	11,52	0,025	0,025
C/N	-1,8	1,8	20	31	6	9	28	9	0,067	0,067
Запасы С (т/га)	-1,0	1,0	25,2	42,5	15,4	29,3	37,5	27,2	0,301	0,301
Горизонт E (M =1, C=4)										
С общ, %	0,1	-0,1	0,66	0,61	-	0,36	0,62	0,32	0,885	0,885
C/N	-0,5	0,5	13	21	-	15	20	14	0,636	0,636
Плотность (г/см³)	1,9	-1,9	1,30	1,02	-	0,05	1,07	0,12	0,060	0,060
Мощность (м)	1,5	-1,5	0,16	0,08	-	0,03	0,10	0,04	0,137	0,137
Запасы С (т/га)	1,6	-1,6	13,8	4,8	-	3,0	6,6	4,5	0,109	0,109
Горизонт B (M=4, C=10)										
С общ, %	2,0	-2,0	1,44	0,92	0,22	0,40	1,07	0,43	0,049	0,049
C/N	2,0	-2,0	60	19	51	10	30	34	0,048	0,048
Плотность (г/см³)	1,1	-1,1	1,62	1,48	0,34	0,13	1,52	0,22	0,281	0,281
Мощность (м)	-1,7	1,7	0,17	0,31	0,05	0,14	0,27	0,14	0,090	0,090
Запасы С (т/га)	-0,1	0,1	41,7	43,1	19,9	26,0	42,7	24,4	0,928	0,928
Минеральные слои (M=4, C=10)										
Запасы С (т/га) в слое 0-30 см	0,7	-0,7	93,6	71,3	33,8	57,3	77,6	52,7	0,490	0,490
Запасы С (т/га) в слое 0-50 см*	1,0	-1,0	125,9	93,2	39,8	57,6	103,3	54,9	0,341	0,341
Запасы С (т/га) в слое FH-50 см*	0,4	-0,4	151,1	139,6	38,1	56,5	143,1	51,8	0,723	0,723

М — молодняк, возраст 25–35; С — спелый, возраст 40–100. — подбурь;

* без учета 1 ППН, где мощность профиля составляла 35 см.

ми в иллювиальных горизонтах, что приводит к возрастанию содержания углерода в этих горизонтах почв. В спелых березняках иллювиальные горизонты содержат меньше углерода, но оказались значительно мощнее, что приводит к сопоставимым запасам углерода в молодняках и спелых березняках.

Анализ влияния факторов на аккумуляцию почвенного углерода

Для анализа влияния различных факторов на уровень аккумуляции углерода в почвах проводился регрессионный анализ. В первой модели множественной регрессии в качестве зависимой переменной рассматривались запасы углерода в подстилке, в качестве независимых переменных — следующие группы показателей: (1) содержание ила ($<0,002$) в почвообразующих породах как показатель механического состава почв, который может оказывать влияние на содержание углерода в почвах, (2) объем общей стволовой древесины и объем стволовой древесины сосны и берёзы, а также возраст древостоя как показатели варьирования биомассы и, соответственно, количества опада, (3) отношение C/N и видовая насыщенность растительности как показатели, регулирующие скорость разложения органического вещества почв.

Во второй модели регрессии в качестве зависимой переменной рассматривались запасы углерода в минеральном слое 0–50 см, в качестве независимых переменных те же показатели, что и для подстилки, а также содержание марганца (экстракция царской водкой) в иллювиальных горизонтах почв, где, как известно, происходит фиксация органического углерода полуторными оксидами, которые в данном случае представлены марганцем. Кроме того, известно, что грибы белой гнили способны продуцировать ряд ферментов, разлагающих лигнин, целлюлозу и гемицеллюлозу, к которым относится марганец-пероксидаза. Марганец-пероксидаза — высокоактивный содержащий марганец фермент группы пероксидаз, являющийся основным разлагающим лигнин агентом таких грибов белой гнили, как *Phanerochaete sordida*, *P. chrysosporium*, *Trametes versicolor* и др. (Datta et al., 2017). Показано, что эктомикоризные грибы, принадлежащие к роду *Cortinarius* и формирующие микоризу с сосной и березой, продуцируют марганец-пероксидазу для мобилизации органических соединений азота при его дефиците (Bödeker et al., 2014), который обычно наблюдается в таежных лесах. При этом даже в почвах сосновых и берёзовых лесов, представляющих раннесукцессионные стадии (Wardle, 2012), биомасса этих грибов весьма велика, они вносят довольно существенный вклад в пул почвенного углерода (Clemmensen et al., 2015) и в биогеохимические циклы элементов питания, включая марганец.

С использованием первой модели установлено, что запасы органического углерода в подстилках положительно связаны с отношением C/N в ней (табл. 3.3.7), при этом доля объясненной дисперсии для этого отношения составляет около 21%. Более широкое отношение C/N в подстилке свидетельствует о низкой скорости ее разложения и, соответственно, о накоплении массы подстилки, что приводит к увеличению запасов органического углерода. Изменение видовой насыщенности, связанное с возрастанием вклада в состав сообществ видов растений, продуцирующих быстроразлагаемый опад, богатый элементами питания, может способствовать раз-

ложению и медленноразлагаемого опада. Видовая насыщенность растений объясняет около 20% вариации запасов органического углерода в подстилке и отрицательно связана с уровнем накопления углерода. Увеличение видовой насыщенности растений за счет травянистых растений приводит к снижению запасов углерода в подстилках из-за возрастания скорости разложения опада растений.

Таблица 3.3.7.

Результаты регрессионного анализа запасов углерода в горизонте FH.

Предиктор	Коэффициент	Стандартная ошибка	<i>t</i>	Объясненная дисперсия, %	<i>P</i>
x_0	3,344	0,722	4,629		<0,001
x_1	0,447	0,183	2,448	32,0	0,017
x_2	0,135	0,066	2,067	21,5	0,048
x_3	-0,175	0,077	-2,280	19,5	0,026
x_4	-6×10^{-5}	2×10^{-5}	-2,968	27,0	0,004

Модель* FH = $3,344 + 0,447 x_1 + 0,135 x_2 - 0,175 x_3 - 6 \times 10^{-5} x_4$.

* $R_a^2 = 0,26$, $F = 6,96$, $v_1 = 4$, $v_2 = 63$, $P < 0,001$

Условные обозначения:

FH — запас углерода подстилки, $\sqrt{т/га}$

x_0 — свободный член

x_1 — содержание частиц <0,002 мм, $\sqrt{\%}$

x_2 — отношение C/N подстилки, $\sqrt{\quad}$

x_3 — видовая насыщенность, $\sqrt{\text{число видов}/400 \text{ м}^2}$

x_4 — запас древесины сосны, ($\text{м}^3/\text{га}$)

Содержание ила в почвообразующих породах является одной из характеристик потенциала плодородия почв, оказывающего влияние на состав растительности, продуцирующей опад, из которого формируется подстилка. Обнаружено, что почвообразующие породы сосновых северотаежных лесов Карелии содержат больше фракций ила, чем среднетаежных, сходные различия в верхней части минерального профиля отмечаются в иллювиальном горизонте почв сосновых лесов для фракции ила (Лукина и др., 2019). В еловых лесах, при невыраженных различиях между подзонами по гранулометрическому составу почвообразующих пород, в элювиальных и иллювиальных горизонтах почв проявляются различия по доле ила, содержание которого выше в среднетаежных лесах Карелии, по сравнению с северотаежными. Это может быть связано с более интенсивными процессами почвообразования в среднетаежных еловых лесах, приводящими к возрастанию фракции тонких частиц в минеральных горизонтах почв (Лукина и др., 2019).

Анализ показал, что около 32% вариации запасов углерода в подстилке всех объектов исследования объясняется илистой фракцией в почвообразующих породах.

В лесах Карельского перешейка и илистая фракция в почвообразующих породах (см. Раздел 1), и запасы углерода в подстилке значительно ниже, чем в северо- и среднетаежных лесах Карелии. Следует, однако, заметить, что небольшая масса подстилки и, соответственно, запасов углерода в подстилке лесов Карельского перешейка связана с сельскохозяйственным использованием части лесных земель в прошлом и с тем, что здесь высока доля трав, отличающихся быстроразлагаемым опадом, в связи с благоприятными климатическими условиями.

Объем стволовой древесины доминирующих древесных пород характеризует продуктивность сосновых, еловых и березовых лесов и, соответственно, отражает различия в массе поступающего опада. Оказалось, что объем стволовой древесины сосны объясняет 27% вариации запасов углерода в подстилке. Отрицательная связь запасов органического углерода в подстилке с объемом древесины сосны объясняется тем, что в сосновых лесах, где запас стволовой древесины сосны достигает максимальных значений, запасы подстилки и, соответственно запасы углерода в ней, существенно меньше, чем в еловых и березовых лесах, что показано выше.

Таким образом, выявлены четыре основных фактора, влияющих на варьирование запасов углерода в подстилке: илистая фракция в почвообразующих породах, отношение C/N в подстилке, видовая насыщенность растительности и запас стволовой древесины сосны.

Во второй модели в качестве зависимой переменной рассматривали запасы углерода в минеральном слое 0–50 см, в качестве независимых переменных на основе вклада в вариацию запасов углерода выбраны две переменные: отношение C/N в подстилке и содержание марганца в иллювиальных горизонтах почв (табл. 3.3.8).

Таблица 3.3.8.

Результаты регрессионного анализа запасов углерода в слое 0–50 см.

Предиктор	Коэффициент	Стандартная ошибка	<i>t</i>	Объясненная дисперсия, %	<i>P</i>
x_0	11,314	2,265	4,996		<0,001
x_1	–0,844	0,254	–3,323	86,1	0,002
x_2	0,472	0,371	1,273	13,9	0,208

Модель* 0–50 = 11,314 — 0,844 x_1 + 0,472 x_2 .

* $R_a^2 = 0,16$, $F = 6,53$, $v_1 = 2$, $v_2 = 58$, $P < 0,003$

Условные обозначения:

0–50 — запас углерода в минеральном слое 0–50 см, $\sqrt{\text{т/га}}$

x_0 — свободный член

x_1 — отношение C/N подстилки, $\sqrt{\text{—}}$

x_2 — содержание экстрагируемого марганца, $\ln (\text{мг/кг})$

Как показывает регрессионный анализ, запасы углерода в минеральных горизонтах почв отрицательно связаны с отношением C/N в подстилке (86% объясненной

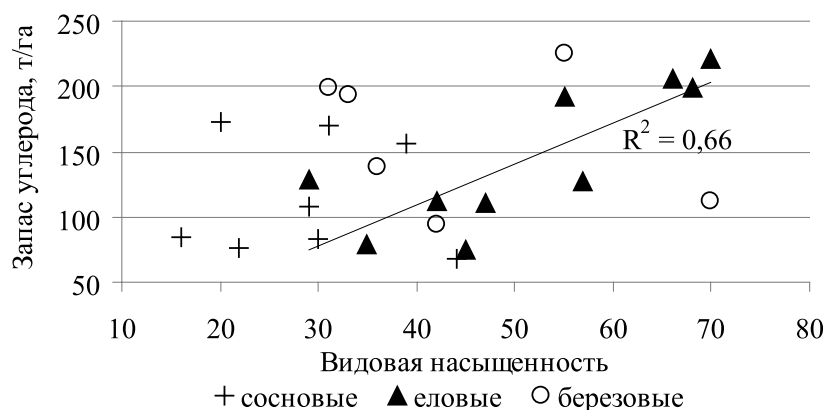


Рисунок 3.3.9. Зависимость запасов почвенного углерода в слое FН — 50 см от видовой насыщенности в среднетаежных лесах Карелии.

дисперсии) и положительно связаны с содержанием марганца в иллювиальных горизонтах почв (14% объясненной дисперсии). Таким образом, чем меньше отношение C/N в подстилке, тем выше скорость ее разложения, что приводит к активной миграции органического углерода в иллювиальные горизонты, где углерод фиксируется полуторными оксидами. Кроме того, выявлена достоверная положительная зависимость уровня накопления углерода в слое FН-50 см от видовой насыщенности растений в еловых лесах (рис. 3.3.9), однако в сосновых и березовых лесах такая зависимость не обнаружена.

Это связано с более широким градиентом видовой насыщенности растений в еловых лесах, представленных разными типами (Лукина и др., 2019). Возрастание видовой насыщенности в ходе сукцессионного развития лесов, обусловленное появлением видов травянистых растений, приводит к повышению скорости разложения опада, внутрипрофильной миграции соединений углерода и его фиксации в иллювиальных горизонтах почв.

Выводы

На основе проведенных исследований выявлено влияние следующих факторов на уровень аккумуляции почвенного углерода в таежных лесах, формирующихся в автоморфных условиях: формационный состав лесов (еловые, сосновые, берёзовые леса), группы возраста древостоя, видовое богатство растений и история природопользования.

1. Среднетаежные леса Карелии отличаются высоким уровнем аккумуляции почвенного углерода, составляющим 137 т/га с учетом подстилки и минерального слоя мощностью 50 см, тогда как запасы углерода в почвах северотаежных лесов Карелии и среднетаежных лесов Карельского перешейка оказались ниже и составляли в среднем 87 и 113 т/га соответственно.

2. Сосновые леса характеризуются невысокими запасами углерода по сравнению с еловыми и березовыми лесами: 100 т/га против 125 и 138 т/га соответственно с учетом подстилки и минерального слоя 0–50 см. Это обуславливает относительно низкий уровень аккумуляции почвенного углерода в северотаежных лесах, среди которых преобладают сосновые леса. Таким образом, различия в соотношениях между формациями лесов, которые в основном регулируются лесохозяйственной деятельностью (рубки) и пожарами, могут определять различия в запасах почвенного углерода между подзонами тайги.

3. Еловые молодняки отличаются от приспевающих и спелых лесов низкими запасами почвенного углерода: 83 т/га против 176 и 135 т/га соответственно с учетом подстилки и минерального слоя 0–50 см. В сосновых лесах, напротив, запасы почвенного углерода в молодняках существенно выше: 107 т/га против 81 и 86 т/га в приспевающих и спелых лесах соответственно. Эти тенденции объясняются формированием сосновых молодняков после рубки в еловых лесах, либо формированием молодняков, отличающихся высокой продуктивностью и, соответственно, большой массой опада из-за высокой густоты древостоя после рубки в спелых сосняках и пожарах. Молодняки берёзовых лесов отличаются меньшим содержанием и запасами углерода и узким отношением C/N в подстилках, тогда как общие запасы почвенного углерода с учетом подстилки и минерального слоя 0–50 см между молодняками и спелыми березовыми лесами не различаются.

4. Сельскохозяйственная деятельность на лесных землях в прошлом на Карельском перешейке является причиной накопления почвенного углерода в бывших пахотных горизонтах, однако при этом запасы углерода в подстилке и иллювиальных горизонтах почв здесь относительно невелики, что не привело к повышенным запасам почвенного углерода по сравнению с почвами среднетаежных лесов Карелии.

5. Анализ влияния различных факторов на аккумуляцию почвенного углерода с использованием моделей множественной регрессии показал, что запасы углерода в подстилках таежных лесов северо-запада России положительно связаны с отношением C/N и отрицательно связаны с видовой насыщенностью растительности. Более широкое отношение C/N в подстилке свидетельствует о низкой скорости ее разложения и, соответственно, о накоплении массы подстилки, что приводит к увеличению запасов органического углерода подстилки. Увеличение видовой насыщенности растений за счет трав в средней тайге по сравнению с северной приводит к снижению запасов углерода в подстилках из-за возрастания скорости разложения опада.

6. Запасы углерода в минеральном слое 0–50 см отрицательно связаны с отношением C/N в подстилках и положительно связаны с содержанием марганца в иллювиальных горизонтах почв: чем меньше отношение C/N в подстилке, тем выше скорость ее разложения, что приводит к активной миграции органического углерода в иллювиальные горизонты, где углерод фиксируется полуторными оксидами. При этом выявлена достоверная положительная зависимость уровня накопления углерода в иллювиальных горизонтах почв от видовой насыщенности растений в еловых лесах, которая объясняется более активной миграцией углерода из подстилки, в которую поступает быстроразлагаемый опад травянистых растений, и его фиксацией полуторными оксидами в иллювиальных горизонтах почв.

Глава 3.4.

Сравнительная оценка размеров выноса углерода с почвенными водами в таежных и хвойно-широколиственных лесах

Для оценки баланса углерода в наземных экосистемах создана глобальная сеть измерений на основе метода eddy covariance. Однако этот метод не позволяет учитывать вынос растворенного органического углерода (РОУ) с почвенными водами. Игнорирование этой составляющей цикла углерода приводит к переоценкам стока углерода в наземных экосистемах, поскольку часть РОУ дренирует в водоемы. Так, оценки потоков РОУ из сосновых лесов умеренного пояса в Бельгии (около 10 г/м² в год) показали, что РОУ может составлять 11% от экосистемной нетто продуктивности (Gielen et al., 2011).

Интенсивная нисходящая водная миграция органического углерода является одним из характерных проявлений почвообразования в бореальных и гемибореальных лесах. Вынос РОУ с почвенными водами оценивается в рамках отдельных проектов и больших международных программ по лесам, например, в европейской программе ICP Forests (www.icp-forests.org), которая выполняется в более чем 40 странах. На основе многолетних измерений в рамках этой программы демонстрируется устойчивый тренд увеличения выноса растворенного органического углерода, который связывают со снижением атмосферного выпадения сульфатов и с увеличением выпадений нитратов (Camino-Serrano et al., 2016). При этом существенную роль играет взаимодействие этих региональных факторов с локальными, а именно, с составом и свойствами растительности и почв.

Экспериментальные измерения выноса углерода с почвенными водами в многолетней динамике в лесах России разных типов проводятся точно и результаты этих измерений не систематизированы. Многолетние измерения выноса углерода проводятся в северотаежных лесах Мурманской области (Лукина, Никонов, 1998; Лукина и др., 2018). Существуют оценки содержания углерода в почвенных водах за отдельные годы в среднетаежных лесах Республики Карелия (Шильцова, 2006), четырехлетние оценки выноса углерода с почвенными водами в сложных ельниках и смешанных хвойных лесах Московской области (Султанбаева и др., 2015; и др.), двухлетние оценки выноса углерода в лесах Брянского полесья (заповедник «Брянский лес»). Все эти оценки выполнены с применением методов, принятых в программе ICP Forests.

Анализ современных зарубежных и отечественных работ позволяют заключить, что большие неопределенности в оценках выноса углерода с почвенными водами на локальном уровне в лесах связаны: (1) с недостаточной изученностью влияния микро мозаичной структуры биогеоценоза на интенсивность поступления и выноса углерода из экосистемы; (2) с отсутствием сравнительных оценок по выносу рас-

творенного органического углерода с почвенными водами в лесах разных типов/стадий сукцессий, формирующихся в различных природно-климатических условиях.

Цель данной главы — дать сравнительную оценку выноса растворенного органического углерода с почвенными водами в северотаежных и хвойно-широколиственных лесах европейской части России с использованием оригинальных и литературных данных.

Выделение в северотаежных лесах древесных и межкроновых элементарных биогеоценотических ареалов (ЭБГА) (Орлова, 2013) позволяет выявить особенности поступления и выноса углерода на внутрибиогеоценотическом уровне. Для Брянского полесья характерна высокая сомкнутость полога и слабовыраженная геп-мозаика, что связано с относительно молодым возрастом древостоев, и оценить различия в поступлении и выносе углерода на внутрибиогеоценотическом уровне оказалось возможно только на поздних стадиях сукцессий в полидоминантных широколиственных лесах, где периодически появляются окна.

Оценка поступления органического углерода с атмосферными выпадениями

Поступление соединений органического углерода с атмосферными выпадениями в северотаежных лесах под кронами сосны в 5–6 раз, а под кронами ели — в 5–10 раз выше, чем в межкроновых пространствах, что может объяснять и различия в концентрациях углерода в почвенных водах межкроновых и древесных ЭБГА (табл. 3.4.1) (Лукина и др., 2018). Поступление органического углерода в еловых лесах, которые могут рассматриваться как поздняя стадия сукцессии сосново-евого сукцессионного ряда северотаежных лесов, в 1,5–2 раза выше, чем в сосновых.

Поступление органического углерода в полидоминантных **широколиственных лесах** под кронами в 3 раза выше, чем в окнах, что связано с обогащением атмосферных выпадений органическими соединениями при взаимодействии их с пологом. Под кронами сосняков кустарничково-зеленомошных и смешанных лесов с сосной, елью и дубом в подзоне хвойно-широколиственных лесов поступление углерода выше, чем в полидоминантных широколиственных лесах с елью (табл. 3.4.1), что может объясняться высокой сорбирующей способностью крон смешанных древостоев.

В среднем поступление углерода с промывающими полог дождевыми и снеговыми осадками в северотаежных сосновых и еловых лесах Мурманской области с учетом внутрибиогеоценотической неоднородности составляло 76 кг/га и оказалось существенно больше, чем в хвойно-широколиственных лесах. В лесах Московской области поступление органического углерода составляло 39 кг/га (Султанбаева и др., 2015), а в Брянской области — 49 кг/га. Более значительное поступление углерода в хвойных лесах объясняется большой сорбирующей поверхностью крон доминирующих видов хвойных древесных растений, что способствует активным обменным процессам в кронах.

Таблица 3.4.1.

Поступление и вынос углерода за вегетационный период в лесных экосистемах в различных природно-климатических условиях

Тип леса	Положе- ние	Содержа- ние С _{атм} мг/л	Поступле- ние С, кг/га	Вы- нос LFH, кг/га	Вы- нос BC, кг/га	Вынос LFH/ По- ступле- ние С	Вынос BC/ Поступле- ние С
Хвойно-широколиственные леса (Брянская область)							
Сосняк кустарничково- зеленомошный	Полог	19,3*	46,3	74,2	9,7	1,6	0,2
		2,5**	16,4	16,3	—	0,4	—
Смешанный лес с елью и сосной	Полог	22,5	50,2	73,7	3,4	1,5	0,1
		3,3	22,8	19,3	—	0,4	—
Полидоминант- ный широколи- ственный лес с елью	Полог	19,6	45,6	15,3	0	0,3	0
		5,2	7,9	1,5	—	—	—
	Окно	13,7	15,2	27,8	0	1,8	0
		8,9	1,3	—	—	—	—
Северотаежные хвойные леса (Мурманская область)							
Сосняк лишайниково- зеленомошно- кустарничковый	МК	4,6	10,5	11,1		0,7	
		0,3	1,1	2,6	—	0,2	—
	ПК	33,6	83,6	234,6		3,1	
		3,1	6,1	39,3	-	0,7	-
Сосняк зеленомошно- лишайниково- кустарничковый	МК	5,1	12,1	69,5	13	6,2	1,3
		0,4	1,6	15,5	4,9	1,3	0,6
	ПК	36,6	70	106,2	46,7	1,5	0,7
		1,8	5,9	12,6	7,6	0,1	0,1
Ельник лишайниково- кустарничково- зеленомошный	МК	7,5	14,1	20,5		1,6	
		2,3	2,2	1,7	—	0,2	—
	ПК	43,6	109,1	82,8	3,2	0,9	0
		6,2	13,7	10,5	0,9	0,2	—
Ельник кустарничково- зеленомошный влажный	МК	5,7	11,9	40,6	4,9	3,8	0,5
		0,9	1,6	3,1	1,3	0,6	0,2
	ПК	115,2	130,9	77,3	52,1	0,6	0,5
		19,2	26,1	15,9	14,9	0,3	0,2

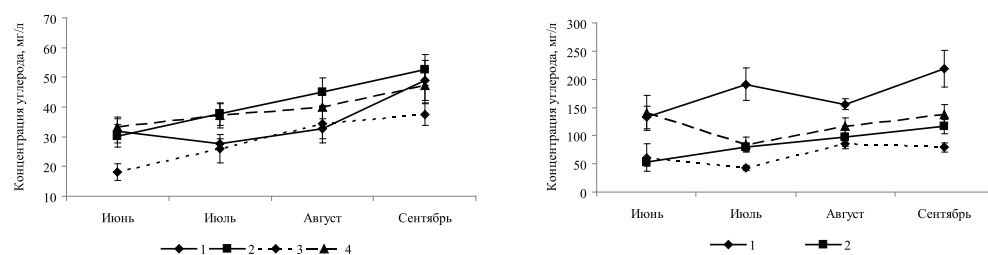
МК — межкروновые ЭБГА; ПК — подкroновые ЭБГА, * — среднее, ** — ошибка среднего, — нет дан-
ных

Вынос органического углерода с почвенными водами

В древесных ЭБГА **северотасжных лесов** вынос органического углерода с водами из органогенных горизонтов в 2–5 раз, а из нижних минеральных горизонтов — в 2–3 раза (иногда в 10 раз) выше, чем в межкроновых ЭБГА (рис. 3.4.1). С учетом мозаичности строения БГЦ, в которых на долю подкроновых пространств приходится 60%, а межкроновых — 40%, при сравнении еловых и сосновых лесов самый незначительный вынос углерода из органогенных и минеральных горизонтов происходит в еловых лесах. Это связано с тем, что деревья ели старше 100 лет отличаются низкой, плотной и протяженной кроной, что препятствует проникновению значительного количества осадков (Лукина и др., 2018).

Вынос органического углерода из органогенных горизонтов в полидоминантных **широколиственных лесах** под кронами в 1,8 раза ниже, чем в окнах (табл. 3.4.1). Это обусловлено более интенсивным поглощением воды деревьями и относительно высокой (до 3 раз) концентрацией углерода в водах из органогенных горизонтов в окнах, связанной с интенсивными процессами испарения, которые мо-

А



Б

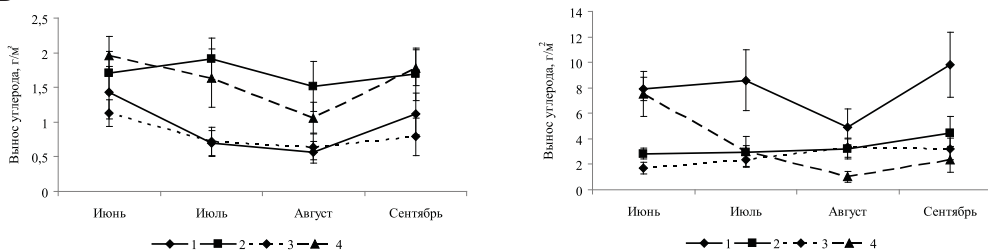


Рисунок 3.4.1. Сезонная динамика концентрации (А) и выноса (Б) углерода в водах из горизонта LFH.

МК — межкроновые элементарные биогеоареалы; ПК — подкроновые элементарные биогеоареалы.

1 — сосняк лишайниково-зеленомошно-кустарничковый, 2 — сосняк зеленомошно-лишайниково-кустарничковый, 3 — ельник лишайниково-кустарничково-зеленомошный, 4 — ельник кустарничково-зеленомошный влажный (по: Лукина и др., 2018).

гут приводить к образованию более насыщенного раствора. Более интенсивное испарение в окнах подтверждает и тот факт, что здесь объемы поступающих дождевых вод выше, а почвенных вод ниже по сравнению с подкроновыми пространствами. При сравнении интенсивности выноса в разных типах леса/стадий сукцессии обнаруживается, что в полидоминантных широколиственных лесах с елью, то есть на поздней стадии сукцессии, вынос углерода из подстилки меньше, чем в сосняках кустарничково-зеленомошных, на ранней стадии сукцессии, и чем в смешанных хвойно-широколиственных лесах. Случаи выноса органического углерода из нижних минеральных горизонтов для подзоны хвойно-широколиственных лесов оказались единичными, а в полидоминантных широколиственных лесах вынос за два года измерений не зафиксирован.

При сравнении данных разных подзон наибольший вынос углерода в течение вегетационного периода из органогенных и минеральных горизонтов обнаруживается в северотаежных сосновых и еловых лесах Мурманской области: с учетом внутрибиогеоценотической неоднородности вынос углерода из подстилки составлял 72 кг/га, из минеральных горизонтов — 23 кг/га. Вынос органического углерода с подстилочными водами в лесах Московской и Брянской областей оказался сопоставимым — 56 кг/га (Султанбаева и др., 2015 и др.) и 51 кг/га соответственно (табл. 3.4.1). При этом в Брянской области наблюдаются высокие концентрации углерода и небольшие объемы вод, в Московской области — обратная картина. В хвойно-широколиственных лесах Брянской области вынос углерода с водами из минерального профиля за два года измерений обнаружен единично и составляет 6,5 кг/га. В широколиственно-хвойных лесах Московской области четырехлетние наблюдения выявили более высокий вынос углерода — $25,0 \pm 5,0$ кг/га (Султанбаева и др., 2015 и др.).

Сравнение годового выноса в разных подзонах с учетом типов биогеоценозов показало наибольший вынос углерода из органогенных и минеральных горизонтов в северотаежных сосновых (из подстилки — 163 кг/га; из минерального профиля 50 кг/га) и еловых (из подстилки — 84 кг/га; из минерального профиля — 39 кг/га) лесах Мурманской области. С учетом внутрибиогеоценотической неоднородности вынос углерода из подстилки составляет 95 кг/га, из минеральных горизонтов — 35 кг/га.

Годовой вынос углерода (за 2017 год) с подстилочными водами в хвойно-широколиственных лесах Брянской области в среднем составлял 67 кг/га при варьировании от 114 кг/га в сосняках кустарничково-зеленомошных до 75 кг/га в смешанных лесах и 11 кг/га в широколиственных лесах с елью. Вынос с почвенными водами из верхнего минерального горизонта (Е) составлял в среднем $19,4 \pm 3,0$ кг/га при варьировании от 37 кг/га в сосняках кустарничково-зеленомошных до 17 кг/га в смешанных лесах и 4,4 кг/га в широколиственных лесах с ель. Вынос из верхней части минерального профиля (Е+В) составлял в среднем 9,7 кг/га при варьировании от 16 кг/га в сосновых лесах до 3,4 кг/га в смешанных лесах, при этом вынос в широколиственных лесах с елью не зафиксирован. Таким образом, максимальные размеры выноса обнаруживаются в сосновых лесах, минимальные — в широколиственных лесах с елью. Высокий древесный полог соснового древостоя отличается ажурностью, что способствует проникновению большого количества осадков, а также формированию значительного объема стволовых вод (Лукина и др., 2018).

В смешанных лесах полог отличается более высокой сомкнутостью, достигающей максимальных значений в широколиственных лесах с елью.

При сравнении размеров выноса органического углерода с почвенными водами в северотаежных хвойных и хвойно-широколиственных лесах выявляются существенные различия: вынос значительно выше в северотаежных лесах. Эти различия могут объясняться (1) разной интенсивностью перехвата осадков и дальнейшим испарением, (2) уровнем транспирации хвойных и широколиственных древесных растений. При сравнении хвойных и широколиственных лесов в Великобритании (Nisbet, 2005) и на Тибете (Liu et al., 2013) показано, что перехват осадков в хвойных лесах на 20–30% выше. При этом уровень транспирации существенно не различался (Nisbet, 2005). Однако однозначные заключения все-таки делать нельзя, поскольку существуют доказательства отсутствия различий в испарении между хвойными и широколиственными лесами (Komatsu et al., 2007), при этом большое значение имеет количество зимних осадков: при их незначительном количестве различия в испарении между хвойными и широколиственными лесами могут отсутствовать, как, например, в Японии (Komatsu et al., 2011).

Правомерно предположить, что важное значение имеет также возраст древостоев и сомкнутость крон. Северотаежные хвойные леса Мурманской области являются старовозрастными, но редкостойными. Перехват осадков в таких лесах существенно меньше, чем в лесах с высокой сомкнутостью полога. Хвойно-широколиственные леса Московской и Брянской области отличаются более высокой сомкнутостью полога, особенно на поздних стадиях сукцессий, и включают оба компонента: хвойные и широколиственные деревья. Интенсивность выноса органического углерода с почвенными водами в северотаежных лесах выше, чем в хвойно-широколиственных, о чем свидетельствуют соотношения между выносом соединений углерода с почвенными водами и их поступлением с атмосферными выпадениями (табл. 3.4.1).

Выводы

Полученные результаты показали значительное *внутри- и межбиогеоценотическое* варьирование в поступлении с атмосферными выпадениями и выносе с почвенными водами органического углерода. Поступление органического углерода в северотаежных лесах под кронами сосны в 5–6 раз, а под кронами ели — в 5–10 раз выше, чем в межкроновых пространствах, что может объяснять различия в концентрациях углерода в почвенных водах межкроновых и подкroновых пространств. При этом вынос углерода с почвенными водами из органогенных горизонтов в подкroновых пространствах в 2–5 раз, а из минеральных горизонтов — в 2–3 раза (иногда в 10 раз) выше, чем в межкroновых. Вынос углерода в еловых лесах, полог которых отличается большей способностью к перехвату осадков, существенно ниже, чем в сосновых лесах. Поступление органического углерода в полидоминантных широколиственных лесах под кронами в 2 раза выше, чем в окнах, при этом вынос под кронами в 1,5–2 раза ниже, чем в окнах.

Сравнение размеров поступления и выноса углерода *на межбиогеоценотическом уровне*, как в северотаежных, так и в хвойно-широколиственных лесах показало,

что наибольший вынос органического углерода как из органогенных, так и из минеральных горизонтов происходит в сосновых лесах, которые, согласно существующим представлениям, соответствуют ранним стадиям сукцессии. С развитием лесных экосистем вынос углерода снижается: осадки более интенсивно перехватываются пологом и вода активно поглощается из почвы растительностью. Интенсивность выноса органического углерода с почвенными водами в северотаежных лесах выше, чем в хвойно-широколиственных.

Моделирование динамики основных пулов углерода в таежных лесах при различных внешних воздействиях

Постановка задачи

Леса, будучи одним из основных биомов Земли, содержат 92% всего органического углерода суши, и, как следствие, играют важнейшую роль в его глобальном биологическом круговороте (Utkin et al., 2000). Все компоненты лесных экосистем тесно взаимосвязаны и накапливают углерод в фитомассе и в органическом веществе почвы (Shvidenko et al., 2008). Ежегодный рост накопления органического вещества наблюдается в большинстве лесов таежной и умеренной зон (Myneni et al., 1997; Lopatin et al., 2006). Возможными причинами могут быть глобальные изменения концентрации углекислого газа и соединений азота в атмосфере, температуры и количества осадков (Kahle et al., 2008; Bobbink et al., 2010), а также восстановление лесов после сплошных рубок, что актуально и для России.

Современная стратегия управления лесами требует детального прогноза динамики ключевых экосистемных функций. Как следствие, необходим комплексный анализ и прогноз количественных и качественных изменений в лесных экосистемах. Для решения подобной задачи может быть использовано математическое моделирование, которое описывает динамику основных показателей лесных экосистем, таких как видовой состав, пространственная структура древостоя и запасы углерода в основных пулах под влиянием различных внешних факторов. Вполне ожидаемо, что отклик лесных экосистем на внешние воздействия на качественном уровне будет схож для всех типов местообитаний, но возможны количественные различия, связанные, например, с различиями в начальных запасах элементов минерального питания в почвах, их физических свойствах, состоянии насаждений или разной динамике видового состава (Лукина и др., 2010).

На данный момент проведено множество исследований, направленных на оценку динамики основных экосистемных пулов углерода под влиянием различных внешних воздействий (Kahle et al., 2008; Kellomäki et al., 2008; Palosuo et al., 2008; Miquelajauregui et al., 2016; Brazhnik et al., 2017, см. также обзоры Seidl et al., 2011; Blanco et al., 2015; Pretzsch et al., 2015), в т.ч. с учетом комбинированного влияния нескольких внешних факторов (напр., Chertov et al., 2009). Однако в большинстве подобных исследований не были приняты во внимание различия между типами леса. Кроме того, большинство существующих моделей не позволяет имити-

ровать влияние изменений в видовом составе древесного яруса на свойства почвы и, как следствие, изменение типа леса, хотя подобные случаи подтверждены экспериментальными исследованиями (Сеннов, 1999; Binkley, Menyailo, 2005; Orlova et al., 2016). Следует отметить, что проблема оценки взаимосвязи между условиями местообитания и параметрами биологического круговорота признана одним из самых существенных пробелов в знаниях о функционировании лесных экосистем (Framstad et al., 2013). Здесь же стоит отметить недостаточность знаний для имитации процессов внутри- и межвидовой конкуренции.

Для решения поставленной задачи была применена система моделей EFIMOD (Komarov et al., 2003), которая позволяет моделировать взаимодействия между отдельными деревьями с учетом видоспецифичных стратегий роста и конкуренции за ресурсы. Применение данной модели позволило учитывать влияние изменений в составе древесного яруса на процессы минерализации и гумификации органического вещества почвы (ОВП) и, через механизм «обратной связи», влияние изменений в почве в форме продукции доступного азота на состав и продуктивность лесной растительности.

Цель данного исследования состояла в оценке комбинированного влияния нескольких внешних факторов (рост поступления соединений азота, изменение климата, пожары и режимы лесопользования) на продукцию фитомассы, динамику запасов углерода и азота в экосистеме и видового состава древостоя с учетом специфики типов леса для бореальных лесов северо-запада Европейской части РФ (Республика Карелия и Карельский перешеек) и объяснении прогнозируемых изменений с точки зрения представления экосистемных процессов в применяемой модели. Оценка должна учитывать совместное влияние перечисленных выше факторов и различия в физико-химических свойствах почвы, связанные с типом местообитания. Основная гипотеза состояла в том, что изменения в видовом составе древостоя, как в процессе естественного развития, так и при разного рода нарушениях, определяют динамику экосистемных пулов углерода и азота.

Материалы и методы

Объекты исследований

Леса Республики Карелия и Карельского перешейка были выбраны в качестве объектов исследования в силу доступности экспериментальных данных о начальной структуре древостоя и химических свойствах почвы. Использовались материалы, полученные при описании на 83 постоянных пунктах наблюдения (ППН), которые были заложены в 2008 г. в рамках программы UNECE ICP Forests (Lukina et al., 2013). ППН были заложены в узлах регулярной сети размером 16×16 км на Карельском перешейке, и 64×64 км в Республике Карелия.

Леса сформированы главным образом елью обыкновенной (*Picea abies*), сосной обыкновенной (*Pinus sylvestris*) и, в меньшей степени, берёзой пушистой (*Betula pubescens*) (Доронина, 2007). Молодняки занимают более 36% от общей площади,

средневозрастные — 33%, спелые и перестойные — около 31% (Крышень, 2010). Пожары являются одним из основных факторов, определяющих динамику лесных экосистем в регионе исследования. В подзоне северной тайги Республики Карелия преобладающим типом почвы являются подзолы, в подзоне средней тайги Республики Карелии — подзолы и дерново-подзолистые почвы, а на Карельском перешейке — дерново-подзолистые, за исключением его северной части, где сформировались оподзоленные буроземы.

На каждом ППН измерялась абсолютная полнота древостоя. Для трех случайно выбранных деревьев каждого вида в каждом подъярусе древостоя с помощью высотомера была измерена высота, а также возраст с помощью возрастного бура. Таким образом, были получены средние значения высоты и возраста для каждого вида и каждого подъяруса. Кроме того, для каждого дерева на ППН был измерен диаметр на высоте груди (ДВН). Для каждого ППН также был установлен тип местообитания согласно классификация Каяндера (Cajander, 1926, 1949; Notanen et al., 2008) на основе состава подлеска и наличия индикаторных видов живого напочвенного покрова.

Из каждого генетического горизонта почвы (FH, E/A, B, BC) была отобрана смешанная проба в составе четырех образцов. Образцы почвы высушивались, размалывались и просеивались через сито с размером ячейки 2 мм. Общее содержание углерода и азота определялись на CHN-анализаторе. Гранулометрический состав образцов минеральных горизонтов почвы был определен гравиметрическим методом.

Из полного набора данных были сделаны две подвыборки (табл. 3.5.1). Первая из них представляет подзону средней тайги и содержит описания ППН, расположенных на Карельском перешейке. Вторая подвыборка состоит из описания ППН, расположенных в северной тайге Республики Карелия (от 63,5° с.ш. и выше). Мы ограничили выборки ППН только наиболее распространенными типами местообитаний по классификации Каяндера (*Vaccinium* type — VT, *Myrtillus* type — MT, и *Oxalis-Myrtillus* type — OMT), тогда как остальные типы (*Oxalis-Maianthemum* type — OMaT, *Calluna* type — CT, и *Cladina* type — CIT) составили около 8% от общего числа ППН.

В данном исследовании не использовались напрямую данные, полученные на ППН. Вместо этого был сконструирован набор «виртуальных» площадок (далее в тексте — «имитационная площадка») с типичными параметрами, соответствующими наиболее распространенным комбинациям типов местообитаний и доминирующего древесного вида. Таким образом, каждая имитационная площадка соответствует группе ППН, характеризующихся одним типом местообитания и сходным составом древостоя. Каждая имитационная площадка была обозначена комбинацией кода доминирующего древесного вида и кода типа местообитания, например, «br. MT» означает тип местообитания MT (*Myrtillus* type) с доминированием берёзы (см. также табл. 3.5.1). В имитационные эксперименты были включены только ель обыкновенная, сосна обыкновенная, берёза пушистая и осина обыкновенная (*Populus tremula*). Другие древесные виды, встречающиеся на ППН (берёза повислая (*Betula pendula*), клён остролистный (*Acer platanoides*), клён белый (*Acer pseudoplatanus*), ольха черная (*Alnus glutinosa*), ольха серая (*Alnus incana*), граб обыкновенный (*Carpinus betulus*), ясень обыкновенный (*Fraxinus excelsior*), лиственница (*Larix* sp.), дуб черешчатый (*Quercus robur*), ива (*Salix* sp.), рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia*), липа сердцевидная (*Tilia cordata*) и вяз шершавый (*Ulmus glabra*)) не

были учтены в имитационных экспериментах в силу сложности оценки параметров модели для данных видов из-за отсутствия достаточного объема экспериментальных данных. Следует отметить, что на долю данных видов приходится в общей сложности 6,8% от общей полноты древостоев.

Таблица 3.5.1.

Сводная характеристика групп ППН

Код группы	Доминант древостоя	Типа леса по классификации Каяндера	Количество ППН	Состав древостоя, в долях единицы (по сумме площадей сечений):				Возраст древостоя, лет
				сосна	ель	берёза	осина	
Средняя тайга								
pn.VT	сосна	VT	8	0,96	0,04	0,00	0,00	90
pn.MT	сосна	MT	16	0,86	0,05	0,09	0,00	90
pn.OMT	сосна	OMT	8	0,84	0,06	0,06	0,04	90
sp.MT	ель	MT	9	0,17	0,81	0,02	0,00	90
sp.OMT	ель	OMT	6	0,08	0,75	0,11	0,06	90
Северная тайга								
pn.VT	сосна	VT	24	0,90	0,03	0,07	0,00	70
pn.MT	сосна	MT	4	0,80	0,08	0,09	0,03	80
sp.MT	ель	MT	6	0,19	0,73	0,07	0,01	140
sp.OMT	ель	OMT	1	0,03	0,86	0,11	0,00	250
br.MT	берёза	MT	1	0,42	0,02	0,56	0,00	30

Краткое описание системы моделей EFIMOD

В данной работе использовалась хорошо известная имитационная модель круговорота углерода и азота в лесных экосистемах EFIMOD (Chertov et al., 1999; Komarov et al., 2003; Моделирование..., 2007), которая была разработана для моделирования динамики пулов углерода и азота в системе «дерево — почва», а также популяционной динамики древесных растений для смешанных и разновозрастных бореальных лесов (рис. 3.5.1).

Модель широко применялась в различных исследованиях и детально описана в предшествующих публикациях (Моделирование..., 2007), включая ее новые модификации (напр., Shanin et al., 2015, 2016), поэтому здесь представлено только краткое описание основных процедур. Системе моделей EFIMOD необходимы для работы следующие входные данные: видовой состав древостоя, средний возраст, диаметр ствола на уровне груди и высота для каждого элемента леса (когорта деревьев одного вида и возраста), количество деревьев на 1 га и запасы углерода и азота в основных пулах почвы (Моделирование..., 2007).

Модель состоит из нескольких основных блоков: подмодели продуктивности отдельного дерева, пространственно-детализованных подмоделей кроновой и корневой конкуренции между деревьями, подмодели динамики органического вещества

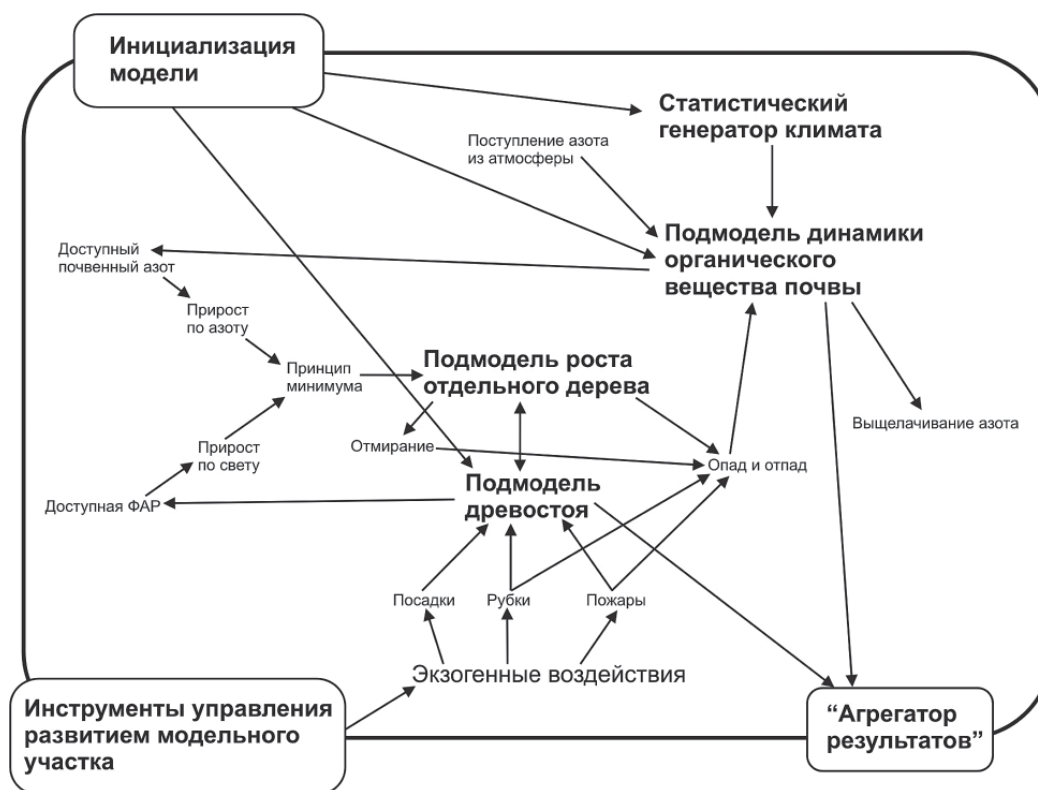


Рисунок 3.5.1. Блок-схема системы моделей EFIMOD.

почвы ROMUL (Chertov et al., 2001), и статистического генератора климата SCLISS (Быховец, Комаров, 2002), который позволяет моделировать динамику температуры и влажности в различных горизонтах почвы на основе стандартных метеорологических данных (температура воздуха, осадки) и гидрофизических свойств почвы.

Модель является индивидуально-ориентированной, т.е. каждое дерево имеет явно заданные координаты на имитируемом участке, разделенном на квадратные ячейки для упрощения моделирования взаимодействий между деревьями. Пространственно-детализованная многослойная дискретная подмодель корневой конкуренции за доступный почвенный азот (Shanin et al., 2015) описывает пространственное распределение подземной биомассы. Площадь потенциальной зоны почвенного питания каждого дерева определяется на основе максимальной дальности распространения корней, а площадь фактической зоны питания — на основе средней дальности распространения корней. Данные показатели, в свою очередь, зависят от диаметра ствола дерева и его видоспецифичных параметров. В пределах потенциальной зоны питания предпочтительность занятия каждой ячейки вычисляется на основе количества доступного почвенного азота в данной ячейке, расстояния от данной ячейки до ствола дерева и массы тонких корней других деревьев в

данной ячейке. Вертикальное распределение биомассы корней в почве описывается функцией с видоспецифичными коэффициентами. Количество потребляемого азота зависит от вида дерева, его возраста и биомассы тонких корней в каждой ячейке. Подмодель кроновой конкуренции за фотосинтетически активную радиацию (ФАР) позволяет имитировать возникновение асимметрии кроны дерева как адаптацию к конкурентному давлению со стороны соседних деревьев. Модель вычисляет сумму перехваченной ФАР, используя упрощенную методику расчета хода лучей (Шанин и др., 2017). Некоторые видоспецифичные параметры данных подмоделей (например, связанные с описанием распределения тонких корней в профиле почвы или описанием формы и распределения биомассы листвы внутри кроны) играют важную роль в моделировании межвидовой конкуренции, воспроизводя высокую пластичность корневых систем и крон как механизм адаптации к интенсивной борьбе за ресурсы. Модель также использует видоспецифичные параметры потребления азота и распределения биомассы по органам. Таким образом, модель позволяет имитировать рост и развитие смешанных древостоев, воспроизводя жизненные стратегии разных древесных видов в конкуренции за ресурсы с учетом пространственной неоднородности окружающей среды.

Модель динамики органического вещества почвы предполагает разделение углерода и азота почвы на пулы подстилки, лабильного гумуса и стабильного гумуса, которые различаются скоростью минерализации. Входными переменными подмодели являются начальные величины пулов и годовая сумма опадов по фракциям (фракции опада различаются по своим химическим свойствам в зависимости от вида дерева и его органа). Подмодель прогнозирует динамику запасов углерода и азота в почве, эмиссию углекислого газа и количество почвенного азота в доступной для растений форме. Скорость разложения растительных остатков зависит от их химических свойств, а также от температуры и влажности подстилки и минеральной почвы. Количество азота, высвобожденного в процессе минерализации, является одним из основных факторов, определяющих продуктивность древесных растений, поэтому данный показатель выступает в качестве механизма «обратной связи» между почвой и растительностью в модели.

С точки зрения биологического круговорота, процессы в почве определяют функционирование и стабильность лесной экосистемы. Растения осуществляют накопление углерода и азота в экосистеме посредством продукции биомассы, в то время как почва является буферным компонентом системы, увеличивающим ее устойчивость за счет накопленных питательных веществ и депонированного углерода, который может высвобождаться с разными скоростями и таким образом компенсировать эффект нарушающих воздействий.

Обработка исходных почвенных данных

Результаты экспериментальных исследований представляют собой данные о содержании углерода и азота в разных горизонтах почвы на ППН, в то время как подмодели ROMUL необходимы данные, представленные в форме почвенных пулов углерода и азота в размерности кг м^{-2} . Другая сложность состоит в том, что ROMUL

работает с почвенными пулами С и N, которые связаны с различными стадиями разложения органического вещества, а не с генетическими горизонтами почвы. Для преобразования материалов экспериментальных измерений во входные данные модели, были выполнены следующие действия.

(1) Поскольку масса подстилки уже представлена в кг м^{-2} , соответствующие пулы углерода и азота были вычислены посредством умножения массы подстилки на концентрацию углерода и азота в этом горизонте. (2) Для оценки пулов минеральной почвы, объем почвенных горизонтов Е и В, приходящийся на 1 м^2 , был умножен на их объемную плотность, и затем полученная масса этих горизонтов была умножена на соответствующие концентрации углерода и азота. (3) Полные пулы углерода и азота в минеральной почве были разделены на лабильный и стабильный гумус с помощью эмпирического коэффициента (Моделирование..., 2007), который зависит от видового состава древостоя и типа местообитания.

Климатические сценарии

Как упоминалось выше, для моделирования динамики органического вещества почвы необходимы климатические ряды температуры и влажности почвы. Данные показатели вычисляются подмоделью SCLISS (Быховец, Комаров, 2002) на основе стандартных метеорологических показателей — температуры воздуха и количества осадков с использованием известных статистических зависимостей, полученных из долгосрочных наблюдений.

Для оценки статистических свойств климата использовались ежемесячные данные о погоде с нескольких метеорологических станций (табл. 3.5.2). Наряду с температурой воздуха и осадками (Метеорологический..., 1966–1990; Справочник..., 1975а, 1977; Булыгина и др., 2017а, б), также использовались ряды температуры почвы на глубине 20 см (Метеорологический..., 1966–1990; Справочник..., 1975б; Шерстюков, 2017). Использовались данные за период 1961–1990 гг.

Сценарии изменения климата были основаны на Пятом оценочном докладе МГЭИК (IPCC, 2013, 2014) и Втором оценочном докладе (ОД) Росгидромета (Второй оценочный..., 2014). Данные сценарии основаны на новом семействе сценариев эмиссии парниковых газов RCP («Representative concentration pathways» — «репрезентативные траектории концентраций») (van Vuuren et al., 2011) и новом ансамбле климатических моделей, отобранных в результате 5-й фазы проекта взаимного сравнения объединенных моделей атмосферы и океана — CMIP5 (Taylor et al., 2012). В новой системе сценариев антропогенного воздействия на климатическую систему цифровой индекс сценария характеризует величину антропогенного радиационного воздействия, достигаемого к 2100 г: 2,6, 4,5, 6,0 и 8,5 Вт м^{-2} в сценариях RCP 2.6, RCP 4.5, RCP 6.0 и RCP 8.5, соответственно. Необходимые для генерирования сценариев результаты модельных прогонов по сценариям RCP с месячным разрешением были получены с сайта Германского климатического вычислительного центра (DKRZ) (Knutti, 2014b, c, d, e). Поскольку локальные климатические условия могут воспроизводиться моделями хуже, чем региональные, более корректно использовать не абсолютные значения рассчитанных вели-

чин для XXI века, а их отклонения от таковых для базового периода (или, что то же самое — вводить в модельный сценарий поправки, соответствующие отклонению результатов моделирования за базовый период от фактических данных, с обратным знаком). Для этого использовались данные «исторических» прогонов, соответствующих периоду 1850–2005 гг. (Knutti, 2014a), из которых вычислялись средние для периода 1961–1990 гг., которые сопоставлялись с фактическими данными за этот период (Булыгина и др., 2017a, б; Ильин и др., 2017). Характеристики сценариев приведены в табл. 3.5.3 и 3.5.4.

Таблица 3.5.2.

Расположение метеостанций и основные климатические характеристики
(средние за «базовый» период 1961–1990 гг.)

	Санкт-Петербург		Калевала		Реболы		Сегежа	
	Средняя тайга		Северная тайга					
Широта, °	59,97 с.ш.		65,22 с.ш.		63,83 с.ш.		63,77 с.ш.	
Долгота, °	30,30 в.д.		31,17 в.д.		30,82 в.д.		34,28 в.д.	
Высота над уровнем моря, м	3		118		180		111	
Характеристика	<i>t</i> , °C	<i>p</i> , мм	<i>t</i> , °C	<i>p</i> , мм	<i>t</i> , °	<i>p</i> , мм	<i>t</i> , °C	<i>p</i> , мм
Январь	–7,8	50	–13,7	44	–12,3	53	–12,8	47
Февраль	–6,9	40	–12,5	37	–11,6	43	–11,4	39
Март	–2,2	43	–7,3	36	–6,5	45	–6,1	40
Апрель	4,0	37	–1,1	37	–0,4	47	–0,1	46
Май	10,9	39	5,8	44	6,9	47	6,9	38
Июнь	15,6	59	12,3	59	13,2	62	13,0	66
Июль	17,7	81	15,1	68	15,8	67	15,9	67
Август	16,2	82	12,4	80	13,2	86	13,4	95
Сентябрь	11,1	71	7,1	66	7,8	73	8,2	68
Октябрь	5,7	70	1,4	55	2,0	62	2,1	71
Ноябрь	0,1	64	–4,9	53	–4,1	65	–4,0	65
Декабрь	–4,6	64	–10,6	44	–9,8	59	–9,3	55
Среднегодовая <i>t</i> , °C	5,0		0,3		1,2		1,3	
Годичная сумма <i>p</i> , мм	699		624		711		696	

Использованные для параметризации модели в качестве источника данных о статистических свойствах климата (t — среднемесячная температура воздуха; p — месячная сумма осадков)

Таблица 3.5.3.

Изменение за 100 лет температуры воздуха в модельных сценариях
(разности 20-летних средних за 2081–2100 и 1981–2000 гг.), °C

Регион (станция)	Сценарий	Месяц												Год
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	
Ленинградская область (Санкт-Петербург)	RCP 2.6	2,7	2,2	2,7	3,4	2,7	2,4	2,8	3,0	2,5	2,2	2,7	2,6	2,7
	RCP 4.5	4,5	4,0	4,5	4,6	4,1	3,8	4,3	4,1	3,4	3,6	4,0	4,2	4,1
	RCP 6.0	5,9	4,3	4,5	4,6	3,9	4,0	4,2	4,4	4,3	4,0	4,0	4,5	4,4
	RCP 8.5	7,6	6,2	6,6	6,7	5,7	6,6	7,4	7,2	6,3	5,6	6,1	7,1	6,6
Северная Карелия (Калевала)	RCP 2.6	2,2	2,0	2,0	3,1	3,1	2,3	2,8	3,0	2,2	2,1	2,9	4,1	2,6
	RCP 4.5	4,5	4,2	3,6	4,8	4,6	3,6	4,1	3,9	2,9	3,3	4,1	6,0	4,1
	RCP 6.0	6,0	4,7	4,0	4,7	4,5	3,6	4,0	4,0	3,9	3,7	4,3	6,5	4,5
	RCP 8.5	8,2	7,0	6,0	7,5	6,3	6,4	7,1	6,6	5,8	5,5	6,9	9,5	6,9

Таблица 3.3.4.

Относительное изменение (%) за 100 лет сумм осадков в модельных сценариях
(отношение 20-летних средних за 2081–2100 и 1981–2000 гг.)

Регион (станция)	Сценарий	Месяц												Год
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	
Ленинградская область (Санкт-Петербург)	RCP 2.6	17	10	0	–1	–3	–3	–5	–11	5	16	4	6	2
	RCP 4.5	30	15	12	6	–1	6	–8	4	6	24	13	13	9
	RCP 6.0	35	15	14	2	3	4	–2	–10	5	24	13	22	9
	RCP 8.5	51	22	28	12	5	–4	–24	–18	0	32	21	39	11
Северная Карелия (Калевала)	RCP 2.6	13	11	11	11	14	5	–3	–6	10	1	2	3	5
	RCP 4.5	26	21	18	18	15	5	0	1	–2	13	16	14	10
	RCP 6.0	37	21	16	17	15	6	–11	–2	2	6	8	13	8
	RCP 8.5	46	32	26	29	22	5	–16	2	2	12	20	33	14

Также были собраны данные по гидрофизическим свойствам почвы (Руднева, 1973, 1983; Еруков, Власкова, 1982, 1986; Шильцова, 1994; Шильцова, Ласточкина, 1994) для параметризации подмодели SCLISS. На основе всех перечисленных выше данных были сгенерированы 100-летние ряды почвенного климата с учетом различий между средней и северной тайгой, а также между разными типами местообитаний.

Верификация модели

Исходные данные по измерениям на ППН оказались неподходящими для проверки модели, поскольку для большинства деревьев высота и возраст непосредственно не измерялись, а были косвенно оценены по таблицам хода роста и материалам лесоустройства. В экспериментальных данных был указан только возраст древостоя, который определялся как возраст доминирующей когорты деревьев (элемента леса). В то же время, наличие подроста среди учетных единиц на ППН и неоднородные условия для роста деревьев в силу конкуренции приводят к формированию широкого спектра значений DBH для каждого древесного вида. В силу указанных причин, верификация модели проводилась на основе таблиц хода роста (Усольцев, 2002; Швиденко и др., 2006). Мы сравнивали значения из таблиц хода роста и смоделированные значения параметров для чистых древостоев различного возраста согласно методике, изложенной в (Piñeiro et al., 2008). Были построены диаграммы рассеяния, в которых координатами каждой точки выступали фактические и рассчитанные с помощью модели значения средней высоты, среднего диаметра на уровне груди или густоты для древостоев определенного возраста. Все точки аппроксимировались прямой вида $y=sx$. Для оценки соответствия между результатами моделирования и экспериментальными данными использовались коэффициент детерминации R^2 и коэффициент s , характеризующий наклон прямой. Верификация показала удовлетворительное соответствие между смоделированной динамикой древостоев и данными таблиц хода роста, но следует отметить, что средние высота и диаметр на уровне груди были воспроизведены лучше, чем густота древостоя (табл. 3.5.5).

Таблица 3.5.5.
Сравнение параметров древостоя, полученных при моделировании,
и значений из таблиц хода роста

Вид / тип местообитания	Средний диаметр ствола на высоте груди		Средняя высота древостоя		Густота древостоя (количество деревьев на 1 га)	
	R^2	s	R^2	s	R^2	s
pn/VT	0,976	0,950	0,975	1,101	0,846	0,856
pn/MT	0,980	0,989	0,934	1,003	0,847	0,885
pn/OMT	0,975	0,948	0,901	0,968	0,836	0,852
sp/VT	0,981	0,971	0,942	1,010	0,815	0,818
sp/MT	0,939	0,912	0,933	0,924	0,925	0,852
sp/OMT	0,984	0,955	0,936	0,919	0,993	0,887
br/VT	0,943	0,920	0,951	0,912	0,837	0,844
br/MT	0,936	1,099	0,914	1,102	0,818	0,824
br/OMT	0,973	0,928	0,966	0,947	0,846	0,854
as/MT	0,962	1,087	0,947	1,014	0,835	0,847
as/OMT	0,954	1,035	0,939	1,020	0,862	0,864

Значение R^2 характеризует соответствие модели линейной регрессии вида $y=s*x$ точкам в координатах «имитированное значение — значение из таблиц хода роста». Величина s характеризует наклон кривой (Piñeiro et al., 2008). Здесь и далее: pn — сосна, sp — ель, br — берёза, as — осина.

Предварительный анализ набора данных не подтвердил наличия связи между запасами углерода в почве и возрастом древостоя для региона исследования, хотя в ряде других случаев подобная зависимость наблюдается (Моделирование..., 2007). Как следствие, некорректно было бы воспроизводить «псевдо-временную» динамику углерода, сопоставляя его запасы для древостоев разного возраста (например, Peeling, Tucker, 2007). Вместо этого мы использовали моделирование в режиме Монте-Карло (Komarov et al., 2003) в 100 повторностях на 100 лет. Средние начальные значения пулов углерода почвы для имитационных экспериментов в режиме Монте-Карло были приняты равными медианным значениям экспериментально наблюдаемых величин, в то время как варьирование этих параметров было принято равным межквартильному расстоянию для распределения наблюдаемых величин (см. рис. 3.5.2 и табл. 3.5.6). Для вариантов только с одним доступным наблюдением («sp.OMT» и «br.MT» в северной тайге), варьирование было принято равным варьированию на других имитационных площадках для того же типа местообитания. Распределение начальных значений пулов было принято равномерным. Начальный видовой состав древостоев и их возраст для каждой виртуальной площадки был установлен как среднее значение среди всех ППН, включенных в данную группу (дополнительную информацию см. в табл. 3.5.1). Размеры деревьев и густота древостоев в данных имитационных экспериментах были установлены согласно региональным таблицам хода роста с поправкой на тип местообитания (Швиденко и др., 2006). Было принято 30%-ное варьирование данных параметров с равномерным распределением. Продолжительность моделирования в режиме Монте-Карло составила 100 лет при 100 повторностях. Результаты моделирования динамики почвенных пулов углерода и азота были сравнены с экспериментальными результатами (рис. 3.5.2).

Таблица 3.5.6.

Средние значения и варьирование (кг м^{-2}) почвенных пулов углерода и азота, использованные в качестве начальных величин для параметризации подмодели динамики органического вещества почвы

Код группы		Углерод в подстилке	Азот в подстилке	Углерод в лабильном гумусе	Азот в лабильном гумусе	Углерод в стабильном гумусе	Азот в стабильном гумусе
Средняя тайга	pn.VT	1,813±0,580	0,044±0,011	0,745±0,354	0,054±0,021	4,219±2,002	0,303±0,116
	pn.MT	1,488±0,437	0,051±0,020	0,938±0,580	0,048±0,031	5,317±3,288	0,274±0,176
	pn.OMT	1,414±0,851	0,045±0,014	0,339±0,442	0,026±0,015	1,919±2,501	0,145±0,082
	sp.MT	2,372±0,761	0,078±0,015	0,832±0,092	0,048±0,009	4,716±0,560	0,250±0,049
	sp.OMT	2,507±0,250	0,107±0,011	1,332±0,933	0,084±0,071	7,549±5,286	0,475±0,400
Северная тайга	pn.VT	3,624±1,052	0,086±0,025	0,271±0,151	0,016±0,005	1,551±0,870	0,089±0,026
	pn.MT	2,715±1,548	0,055±0,036	0,435±0,210	0,029±0,011	2,465±1,187	0,163±0,059
	sp.MT	4,962±1,238	0,155±0,042	0,854±0,297	0,040±0,015	4,838±1,680	0,222±0,087
	sp.OMT	5,743±2,125	0,206±0,120	1,332±0,617	0,056±0,020	7,547±3,495	0,314±0,109
	br.MT	5,069±1,876	0,170±0,069	1,269±0,588	0,046±0,008	7,191±3,332	0,264±0,046

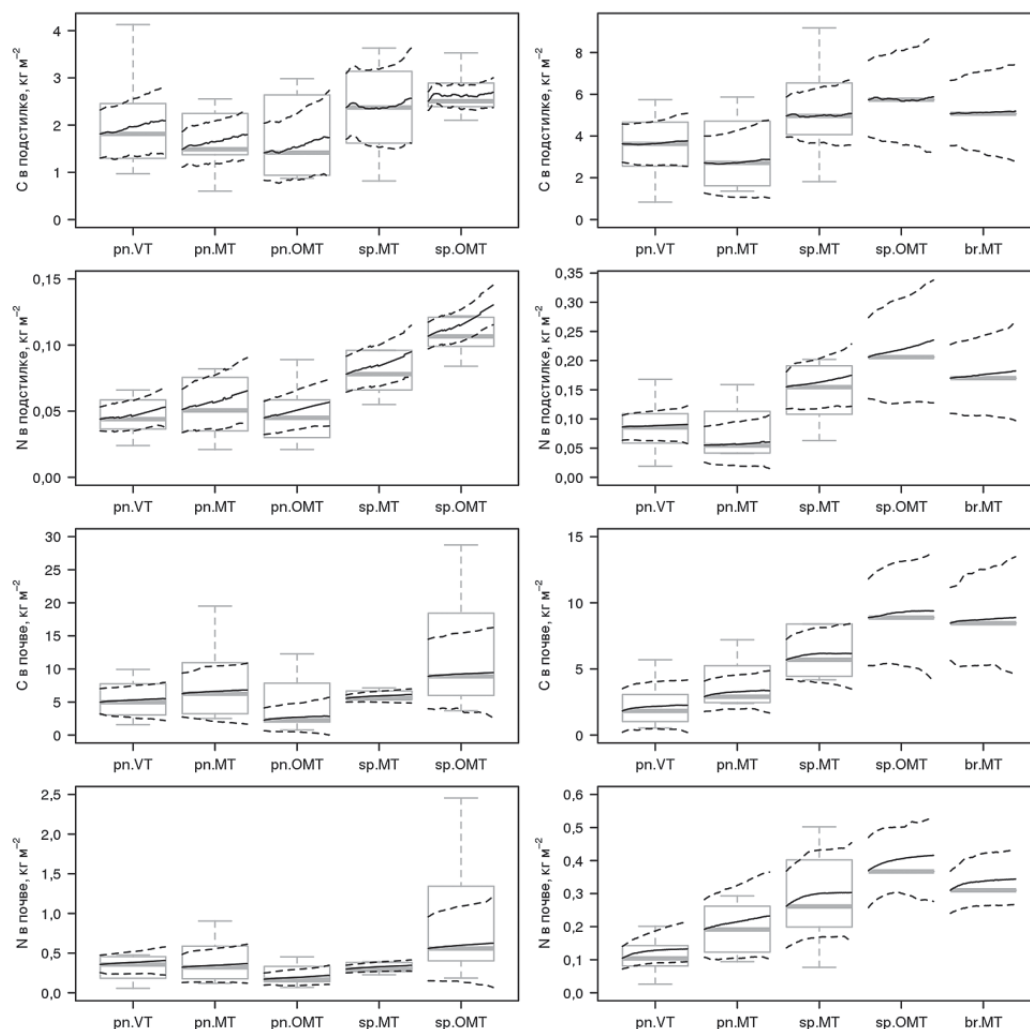


Рисунок 3.5.2. Сравнение смоделированных и наблюдаемых величин основных пулов углерода и азота для разных групп ППН в средней (слева) и северной (справа) тайге. Наблюдаемые величины представлены боксами (медиана, квартили, размах). Сплошные линии — динамика средних величин пулов, полученная при моделировании методом Монте-Карло, пунктирные линии — варьирование данной величины. Обозначения групп ППН — согласно табл. 3.5.1.

Имитационные сценарии

Начальные значения пулов органического вещества почвы и видового состава древостоев были приняты аналогичными использованным в имитационных экспериментах по верификации модели с применением метода Монте-Карло (табл. 3.5.1 и 3.5.6). Чтобы упростить сравнение между разными имитационными площадками и нивелировать различия в динамике, связанные с разным начальным возрастом древостоя, был установлен одинаковый начальный возраст древостоев (20 лет) для всех имитационных площадок, что также позволило применять ко всем имитационным площадкам одинаковые сценарии. Средняя высота, диаметр ствола на уровне груди и густота древостоев были установлены согласно региональным таблицам хода роста (Швиденко и др., 2006) для соответствующих древесных видов. Величина пула сухостоя и валежа была оценена на основе региональных таблиц биологической продуктивности (Усольцев, 2002; Швиденко и др., 2006). Сводная характеристика начальных величин пулов биомассы древостоя, сухостоя и валежа представлена в табл. 3.5.7.

Таблица 3.5.7.

Использованные в имитационных экспериментах начальные значения (кг [C] м⁻²) пулов биомассы древостоя и массы сухостоя и валежа

Пул	Средняя тайга					Северная тайга				
	pn.VT	pn.MT	pn.OMT	sp.MT	sp.OMT	pn.VT	pn.MT	sp.MT	sp.OMT	br.MT
Биомасса деревьев	0,457	0,886	1,299	1,112	1,693	0,558	0,968	1,663	1,748	1,358
Масса сухостоя и валежа	0,145	0,293	0,412	0,368	0,512	0,185	0,328	0,542	0,510	0,421

Имитационные эксперименты проводились по набору сценариев, воспроизводящих различные внешние воздействия. Продолжительность всех сценариев составила 100 лет. Набор сценариев позволяет учитывать воздействие разных факторов (рост поступления соединений азота с атмосферными осадками, пожары, рубки) как по отдельности, так и при комбинированном действии нескольких факторов.

Первый сценарий (код «U») воспроизводит ненарушенное развитие лесных экосистем. Количество и видовой состав возобновления рассчитывались согласно уравнениям, представленным в Pukkala et al. (2012), где данные параметры зависят от видового состава древостоя и его полноты. Возобновление в модели имитируется как количество прижившегося подроста (высотой более 1,3 м), а его дальнейшее развитие зависит от условий окружающей среды: количества доступной ФАР и доступного азота почвы. Также были приняты дополнительные эмпирические правила для определения состава возобновления: в первые 10 лет после пожара пропорция сосны в возобновлении увеличивалась на 20% (относительно исходно рассчитанной величины), а в первые 10 лет после рубки на 50% увеличивалась пропорция берёзы на легких и осины — на тяжелых почвах (Чертов, 1981; Smirnova et al., 2017). Уровень поступления азота с атмосферными осадками был принят рав-

ным $1,5 \text{ кг [N] га}^{-1} \text{ год}^{-1}$ для северной тайги, и $3,0 \text{ кг [N] га}^{-1} \text{ год}^{-1}$ для средней тайги (Gauss et al., 2016). Данные величины включают в себя как естественные источники соединений азота (молнии и пр.), так и текущий уровень промышленного загрязнения (Bobbink et al., 2010). В дальнейшем анализе данный сценарий использовался в качестве базового, с которым сравнивались результаты, полученные при других сценариях, что позволило оценить влияние различных факторов и их комбинаций.

Второй сценарий (код «N») имитирует возможный рост загрязнения атмосферы соединениями азота в результате деятельности человека. Данный сценарий предполагает постепенное увеличение поступления соединений азота с осадками на $1,5 \text{ кг [N] га}^{-1} \text{ год}^{-1}$ за 100 лет, т.е. до $3,0 \text{ кг [N] га}^{-1} \text{ год}^{-1}$ для северной тайги и до $4,5 \text{ кг [N] га}^{-1} \text{ год}^{-1}$ для средней тайги к концу периода моделирования.

Сценарий с пожарами (код «F») имитирует низовой пожар при возрасте древостоя 70 лет. Этот сценарий предполагает, что потери свежего опада в результате пожара были одинаковы для всех типов местообитаний и составили 100%. Потери остальной части подстилки были приняты равными 75% для типа местообитания VT и 50% — для типов MT и OMT. Доля сгоревших тонких корней была принята равной 30% (Chertov et al., 2009). Этот сценарий также предполагает гибель 5% наименее крупных деревьев, поврежденных пожаром, и всего подроста.

Следующий сценарий (код «C») имитирует режим лесопользования со сплошными рубками. Сценарий включает имитацию рубок ухода при возрасте древостоя 5, 10, 25 и 50 лет (Об утверждении..., 2007). Ель была назначена целевой породой для местообитаний типов MT и OMT, тогда как в местообитаниях типа VT целевой породой была выбрана сосна. Во время первой рубки ухода имитировалось удаление 50% наиболее крупных деревьев нецелевых пород. Вторая и третья рубки ухода предполагают удаление 30% отстающих в росте деревьев целевой породы, а также 30% наиболее крупных деревьев других пород. Во время заключительной рубки ухода имитировалось удаление 50% наиболее крупных деревьев нецелевых пород. Сплошная рубка главного пользования имитировалась при достижении древостоем возраста 120 лет (такой возраст достигался на предпоследнем шаге моделирования, поскольку начальный возраст древостоя составлял 20 лет, а продолжительность периода моделирования — 100 лет) на всех имитационных площадках (Об установлении..., 2015). Одинаковый возраст рубки был установлен для всех площадок, поскольку на большинстве из них и в начале, и по окончании периода моделирования доминировали хвойные деревья (сосна или ель), кроме площадки «br.MT», но на ней в качестве целевого вида была принята ель. Искусственное возобновление целевого вида ($3000 \text{ деревьев га}^{-1}$) имитировалось на вырубках на следующий год после сплошной рубки (Об утверждении..., 2016). Имитировалось удаление всей биомассы стволов и 50% биомассы прочих надземных органов во время третьей и четвертой рубок ухода и во время сплошной рубки главного пользования, в то время как прочие порубочные остатки оставались на территории без имитации сжигания, и далее вовлекались в процессы минерализации в почве. Порубочные остатки при первых двух рубках ухода оставались полностью. Таким образом, имитировался принятый в Скандинавии экологически щадящий тип рубок. Естественное возобновление имитировалось аналогично предыдущим сценариям, за исключением первых 10 лет после рубок ухода, когда количество приживающегося подроста

было увеличено на 25%, а доля берёзы и осины (если данные виды были представлены в верхнем ярусе до рубки) были увеличены на 50% (Shanin et al., 2011). Для площадки «br.MT» также имитировалось искусственное возобновление ели в количестве 1000 деревьев га⁻¹ после третьей рубки ухода вследствие отсутствия естественного подраста целевого вида в количестве, достаточном для устойчивого развития древостоя (Об утверждении..., 2016).

Другие сценарии имитируют совместное воздействие нескольких факторов. Сценарий «CF» включает в себя сплошные рубки и пожары, сценарий «CN» учитывает применение режима сплошных рубок при увеличенном поступлении соединений азота, а сценарий «CFN» рассматривает комбинированное воздействие увеличенного поступления азота, рубок и пожаров.

Результаты

Изменения в видовом составе древостоев

Анализ результатов моделирования показал, что динамика видового состава зависела в большей степени от типа местообитания, чем от имитационного сценария (рис. 3.5.3). При ненарушенном развитии (сценарий «U») увеличение доли ели в составе древостоя прогнозировалось для всех местообитаний, будучи более значительным (до 300% от начальной величины) на имитационных площадках с низкой начальной долей ели. Но в древостоях с начальным доминированием ели возрастание ее доли составляло всего 5–10%. Увеличение пропорции ели было выше в мезо- и эвтрофных местообитаниях, по сравнению с олиготрофными. Доля сосны на площадках, где она доминировала в начале имитационного периода, уменьшилась на 5–10%. В древостоях с начальным доминированием ели снижение доли сосны было еще более существенным. Доля берёзы уменьшалась на 40–80% на большинстве имитационных площадок, и на некоторых из них берёза к окончанию периода моделирования полностью исчезла из древостоя. Только на имитационной площадке «br.MT», где изначально доминировала берёза, ее пропорция уменьшилась на 23%. Осина к концу периода моделирования при сценарии развития без нарушений полностью исчезла из древостоя на всех площадках, кроме «pn.OMT» в средней тайге, однако и там ее доля существенно уменьшилась. Стоит отметить, что ель более успешно увеличивала свое присутствие в древостоях в северной тайге, по сравнению со средней тайгой. Увеличенное поступление азота (сценарий «N») привело к увеличению доли ели на 10–20%, и, в меньшей степени, берёзы и осины, по сравнению со сценарием ненарушенного развития («U»). Напротив, сценарий с пожарами главным образом способствовал росту доли сосны, которая была в среднем на 10% выше, чем в сценарии «U». Рубки (сценарий «C») привели к относительному росту долей берёзы и осины (как правило, их доля на конец периода моделирования была в 2–4 раза выше, по сравнению со сценарием «U»), а также к увеличению доли ели на 10–20%, в то время как доля сосны было на 10–30% меньше, чем при развитии без нарушений. Следует также отметить, что доля берёзы и осины выражалась несколькими процентами для почти всех площадок (кроме «br.MT»), и по-

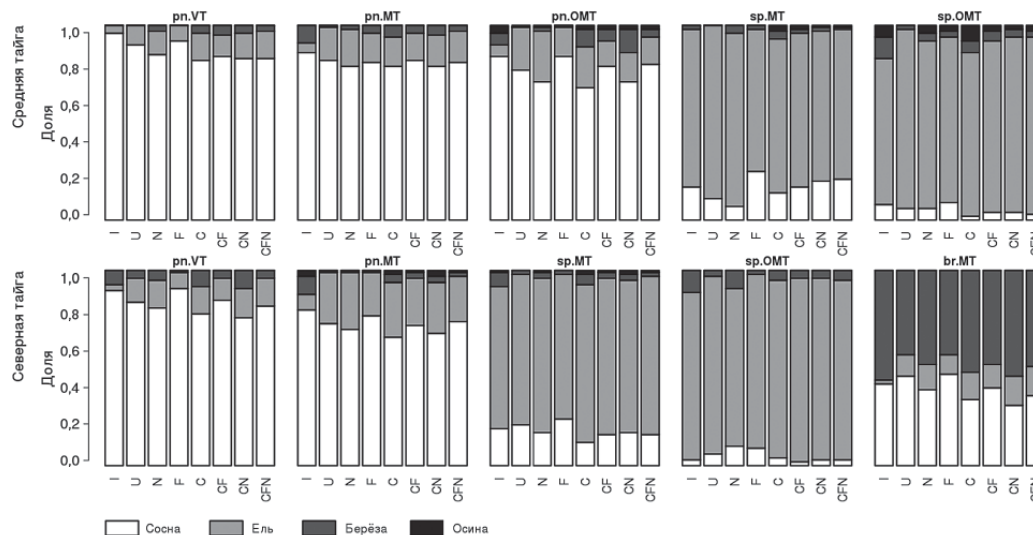


Рисунок 3.5.3. Видовой состав древостоев на начало периода моделирования («I») и на конец периода моделирования при разных сценариях. Доли видов были рассчитаны на основе соотношения сумм площадей сечений. Здесь и далее использовались следующие коды для сценариев: «U» — развитие без нарушений, «N» — рост поступления соединений азота, «F» — пожары, «C» — сплошные рубки, «CF» — пожары и сплошные рубки, «CN» — сплошные рубки и рост поступления соединений азота, «CFN» — комбинированное воздействие трех факторов. В сценарии с рубками пропорции видов были посчитаны на основе состава древостоя непосредственно перед сплошной рубкой.

этому их высокие относительные изменения в ходе моделирования были невелики в абсолютном исчислении и оказывали незначительное влияние на динамику видового состава в целом.

Сопряженная динамика углерода и азота в древостое и почве

Чистая экосистемная продукция в пересчете на углерод (NEP-C) вычислялась как чистая первичная продукция древостоя (NPP-C) за вычетом эмиссии углекислого газа за счет дыхания почвы ($\text{CO}_2\text{-C}$) и потерь углерода вследствие пожаров и рубок (рис. 3.5.4).

Величина NEP возрастала от бедных к богатым местообитаниям (от 0,01–0,05 кг [C] м^{-2} год $^{-1}$ для VT до 0,05–0,10 кг [C] м^{-2} год $^{-1}$ для OMT), и была приблизительно на 5% выше в древостоях с доминированием ели, по сравнению с древостоями с преобладанием сосны и берёзы в тех же типах местообитаний. Величина NEP в средней тайге была значительно выше, по сравнению с северной тайгой. Практически на всех имитационных площадках и при всех сценариях NEP снижалась в ходе развития дре-

востоев, кроме площадки «br.MT» в северной тайге, где данный показатель оставался почти неизменным в начале и конце моделирования. Сосновые леса на олиготрофных местообитаниях в северной тайге демонстрировали значения NEP ниже нуля во второй половине периода моделирования. Однако средние значения NEP за весь период моделирования были положительными для всех имитационных площадок и сценариев. Изменение NEP в течение периода моделирования обычно было меньше в олиготрофных местообитаниях, по сравнению с более богатыми. Рост поступления азота в экосистему (сценарий «N») положительно влиял на величину NEP.

В целом, изменения пулов углерода в биомассе древостоя и в сухостое и валеже были, как и следовало ожидать, положительными для всех имитационных площадок и всех сценариев (рис. 3.5.5).

Моделирование показало, что более эвтрофные местообитания обеспечили более высокое приращение запасов углерода в биомассе деревьев: 6–8 кг [C] м⁻² за период моделирования для типов VT и MT, и 8–12 кг [C] м⁻² для типа ОМТ в средней тайге при сценарии без нарушений («U»). Для почти всех местообитаний максимальная продукция биомассы древостоя была характерна при сценарии с ростом поступления азота («N»), при котором она была на 10–15% выше для средней тайги и на

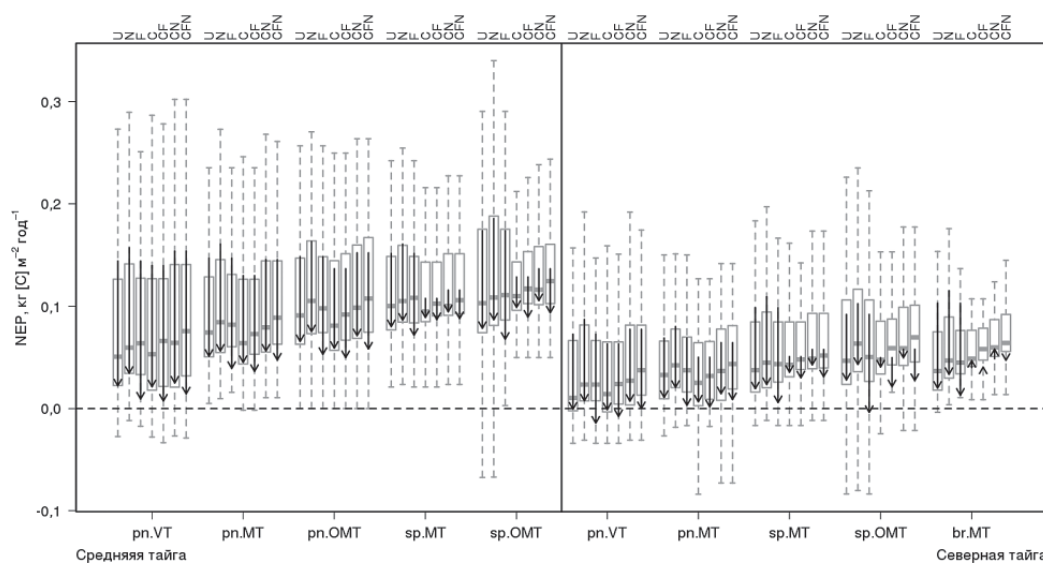


Рисунок 3.5.4. Варьирование нетто-экосистемной продукции (NEP), кг [C] м⁻² год⁻¹ в течение имитационного периода (100 лет) при разных сценариях. NEP рассчитывалась как чистая первичная продукция древостоя за вычетом эмиссии углекислого газа в результате дыхания почвенной биоты (в пересчете на углерод). Для сценариев с пожарами и рубками сгоревшая и заготовленная биомасса, соответственно, также учитывались при расчете NEP. Показаны медиана, квартили и размах для набора значений за 100 лет. Стрелки показывают разницу значений NEP между первой и второй половинами имитационного периода. Коды сценариев — аналогично рис. 3.5.3.

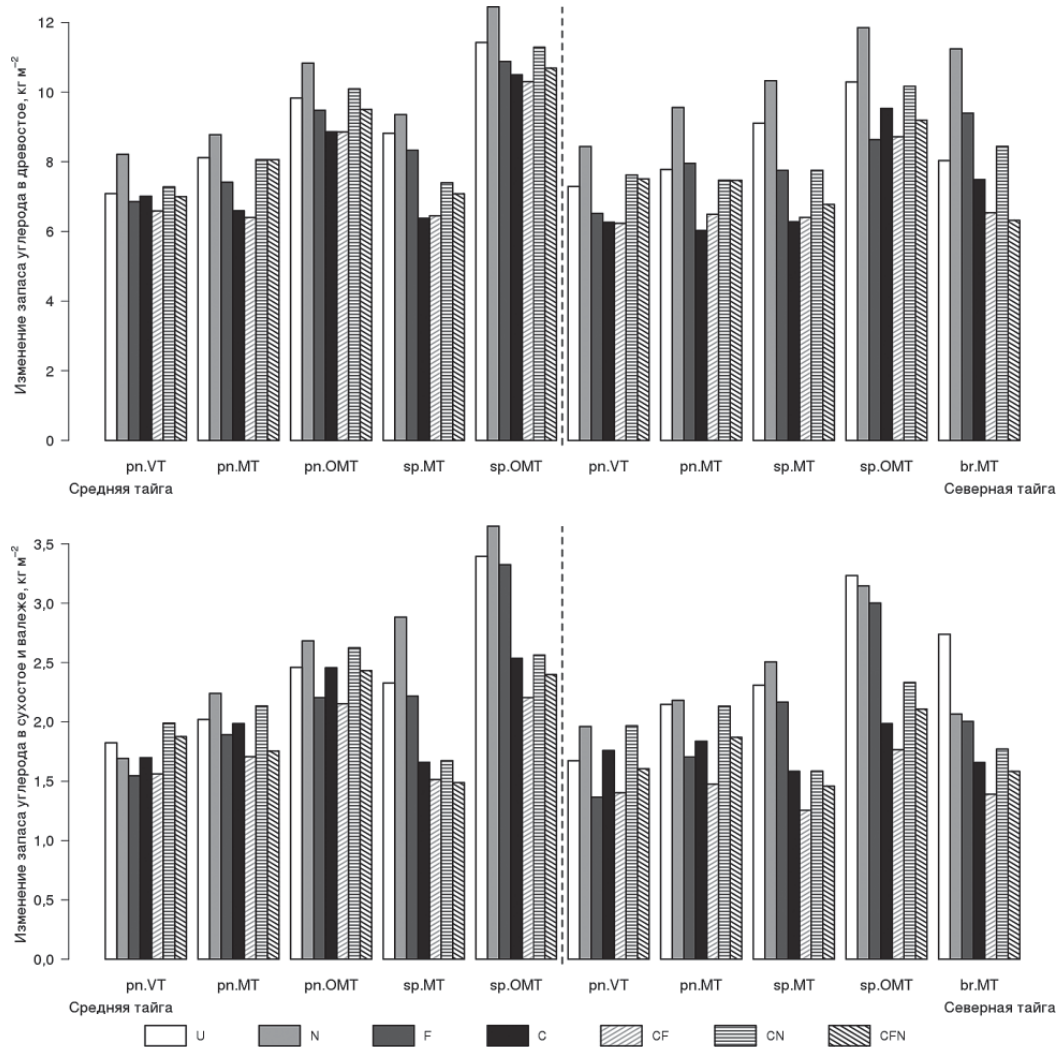


Рисунок 3.5.5. Изменение общего запаса углерода (разница между начальными и конечными величинами) в биомассе древостоя (верхний рисунок) и массе сухостоя и валежа (нижний рисунок), кг м⁻² в течение имитационного периода (100 лет) при разных сценариях. Коды сценариев — аналогично рис. 3.5.3.

15–30% выше — для северной тайги, по сравнению со сценарием «U». Сценарий с пожарами («F») и сценарий со сплошными рубками («C») привели к снижению запасов углерода в биомассе древостоя и в сухостое и валеже на 5 и 15%, соответственно, относительно сценария «U». Пожары оказывали более существенное влияние на пул сухостоя и валежа, тогда как рубки затрагивали в большей степени биомассу живых деревьев. Сценарий с рубками и пожарами («CF») оказал более сильное негативное воздействие на пулы углерода, по сравнению со сценариями, рассматривающими эти действующие факторы по отдельности (сценарии «C» и «F»). Однако различия, по сравнению со сценарием «U», составили около 17%, что меньше, чем можно было бы ожидать от возможного совокупного эффекта обоих факторов (5+15%). Дополнительное поступление азота с атмосферными осадками (сценарии «CN» и «CFN») частично компенсирует влияние рубок и пожаров: изменение пула углерода древостоя было на 2 и на 9% ниже, соответственно, по сравнению со сценарием «U». Пул сухостоя и валежа оказался более чувствительным к воздействиям, что выразилось в более заметных различиях между сценариями для одного и того же местообитания. Все имитационные площадки в северной тайге были более чувствительны к воздействиям: различия между ненарушенным развитием («U») и другими сценариями были больше, чем в средней тайге. В целом типы местообитаний МТ и ОМТ оказались более чувствительными к внешним воздействиям (особенно в древостоях с доминированием ели), по сравнению с типом VT.

Запас углерода в подстилке (рис.3.5.6) увеличивался от олиготрофных к эвтрофным местообитаниям, но в большей степени его динамика зависела от доминирующего вида дерева. Увеличение данного пула в сосняках за весь период моделирования было немного выше (приблизительно $1,5 \text{ кг [C] м}^{-2}$), чем в древостоях с доминированием других древесных видов ($0,5\text{--}1,0 \text{ кг [C] м}^{-2}$). Приращение пула в средней тайге было на 92% выше, по сравнению с северной тайгой. При сценарии с ростом поступления азота («N») приращение запасов углерода в подстилке было на 25% выше, по сравнению со сценарием «U», и, как правило, более высоким в северной тайге. Пожары и рубки, как и следовало ожидать, негативно повлияли на накопление углерода в подстилке: оно было ниже на 31 и 18%, соответственно, по сравнению со сценарием «U». Олиготрофные местообитания во многих случаях были более чувствительными к нарушениям, и эффект рубок был обычно более заметным в северной тайге. Совместное действие пожаров и рубок (сценарий «CF») привело к снижению накопления углерода в пуле подстилки на 51%, по сравнению со сценарием «U». Данное снижение частично компенсировалось увеличенным поступлением азота (сценарии «CN» и «CFN»). В целом, изменения запасов углерода в подстилке демонстрировали соответствие изменениям в пуле древостоя.

Изменение запасов углерода в минеральной почве были в целом схожи с изменениями в подстилке, однако наблюдаемые различия между северной и средней тайгой (и между типами местообитаний внутри подзоны) были выражены в меньшей степени. В отличие от подстилки, рубки в эвтрофных местообитаниях оказывали более существенное отрицательное влияние на накопление углерода в почве, по сравнению с пожарами.

Отношение концентрации углерода к концентрации азота (C/N) в почве, которое отражает ее эдафическое состояние, снижалось во всех случаях и в подстилке, и в

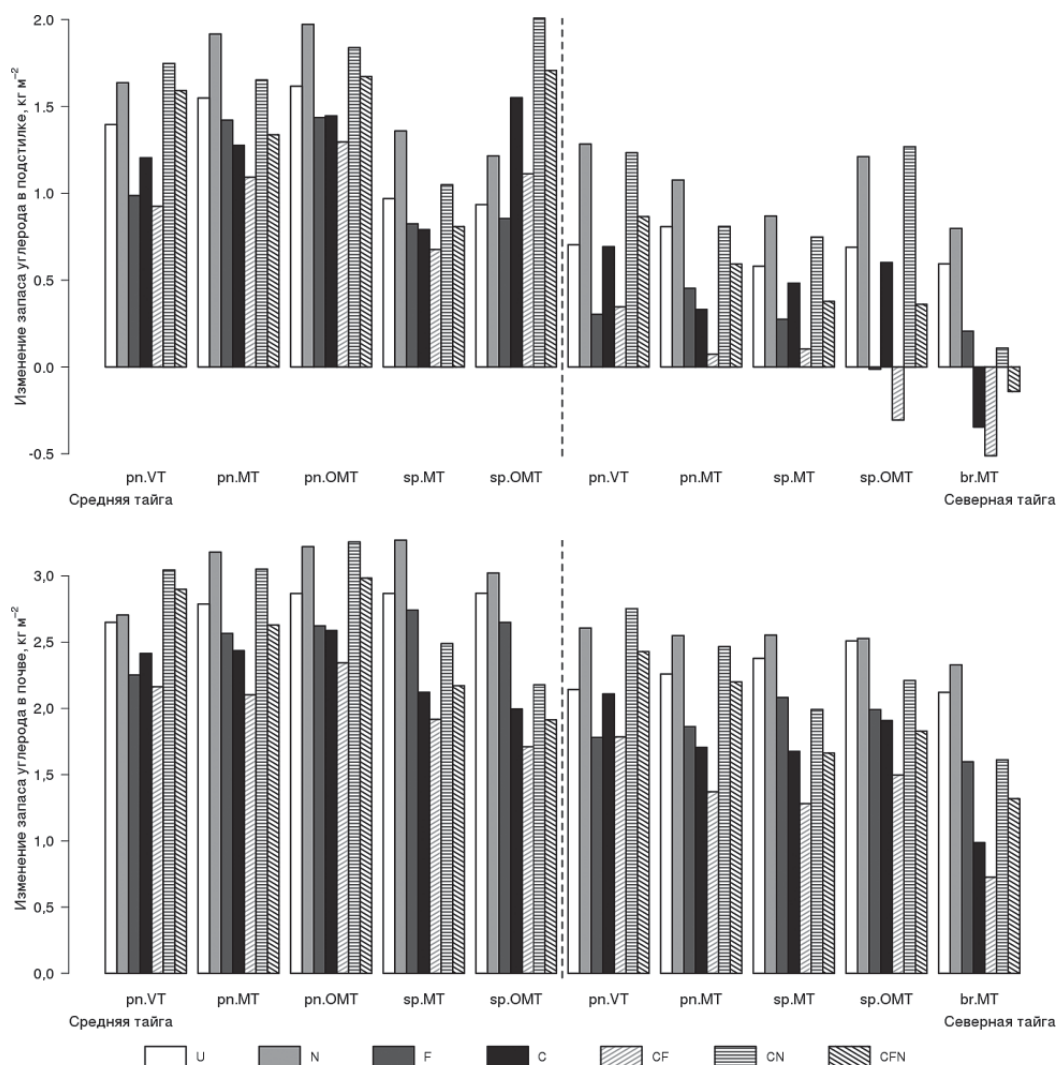


Рисунок 3.5.6. Изменение общего запаса углерода (разница между начальными и конечными величинами) в подстилке (верхний рисунок) и минеральной почве (нижний рисунок), кг м⁻² в течение имитационного периода (100 лет) при разных сценариях. Коды сценариев — аналогично рис.3.5.3.

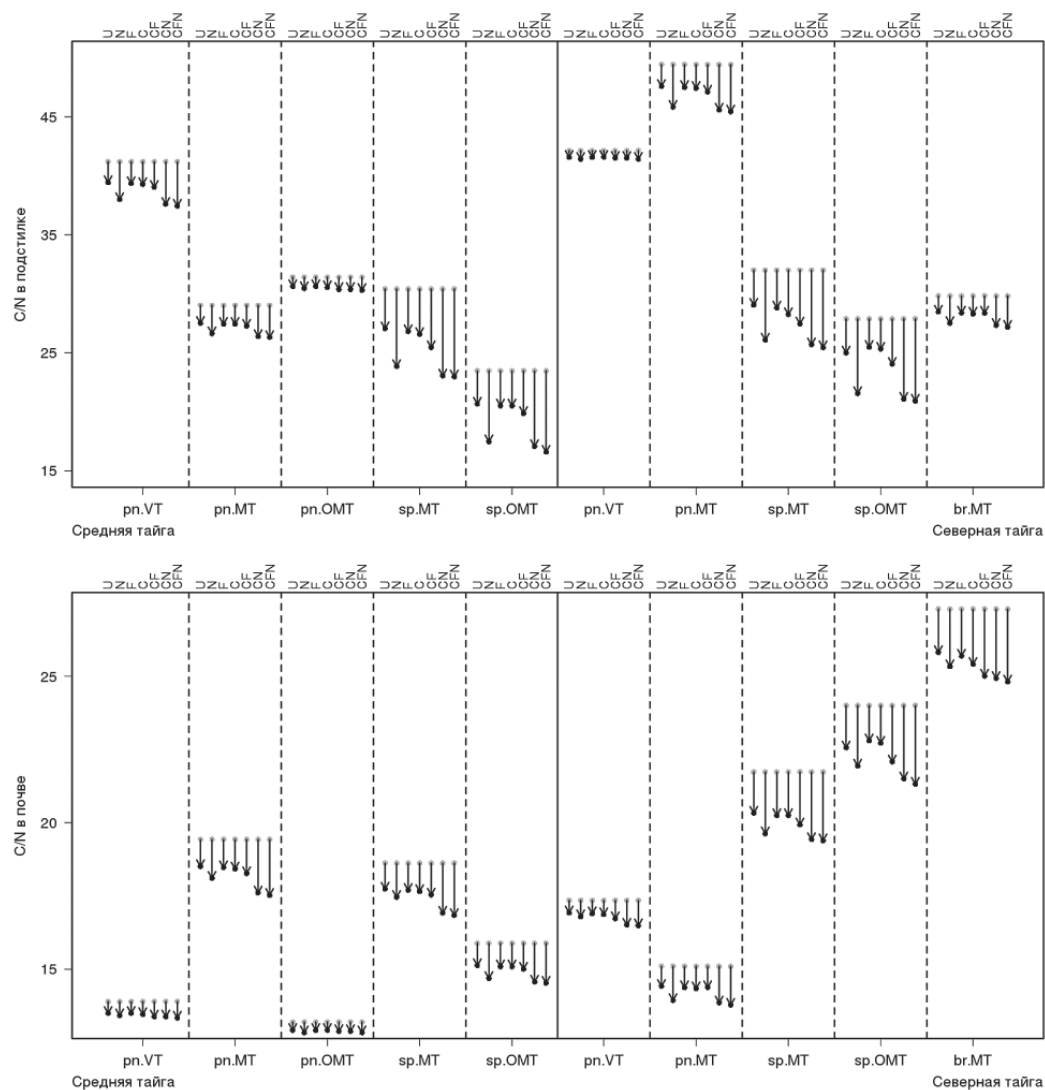


Рисунок 3.5.7. Изменение отношения C/N в подстилке (верхний рисунок) и в минеральной почве (нижний рисунок) в течение имитационного периода (100 лет) при разных сценариях. Серые точки — начальное значение C/N, черные точки — C/N к концу периода моделирования. Коды сценариев — аналогично рис. 3.5.3.

минеральной почве, но степень его изменения была более существенной в случае доминирования ели в древостое (рис. 3.5.7).

В целом, снижение C/N было более заметным в случае высоких начальных значений. Рост поступления азота приводил к более существенному уменьшению C/N, по сравнению с ненарушенным развитием (на 6–7 пунктов, или на 0,018–0,021 кг [N] м⁻², для подстилки в эвтрофных местообитаниях). Рубки и пожары также влияли на изменение отношения C/N, но в меньшей степени, чем повышенное поступление азота в экосистему. Совместное воздействие рубок и пожаров (сценарий «CF») привело к несколько более значительному снижению C/N, по сравнению с данными факторами, действующими отдельно (сценарии «C» и «F»). Рост поступления азота, вкупе с рубками и пожарами (сценарий «CFN»), привел к более заметному уменьшению C/N, чем в сценарии, учитывающем только увеличенное поступление азота («N»). Изменения отношения C/N в подстилке были более значительными, чем в минеральной почве.

Изменения климата отрицательно сказываются на пулах органического вещества почвы (ОВП) в силу роста скорости разложения ОВП, которое в подмодели ROMUL зависит, в числе прочих факторов, от температуры подстилки (рис. 3.5.8). Подстилка, являясь более лабильным пулом, сильнее подвержена негативному влиянию изменений климата, по сравнению с пулом углерода минеральной почвы: если запас углерода в подстилке снижается на 10–30%, в зависимости от климатического сценария и типа леса, то для минеральной почвы диапазон снижения составляет 0–4% для подавляющего большинства имитационных площадок и климатических сценариев. В то же время, для пула подстилки характерно отсутствие заметных различий в масштабах снижения запаса углерода между разными типами леса; можно лишь отметить немного более заметное снижение запаса углерода в данном пуле для северной тайги. Напротив, динамика пула углерода минеральной почвы демонстрирует существенные различия между типами местообитаний (в сосняках, особенно на богатых почвах, снижение запаса углерода, как правило, более существенно, по сравнению с ельниками) и между средней и северной тайгой (во втором снижении запасов углерода было в два раза ниже; кроме того, в ельнике в богатом местообитании изменение запаса было слабо положительным). В целом, наименьшее воздействие (снижение запасов углерода в подстилке на 10–15%) предсказуемо оказывает наиболее «мягкий» сценарий изменения климата RCP 2.6, а наибольшее — самый «экстремальный» сценарий RCP 8.5. Хотя два промежуточных сценария для региона исследования различаются по величине антропогенного теплового воздействия, достигаемой к 2100 г., они близки по сумме накопленных температур за весь период моделирования, что выразилось в примерно равном снижении пулов ОВП при обоих сценариях.

Рост скорости разложения ОВП приводит к увеличению количества доступного азота в почве, что положительно сказывается на продуктивности древостоев (рис. 3.5.9). Влияние разных сценариев изменения климата на пул углерода в древостое соответствует их влиянию на пулы ОВП: минимальный прирост наблюдается при «мягком» сценарии RCP 2.6, а максимальный — при «экстремальном» сценарии RCP 8.5. Однако здесь следует отметить, что используемые в данной работе сценарии не учитывают влияние негативных аспектов изменения климата (тепловой стресс, аридизация) на продуктивность древостоев, поэтому рост продуктивности может быть завышен, особенно в случае сценария RCP 8.5. В целом, сосняки и березняки показывают более высокие

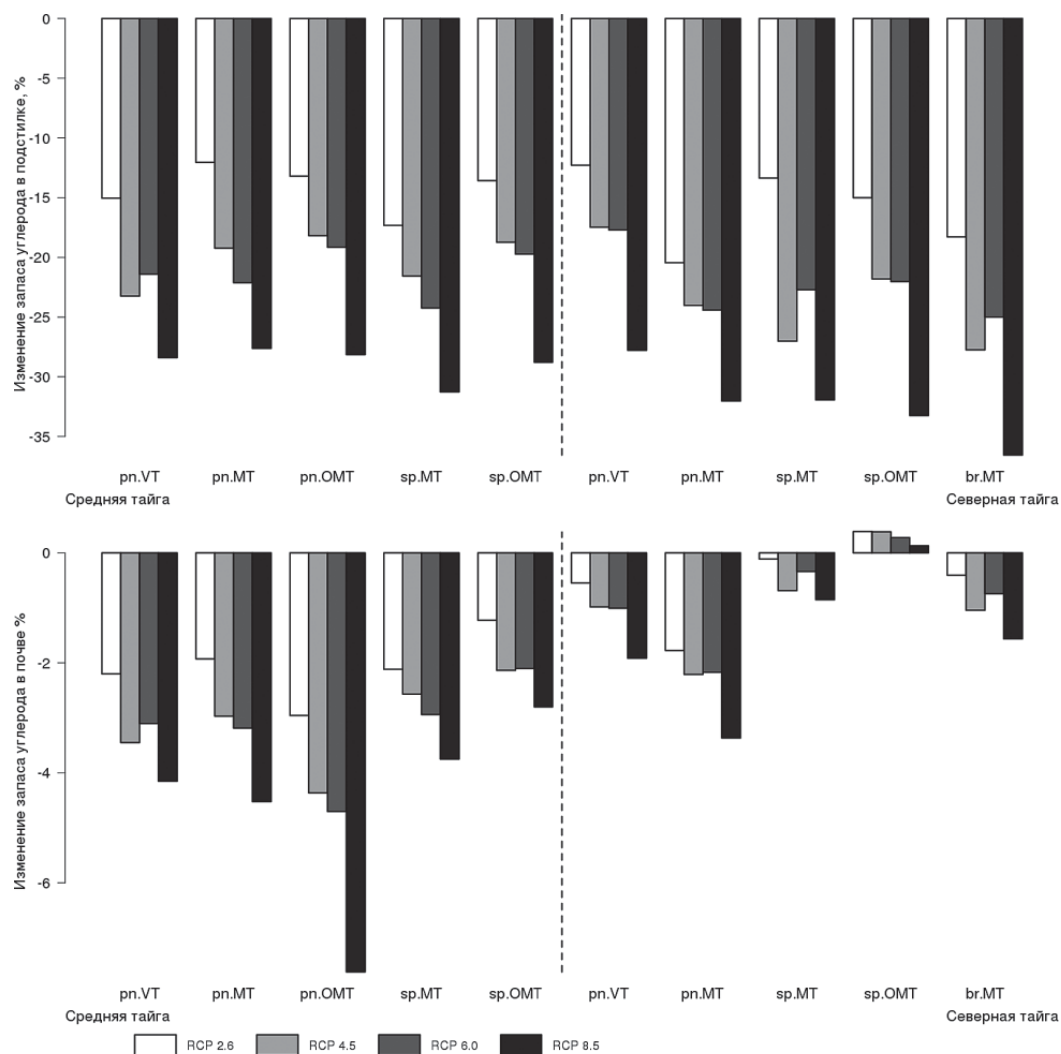


Рисунок 3.5.8. Изменение запасов углерода в пулах подстилки (верхний рисунок) и минеральной почвы (нижний рисунок) при разных сценариях изменения климата, по сравнению со сценарием стационарного климата. Сравнивалась разница (в %) средних значений за последние 10 лет периода моделирования (для устранения влияния случайных флуктуаций) между заданным сценарием изменения климата и сценарием стационарного климата.

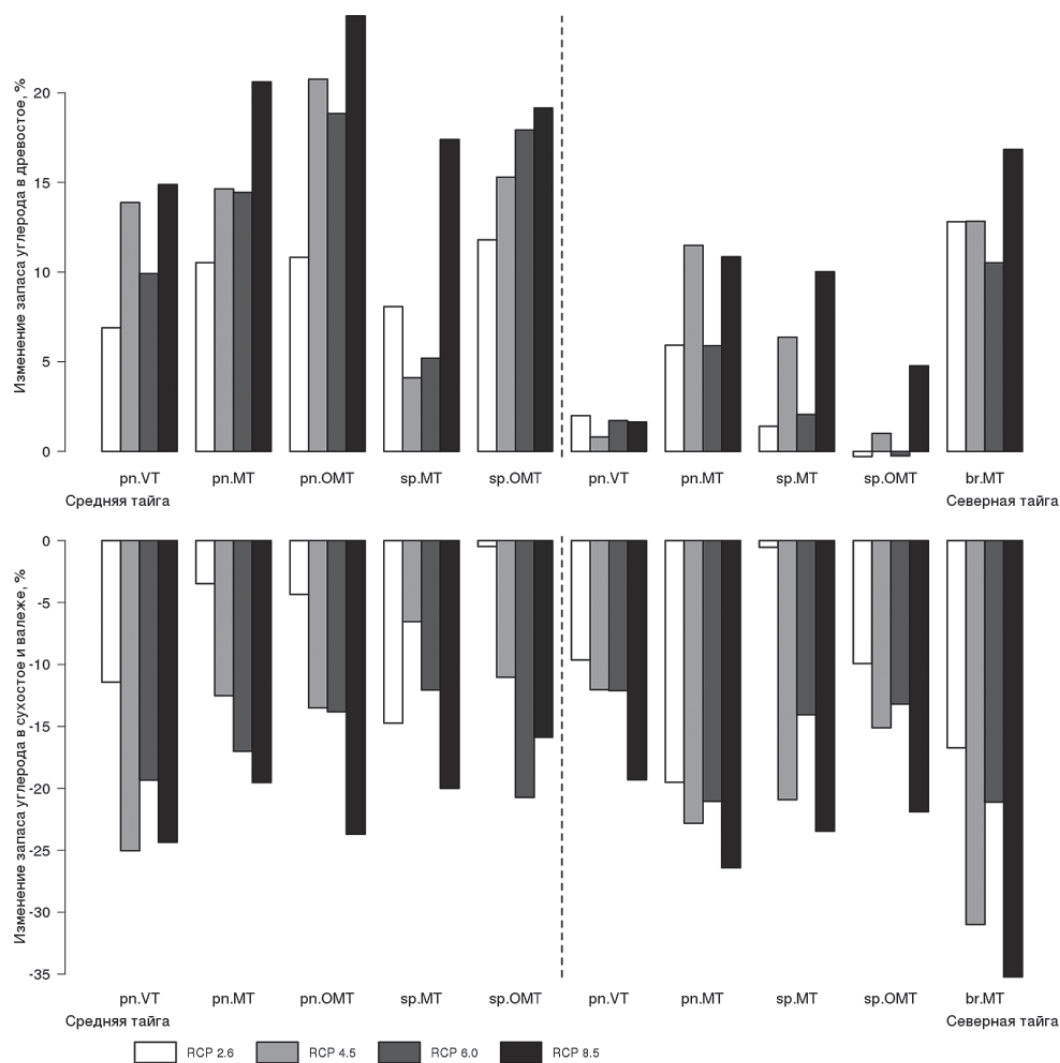


Рисунок 3.5.9. Изменение запасов углерода в пулах древостоя (верхний рисунок) и сухостоя и валежа (нижний рисунок) при разных сценариях изменения климата, по сравнению со сценарием стационарного климата. Методика расчета разницы — аналогично рис. 3.5.8.

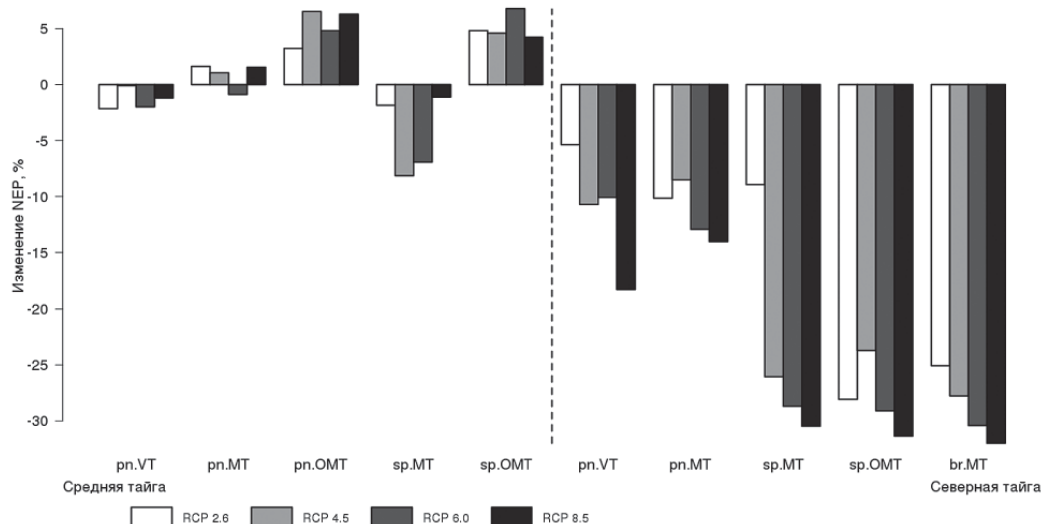


Рисунок 3.5.10. Изменение нетто-экосистемной продукции (NEP) при разных сценариях изменения климата, по сравнению со сценарием стационарного климата. Методика расчета разницы — аналогично рис. 3.5.8.

приросты по сравнению с ельниками; также прирост увеличивается по мере увеличения богатства почвы на участке. В северной тайге прирост оказался примерно в 1,5 раза ниже, по сравнению со средней тайгой. Динамика пула сухостоя и валежа при разных сценариях изменения климата в целом схожа с динамикой пула подстилки.

Нетто-экосистемная продукция (NEP) также реагировала на изменения климата. Различия между климатическими сценариями по данному показателю оказались ниже, по сравнению с различиями в динамике экосистемных пулов углерода, хотя все отмеченные выше тренды сохранились. Величина изменения NEP, по сравнению со стационарным климатом, оказалась близкой к нулю для средней тайги (диапазон изменения от -5 до 5%), причем положительные величины характерны для богатых местообитаний. Изменение NEP было более существенным для более богатых местообитаний (рис. 3.5.10).

Обсуждение результатов

Анализ результатов моделирования был основан на предположении, что лесная растительность определяет динамику органического вещества почвы через качество и количество опада, которые изменяются вследствие динамики возрастной структуры и видового состава древостоев с наличием механизма обратной связи между почвой и растительностью через количество азота в доступной для растений форме.

Изменения в видовом составе как драйвер динамики углерода и азота

Результаты предыдущих имитационных экспериментов (Chumachenko et al., 2003; Chertov et al., 2005; Shanin et al., 2013), показали схожие тенденции в изменениях видового состава, что согласуется также с современными представлениями о последовательности сукцессии в бореальных лесах (Shugart, 1984; West et al., 1981; Разумовский, 2011; Smirnova et al., 2017). Ель, будучи поздне-сукцессионным видом с высокой конкурентоспособностью, увеличила свое участие в составе древостоев при ненарушенном развитии после распада березняков и сосняков, как это отмечалось и ранее (Сеннов, 1999; Smirnova et al., 2017).

При развитии без нарушений продуктивность древостоев и аккумуляция углерода в лесной растительности и почве лесных экосистем зависит от сукцессионной стадии растительности (Моделирование..., 2007; Smirnova et al., 2017; и мн. др.). Увеличение структурного разнообразия приводит к возрастанию продуктивности вследствие эффекта разделения ниш (Pretzsch et al., 2010; Morin et al., 2011). Этот эффект реализован в модели через видоспецифичные особенности горизонтального и вертикального распределения тонких корней и листового аппарата с учетом изменений в данном распределении вследствие конкуренции (Shanin et al., 2015; Шанин и др., 2017). Для большинства местообитаний величина нетто-экосистемной продукции (NEP), хотя и снижалась из-за старения доминирующей в древостое одновозрастной когорты деревьев, оставалась положительной в течение всего периода моделирования вследствие формирования в разрывах в пологе локусов возобновления, что подтверждает возможность сохранения тенденции к накоплению углерода в старовозрастных древостоях при отсутствии нарушений.

Ельники показали более высокую продуктивность, особенно в эвтрофных местообитаниях, что соответствует данным по продукции биомассы древостоев разного состава (Smirnova et al., 2017, см. также Усольцев, 2002; Швиденко и др., 2006). Ель, по сравнению с другими рассмотренными древесными видами, характеризуется более высокими требованиями к азотному питанию (Schmid, Kazda, 2002; Моделирование..., 2007) и корневой системой с преимущественно латеральным ростом, покрывающей большую, относительно размеров дерева, площадь. Данные свойства помогают ели более эффективно потреблять дополнительное количество доступного азота почвы, возникающее вследствие роста его поступления из атмосферы. Эффект повышения продуктивности древостоев при более высоком поступлении азота наблюдался экспериментально, и дополнительное накопление углерода составило 30–70 кг [C] га⁻¹ год⁻¹ на каждый килограмм дополнительного поступления азота (Höglberg, 2012). Дополнительный эффект при росте поступления азота из атмосферы связан с более высоким содержанием данного элемента в опаде, что приводит к ускорению темпов минерализации органического вещества почвы, поскольку коэффициенты скоростей разложения ОВП в подмодели ROMUL зависят, помимо температуры и влажности подстилки и почвы, от содержания азота в растительных остатках (Chertov et al., 2001).

Результаты моделирования показали, что пожары приводят к формированию древостоев с более высоким участием сосны, которая является наиболее распростра-

ненным видом в составе лесовозобновления при послепожарных сукцессиях на легких почвах в таежной зоне европейской части РФ. В то же время рубки привели к увеличению доли светолюбивых мелколиственных видов (берёзы и осины), которые возобновляются на лесосеках после сплошной рубки. Подобные различия только частично могут быть объяснены применяемыми в данной работе эмпирическими правилами определения состава возобновления. Однако, наряду с ними, свое влияние оказывали установленные в качестве параметров модели различия между видами в требованиях к азотному питанию, способствующие росту берёзы и осины на вырубках, которые обогащались доступным для растений азотом вследствие интенсивного разложения порубочных остатков. Таким образом, результаты имитационных экспериментов соответствуют данным полевых наблюдений (Ivessalo, Ivessalo, 1975; Крышень, 2010). Искусственное возобновление ели на мезо- и эвтрофных местообитаниях способствовало увеличению ее доли, но не было способно полностью нивелировать естественное возобновление других древесных видов на ранних стадиях развития древостоев до формирования сомкнутого полога ели.

Изменения в видовом составе древостоя также зависели от типа местообитания. Сосна на мезо- и эвтрофных площадках была неспособна конкурировать с елью или с берёзой из-за более высокого конкурентного преимущества этих видов. На олиготрофных площадках (VT) сосна имела преимущество из-за более медленного роста ели, а также вследствие влияния пожаров. Однако при долгосрочном моделировании можно ожидать смену сосны в данном местообитании на ель, поскольку было показано, что ель может, хотя и медленнее, успешно развиваться даже на олиготрофных участках (Чертов, 1981; Schmid, Kazda, 2002). Требования к питанию реализуются в модели посредством видоспецифичного удельного потребления азота (количества N, необходимого для производства единицы биомассы прироста), которое позволяет имитировать различия между видами древесных растений в реакции на богатство почвы. Конкурентоспособная и требовательная к обеспечению минеральным питанием ель продемонстрировала наиболее заметное увеличение своей доли в мезо- и эвтрофных местообитаниях (типы MT и OMT). Прогнозируемая динамика видового состава древостоя согласуется с более ранними исследованиями смешанных лесов (Kelty, 1992, 2006; Porte, Bartelink, 2002; Thelin et al., 2002; Chumachenko et al., 2003; Chertov et al., 2005) и с имеющимися знаниями об ауто- и синэкологии данных видов (Орлов, Кошельков, 1971; Ivessalo, Ivessalo, 1975).

Изменения в видовом составе древостоя определяют динамику пулов углерода и азота почвы посредством количества и качества опада. Подстилка в процессе развития древостоев претерпевает наиболее значительные изменения среди всех пулов почвы. Максимальное накопление углерода прогнозировалось в древостоях с высокой долей сосны. Это может быть объяснено более низким содержанием азота в сосновом опаде, по сравнению с еловым и берёзовым в том же типе местообитания, что делает его более устойчивым к разложению (Vesterdal et al., 2012; Wunderlich et al., 2012), а также сукцессионным статусом сосняков, как послепожарных сообществ с интенсивным восстановлением не только растительности, но и почвы (West et al., 1981; Разумовский, 2011). Формирование смешанных древостоев, состоящих из сосны и других видов, привело к ускорению минерализации и гумификации ОВП, что выразилось в накоплении органического вещества в мине-

ральных горизонтах почвы. Пул подстилки в ельниках был ниже в силу меньшего количества опада и более высокой, по сравнению с сосняками, скорости его разложения. Напротив, в березняках на пул подстилки влияла относительно высокая скорость разложения, подтверждаемая существующими экспериментальными данными (Lukina et al., 2017).

Прогнозируемое уменьшение отношения C/N свидетельствует об относительно более быстром накоплении азота, по сравнению с углеродом, в органическом веществе почвы в ходе развития древостоев. Подобное накопление при развитии без нарушений может быть связано с вышеупомянутыми изменениями в видовом составе. Дополнительное поступление азота привело к обогащению опада данным элементом и, как следствие, к снижению C/N. На отношение C/N в сценариях с пожарами и рубками влияли потери ОВП вследствие сгорания и снижения количества поступающего опада, возникающего из-за удаления деревьев, а также снижения скорости минерализации при нарушениях. Кроме того, при развитии без нарушений листовые породы вытеснялись елью быстрее, что приводило к возрастанию доли елового опада и соответствующему снижению C/N.

Прямое влияние нарушений на динамику экосистемных функций

Наряду с косвенным воздействием через изменение структуры древостоев, рассматриваемые выше факторы оказывают также прямое влияние на экосистемные пулы углерода и азота. В хвойно-широколиственных лесах поступление азота может замедлять разложение органического вещества и, как следствие, способствовать накоплению углерода (Janssens et al., 2010; Ramirez et al., 2010). Также известны данные по влиянию долгосрочного поступления азота в лесные экосистемы Швеции и Финляндии (Huyvönen et al., 2008). Наблюдения за увеличением мощности подстилки показали, что накопление углерода в этом пуле является типичной картиной при долгосрочном поступлении дополнительных количеств азота в бореальных лесах в отсутствие нарушений и известкования кислых лесных почв (Berg et al., 2009). В ряде исследований упоминается как о положительном, так и об отрицательном влиянии поступления азота на скорость процессов разложения (Prescott, 1995; Berg, 2000; Johnson, Curtis, 2001; Pussinen et al., 2002; Knorr et al., 2005). Таким образом, более высокое поступление азота в имитационных экспериментах привело к заметному увеличению доли подстилки в общем органическом веществе почвы, что соответствует экспериментальным данным. Хотя текущая версия модели не может имитировать ингибирование процессов разложения соединениями азота, эффект накопления частично разложившегося органического вещества был воспроизведен посредством увеличения потока опада, происходящего из-за роста продуктивности древостоев в условиях более благоприятного азотного питания.

Уменьшение пулов органического вещества почвы вследствие пожаров было вызвано, наряду с прямым выгоранием органического вещества, общим уменьшением потока опада в послепожарных древостоях пониженной продуктивности даже без учета эффекта ослабления деревьев (Bhatti et al., 2009). Во время рубок проис-

ходило удаление деревьев и соответствующее уменьшение потока опада. Однако во втором случае имело место разовое поступление большого количества порубочных остатков, которые далее вовлекались в процессы разложения. В целом, подстилка, будучи более лабильным пулом органического вещества, демонстрировала более заметные изменения при различных нарушениях, по сравнению с верхними минеральными горизонтами почвы.

Внешние факторы в данном исследовании рассматривались не только изолированно, но также и в комбинации. Взаимодействие между эффектами от пожаров и рубок может быть охарактеризовано как «неполное сложение», когда совместное воздействие меньше, чем можно было ожидать на основе арифметической суммы влияний обоих факторов, рассмотренных изолированно (Côté et al., 2016). Это может быть связано с тем, что оба фактора оказывали негативное воздействие на одни и те же компоненты экосистем, и поэтому эффект от одного из них уменьшил возможности для проявления отрицательного влияния другого. Напротив, увеличенное поступление азота оказывало положительное влияние на накопление углерода и азота в биомассе живых деревьев и ОВП, и, таким образом, частично компенсировало негативное влияние пожаров и рубок. Однако следует ожидать, что существует некоторое пороговое значение силы воздействия, выше которого оно будет приводить к распаду древостоев, несмотря на положительный эффект от поступления азота.

Продукция биомассы ожидаемо возрастала с увеличением богатства местообитания (от типа VT к ОМТ). Различия между типами местообитаний также влияли на динамику органического вещества почвы, особенно в более лабильном пуле подстилки. Последнее было подтверждено полевыми исследованиями (Smolander, Kitunen, 2011) и более ранними имитационными экспериментами (Моделирование..., 2007; Shanin et al., 2014).

Предполагая, что материалы описаний на ППН, используемые в исследовании, обеспечивают репрезентативное представление лесов Республики Карелия и Карельского перешейка, мы выполнили предварительную оценку регионального углеродного бюджета. Предсказанная динамика NEP (рис. 3.5.4) использовалась для оценки величины NEP для каждой имитационной площадки в соответствии с типом леса, возрастом древостоя и занимаемой данным типом леса площадью в регионе. Полная лесопокрытая площадь составляет для Карелии и Карельского перешейка приблизительно 10,2 млн. га (Zhukov, Grosheva, 2001). Исходя из этих данных, текущий углеродный бюджет был оценен в 6,9 Мт [С] год⁻¹ при ненарушенном развитии (сценарий «U»), в 7,7 Мт [С] год⁻¹ — при увеличенном поступлении азота (сценарий «N»), в 7,1 Мт [С] год⁻¹ — при пожарах (сценарий «F») и в 6,1 Мт [С] год⁻¹ — при рубках (сценарий «C»). Полученное нами значение приблизительно на 20% выше, чем представленная ранее оценка (Гутаев, Сидоренко, 2009), которая, однако, не включала в себя леса Карельского перешейка и была основана на материалах учета лесного фонда от 1990 г., когда лесопокрытая площадь была меньше. Прогноз динамики региональных оценок NEP на ближайшие 100 лет, выполненный по методике, аналогичной описанной выше, демонстрирует тенденцию к увеличению бюджета углерода в среднем на 1,1% ежегодно в первые 50 лет, но последующее уменьшение до значений, близких к начальным, во второй половине периода моделирования.

Сравнение с результатами более ранних имитационных экспериментов для зоны хвойно-широколиственных лесов (на примере Данковского участкового лесничества в Московской области — Шанин, 2011; Shanin et al., 2012) показывает, что динамика ключевых характеристик лесных экосистем для обоих объектов в целом схожа, хотя и имеет ряд качественных и количественных отличий. В частности, в сценарии без воздействий в Данковском лесничестве сформировались смешанные древостои с доминированием ели и высокой долей широколиственных видов: дуба и липы, что может объясняться как более мягким климатом, так и тем, что на данной территории преобладают дренированные мезотрофные местообитания с относительно богатыми модергумусными профильно-дифференцированными почвами, в отличие от бедных грубогумусных карельских подзолов. Такие смешанные насаждения, как обсуждалось выше, характеризуются более высокой продуктивностью, по сравнению с чистыми древостоями. В сочетании с более благоприятными, по сравнению с территорией Карелии, эдафическими условиями, это выразилось в более высоких (в 1,6–1,8 раза) значениях нетто-экосистемной продукции (NEP). Особенностью спрогнозированной динамики почвенных пулов углерода на территории Данковского лесничества является преимущественное накопление органического вещества в гумусовом горизонте, по сравнению с пулом подстилки, что можно объяснить как более благоприятными для функционирования комплекса организмов-деструкторов почвенно-климатическими условиями, так и более высокими скоростями разложения опада широколиственных деревьев. Также этот факт, возможно, объясняется тем, что леса на значительной части территории Данковского участкового лесничества сформировались относительно недавно, и процесс накопления гумуса еще продолжается. Существенным качественным отличием результатов моделирования для территории Данковского лесничества от таковых для Республики Карелия и Карельского перешейка является небольшое снижение отношения C/N в почве в течение периода моделирования (с 35 до 32). Это может быть связано с указанной выше относительной молодостью лесов, где все еще идет синхронное восстановление растительности и эдафического потенциала почвы после рубок военного времени (Чертов, Разумовский, 1980).

Источники неопределенности в прогнозе и перспективы развития модели

Дальнейшее совершенствование используемого подхода может быть нацелено на устранение источников неопределенности, связанных с областью применения модели и обработкой входных данных. В частности, текущий подход предполагает, что тип местообитания остается неизменным в течение всего периода моделирования. Однако изменения в видовом составе и соответствующие изменения в пулах углерода и азота можно рассматривать как свидетельства значительных изменений в условиях местообитания. Это означает, что данная характеристика не является фиксированной, а динамически изменяется в процессе развития лесной экосистемы. Эта тенденция известна как растительная и экосистемная сукцессия (West et al., 1981; Shugart, 1984; Разумовский, 2011; Smirnova et al., 2017), но данный процесс

ранее не был всесторонне проанализирован посредством масс-балансового подхода в моделировании на относительно широком пространственном масштабе (Kahle et al., 2008). Любые нарушения приводят к значительным изменениям в структуре и функционировании лесных экосистем, и потенциально в данном случае вероятность смены типа местообитания даже выше. Как следствие, в модель лесной экосистемы необходимо внести ряд улучшений. (1) Включить подмодель динамики живого напочвенного покрова (Frolov et al., 2016). (2) Включить динамическую подмодель гидротермического режима почвы с явно определенным пространством. (3) Включить более детальную подмодель динамики органического вещества почвы (Chertov et al., 2017a, b; Komarov et al., 2017) с явно определенным пространством для моделирования динамики неоднородного почвенного покрова в ОВП, проистекающей из пространственной неоднородности микроклиматических условий под пологом и различий в поступлении опада в разных частях древостоя, что является следствием его структурного разнообразия, а также неоднородностей, вызванных влиянием нарушений (например, ветровальные комплексы). (4) Необходим более детальный учет влияния пожаров, включая ускорение процессов минерализации, накопление углерода в почве в форме древесного угля, тепловой стресс для почвенной биоты и эрозия почвы. В отличие от наших предыдущих исследований (напр., Shanin et al., 2014), параметры использованной модели, в том числе коэффициенты подмодели динамики органического вещества почвы, видоспецифичные коэффициенты распределения биомассы по органам дерева (Комаров и др., 2017) и коэффициенты подмоделей конкуренции (Shanin et al., 2015) были оценены отдельно для каждого типа местообитания. Однако некоторые видоспецифичные параметры (например, содержание азота в живых органах дерева и в опаде) требуют дополнительного уточнения, которое будет учитывать адаптацию деревьев к определенным условиям местообитания. Таким образом, динамическое определение типа местообитания станет возможным после оценки пороговых значений запасов углерода и азота и изменений в травяно-кустарничковом ярусе растительности, необходимых для смены типа местообитания. Подобная задача была поставлена более века назад (Крюденер, 1916) и она все еще окончательно не решена.

Выводы

Проведенные имитационные эксперименты были сконцентрированы на воспроизведении основных связей между структурой древостоя, исходными условиями местообитания и внешними факторами посредством применения специфичных для различных видов деревьев и типов местообитаний параметров модели для количественной оценки потоков вещества в экосистемах. Деревья воздействовали на среду обитания посредством количества и качества опада, которые изменялись во времени вследствие изменения структуры полога. В свою очередь, окружающая среда также влияла на рост и возобновление различных древесных видов в лесных сообществах, при этом количество доступного азота и влажность почвы выступали как основные факторы, определяющие развитие древостоев. Кроме того, существующая структура древостоя также оказывала влияние на собственное дальнейшее

развитие, благодаря процессам конкуренции за ресурсы. Внешние факторы воздействовали на древостой непосредственно или косвенно, через изменения в условиях местообитания.

Таким образом, динамическое имитационное моделирование было использовано для количественной оценки структурных преобразований в лесных экосистемах с учетом влияния различных факторов и разнообразия типов местообитаний на основе данных, полученных при измерениях на регулярной сети пробных площадей, заложенных в рамках программы UNECE ICP Forests. Оценка комбинированного влияния нескольких факторов представляет большой интерес, поскольку было обнаружено, что взаимодействия между факторами могут быть как положительными, так и отрицательными. В частности, эффекты от рубок и пожаров частично суммировались, в то время как поступление азота частично компенсировало негативное воздействие этих видов нарушений.

Мы также показали, что внешние факторы по-разному влияли на динамику углерода и азота в различных типах местообитаний. И продукция биомассы, и накопление углерода и азота в органическом веществе почвы были ниже в бедных и сухих лесных местообитаниях. Сравнение результатов моделирования для средней и северной тайги демонстрирует более низкую скорость процессов (как почвенных, так и связанных с ростом и изменением структуры древостоев) во второй из данных подзон. Учет особенностей разных типов леса позволил экстраполировать прогнозы по локальным имитационным площадкам на уровень региона. Имитационные эксперименты выявили, что различия между типами местообитаний в отношении их отклика на внешние воздействия могут быть оценены с помощью количественных параметров. Как следствие, любое планирование лесохозяйственных мероприятий должно принимать во внимание влияние начальных эдафических условий и видоспецифичные особенности деревьев. В частности, более богатые местообитания имеют достаточно буферной емкости, чтобы компенсировать отрицательное влияние нарушений и сохранять положительную величину NEP, тогда как в олиготрофных местообитаниях, особенно в северной тайге, сплошные рубки желательно не применять (возможно, заменить их выборочными).

Заключение

Аккумуляция углерода в лесных почвах и сукцессионный статус лесов: общие закономерности

Леса — самые распространенные наземные экосистемы, играющие ключевую роль в регулировании циклов углерода. По некоторым оценкам, вклад почвенного углерода составляет 60–85% от общего запаса углерода в бореальных и умеренных лесах (Framstad et al., 2013).

В лесах европейской части России, формирующихся в автономных позициях ландшафтов (так называемые зональные типы лесов), общие запасы почвенного углерода значительно варьируют на разных стадиях восстановительных послерубочных сукцессий хвойно-широколиственных лесов и в разных формациях таежных лесов: в среднем от 46 до 68 т/га в хвойно-широколиственных лесах и от 87 до 137 т/га в таежных лесах с учетом подстилки и минерального слоя 0–50 см. Таким образом, в таежных лесах общие запасы почвенного углерода с учетом подстилки и минерального слоя 0–50 см значительно выше, чем в хвойно-широколиственных, что связано с различиями в скорости биогеохимического круговорота.

Сравнение общих запасов углерода в подстилке и минеральном слое 0–100 см почв хвойно-широколиственных лесов демонстрирует, что больше всего углерода аккумуляровано в суглинистых почвах горных лесов Северо-Западного Кавказа — 89 т/га, тогда как в суглинистых почвах Москворецко-Окской равнины запасы углерода в среднем составляли 65 т/га, а в песчаных почвах Брянского полесья — 57 т/га.

В ходе проведенных исследований установлено влияние на аккумуляцию почвенного углерода в лесах биотических факторов, которые изменяются в ходе сукцессий лесов: видовое разнообразие растений, возраст древостоя, вклад в состав лесных сообществ доминирующих видов растений, отличающихся качеством опада (быстро- и медленноразлагаемый опад), доля различных функциональных групп мезосапрофагов- дождевых червей.

Использование популяционного подхода позволило выявить характерные особенности восстановительных послерубочных сукцессий хвойно-широколиственных равнинных и горных лесов европейской части России. На ранней стадии сукцессий древостои представлены преимущественно раннесукцессионными видами: в Брянском полесье — *Pinus sylvestris* и *Betula pubescens*, на Северо-Западном Кавказе — *Carpinus betulus*, *Populus tremula*, *Quercus petraea*, а на Москворецко-Окской равнине на ранней стадии кроме *Betula pendula* и *Populus tremula* в сообществах участвует позднесукцессионный вид *Tilia cordata* порослевого происхождения. Ценопопуляции видов деревьев, составляющих сообщества ранних стадий, обычно обладают неполночленными онтогенетическими спектрами. Под лесным пологом уже к

50–70 годам появляются инвазионные ценопопуляции большинства поздне-сукцессионных видов.

На переходной стадии раннесукцессионные виды деревьев достигают своего предельного возраста, в связи с чем происходит их выпадение из состава сообществ. Ценопопуляции раннесукцессионных видов обладают либо регрессивным онтогенетическим спектром, в котором представлены только генеративные особи (*Betula pubescens*), либо регрессивно-инвазионным спектром (*Populus tremula*). В зависимости от времени появления в сообществе, поздне-сукцессионные виды могут быть представлены как полночленными, так и инвазионными ценопопуляциями. На Северо-Западном Кавказе при осветлении, сопровождающем распад первого поколения деревьев, массово развивается подрост поздне-сукцессионных видов — *Abies nordmanniana* и *Fagus orientalis*. На Москворецко-Окской равнине при выпадении мелколиственных видов *Tilia cordata* становится абсолютным доминантом, и могут формироваться чистые липняки.

Леса, близкие к климакскому состоянию, сохранились только на Северо-Западном Кавказе, где они представлены пихто-буковыми мертвопокровными лесами с деревьями возраста более 450 лет и устойчивым оборотом поколений *Abies nordmanniana* и *Fagus orientalis*. В Центре Русской равнины леса трансформированы многовековой хозяйственной деятельностью, в спонтанном режиме они развиваются последние несколько десятилетий после прекращения традиционных форм землепользования — рубок, выпаса и др. В современных условиях формирование климаксных сообществ с полночленным видовым и онтогенетическим составом в центре Русской равнины невозможно из-за почти полного отсутствия ряда ключевых видов растений. Однако на более поздних стадиях сукцессии в ценопопуляциях основных эдификаторов древостоя осуществляется устойчивый оборот поколений, в Брянском полесье — это широколиственные виды *Acer platanoides*, *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata* и *Ulmus glabra*, на Москворецко-Окской равнине — *Tilia cordata* и *Picea abies*.

Состав потенциальной флоры древесных видов в Брянском полесье и на Москворецко-Окской равнине практически совпадает. Однако разные виды деревьев в пределах своих ареалов имеют разные фитоценотические потенции, определяющие их роль как доминантов, субдоминантов или подчиненных видов в сообществах. Реализация фитоценотических потенций основных лесообразователей, кроме собственно биологических характеристик видов, зависит от климата, а также от эдафических условий территории. Климат расположенного южнее Брянского полесья в целом несколько теплее и суше, чем климат Москворецко-Окской равнины, и эти небольшие различия оказываются более благоприятными для *Quercus robur* и некоторых других видов широколиственных деревьев, но снижают фитоценотические потенции *Picea abies*. С другой стороны, в связи с тем, что хозяйственная деятельность человека сильно изменила видовой состав современных лесов, в настоящее время многие виды деревьев не могут полностью реализовать свои фитоценотические потенции, определяемые природными факторами.

В ходе восстановительной сукцессии лесов Северо-Западного Кавказа на поздней стадии происходит существенное увеличение размеров деревьев и общего запаса стволовой древесины — бук достигает высоты 60 м, а общий запас стволовой древесины — около 1100 м³/га. В равнинных лесах центра Русской равнины эти

тенденции не так сильно выражены, что обусловлено лесорастительными условиями, биологией основных лесообразователей и относительной молодостью деревьев (максимальный возраст 120–150 лет).

Анализ структуры растительных сообществ на разных стадиях сукцессий позволил установить, что в равнинных хвойно-широколиственных лесах (Москворецко-Окская равнина) в ходе демутационной сукцессии эколого-ценотическая структура сообществ усложняется. На ранней и промежуточной стадиях абсолютное доминирование имеют виды неморальной эколого-ценотической группы (ЭЦГ), а на продвинутой — доли видов неморальной и бореальной ЭЦГ сопоставимы, в сообществах увеличивается участие луговых и нитрофильных видов. В горных хвойно-широколиственных лесах Северо-Западного Кавказа на поздней стадии сукцессии ЭЦГ упрощается, что приводит к формированию олигодоминантных мертвopoкpовных сообществ. На ранней и переходной стадиях выше доля неморальных, нитрофильных и лугово-опушечных видов, отмечено присутствие байрачных видов, на терминальной стадии значительно возрастает доля бореальных видов, резко снижается доля лугово-опушечных и нитрофильных видов, полностью отсутствуют байрачные виды.

Динамика показателей флористического богатства и видовой насыщенности в ходе демутационной сукцессии отличается в разных регионах. В горных лесах Северо-Западного Кавказа наблюдается увеличение флористического богатства и видовой насыщенности сообществ от ранней к переходной стадии и резкое снижение этих показателей на терминальной стадии. Это связано с полной сомкнутостью древостоя и недостатком света под пологом в сообществах пихто-буковых лесов. В равнинных хвойно-широколиственных лесах центра Русской равнины оба показателя увеличиваются на поздней стадии, вместе с усложнением парцеллярной структуры, в связи с образованием окон и ветровально-почвенных комплексов.

Для разных территорий в ходе восстановительной сукцессии характерна специфика динамики экологических режимов, которые были оценены по шкалам Г. Элленберга и Э. Ландольта. Установлено, что в раннесукцессионных сообществах и сообществах переходной стадии лесов Северо-Западного Кавказа складываются условия повышенной освещенности, высокого увлажнения и богатства почв азотом, формируются слабо аэрируемые и водонепроницаемые почвы с низкой кислотностью, богатые гумусом. Влажность почв на ранней и переходной стадиях сукцессии намного сильнее варьирует в течение года по сравнению с лесами на поздней стадии. В составе сообществ ранней и переходной стадий по сравнению с сообществами поздней стадии больше доля светолюбивых, нитрофильных, влаголюбивых (мезофильных), теплолюбивых видов, а также видов с глубокой корневой системой.

В Брянском полесье отмечены значительные различия экологических режимов на разных стадиях восстановительных сукцессий. Наиболее заметно меняются освещенность и богатство почвы элементами питания: сосновые леса характеризуются относительно высокой освещенностью и бедными почвами, а широколиственные леса с елью — высокими показателями богатства почвы и низкой освещенностью. Относительно высокое световое довольствие оказывает влияние на эколого-ценотическую структуру сосняков: здесь высоко участие луговых и опушечных видов. Широколиственным лесам с елью свойственны высокие показатели богатства

почвы элементами минерального питания и низкая освещенность. Это определяет преобладание в структуре неморальных видов и практически полное отсутствие светолюбивых луговых и опушечных растений.

Сравнение местообитаний сообществ разных сукцессионных стадий на Москворецко-Окской равнине по факторам освещенности, влажности и кислотности почвы, содержания азота в почве не выявило статистически значимых различий между ними. Эти результаты можно объяснить парцеллярной структурой древостоев широколиственно-еловых сообществ на продвинутой стадии — с наличием ветровальных окон и большим участием лиственных видов деревьев и кустарников. В таком случае возможные различия, связанные с внутриценотической гетерогенностью, обусловленной разными деревьями-эдификаторами, нивелируются в усредненной для каждой пробной площади оценке.

Таким образом, восстановительная послерубочная сукцессия хвойно-широколиственных лесов европейской части России реализуется разными путями: в центре Русской равнины на поздних стадиях сукцессии формируются полидоминантные многовидовые сообщества с более сложной эколого-ценотической структурой по сравнению с ранними и переходными стадиями, тогда как в старовозрастных лесах Северо-Западного Кавказа на терминальной стадии формируются маловидовые олигодоминантные пихто-буковые сообщества с упрощенной эколого-ценотической структурой по сравнению с сообществами ранней и переходной стадий. Полученные результаты для старовозрастных лесов Северо-Западного Кавказа не подтвердили тенденции повышения разнообразия эколого-ценотической структуры для лесной растительности на поздних стадиях сукцессии. Размер окон формирующихся в результате выпадения старых деревьев бука и пихты, на ровных участках рельефа, оказался недостаточным для развития светолюбивой флоры, поскольку высота верхнего древесного яруса превышает 50–60 м, что создает сильное боковое затенение в окнах.

На поздних стадиях сукцессии в хвойно-широколиственных лесах центра Русской равнины в связи с образованием окон и ветровально-почвенных комплексов формируется сложная парцеллярная структура, тогда как в старовозрастных хвойно-широколиственных лесах Северо-Западного Кавказа на участках с выровненным рельефом оконная динамика развита слабо, что связано со слабым влиянием экзогенных факторов, таких как сели, лавины, камнепады и осыпи, которые выступают главными драйверами оконной динамики лесной растительности на склонах. В результате здесь формируются олигодоминантные пихто-буковые сообщества, в которых возраст деревьев пихты может достигать более 450 лет, а бука более 300 лет.

Необходимо отметить, что выбранные индикаторы структурного и таксономического разнообразия показали свою высокую эффективность для оценки сукцессионного статуса хвойно-широколиственных лесов центра Русской равнины. Однако результаты исследований в лесах Северо-Западного Кавказа на поздней стадии сукцессии не подтвердили высокую информативность таких индикаторов сукцессионного статуса как полнота видового состава древесной синузии, сложность парцеллярной и эколого-ценотической структуры.

Смена доминирующих видов деревьев, растений нижних ярусов, динамика почвообразовательных комплексов дождевых червей и эколого-ценотической струк-

туры сообществ хвойно-широколиственных лесов в ходе сукцессий влияют на запасы почвенного углерода. В ходе восстановительных послерубочных сукцессий общие запасы углерода с учетом подстилки и фиксированного минерального слоя 0–100 см возрастали от 61 т/га на ранней до 67 т/га на поздней стадии сукцессии в суглинистых почвах Москворецко-Окской равнины, тогда как в суглинистых почвах Северо-Западного Кавказа запасы почвенного углерода на поздней стадии, формируемой буком и пихтой, напротив, существенно снижались по сравнению с ранней и переходной стадиями (77 против 95 и 94 т/га соответственно). В песчаных почвах Брянского полесья общие запасы почвенного углерода в полидоминантных широколиственных лесах с елью составляли 65 т/га, тогда как в сосняках кустарничково-зеленомошных уровень аккумуляции углерода в почвах оказался ниже — 60 т/га с учетом подстилки и фиксированного минерального слоя 0–100 см.

Анализ влияния различных биотических факторов с использованием моделей множественной регрессии показал, что запасы углерода в подстилках хвойно-широколиственных лесов положительно связаны с возрастом древостоя и долей хвойных деревьев в запасах общей стволовой древесины и отрицательно связаны с биомассой дождевых червей. Увеличение биомассы червей и, соответственно, их активности приводит к снижению запасов углерода в подстилке из-за возрастания скорости разложения опада растений. Различия в динамике комплекса мезосапрофагов между объектами в равнинных и горных хвойно-широколиственных лесах обусловлены гранулометрическим составом почв, тогда как на каждом объекте они связаны с сукцессией растительности и изменением качества опада. Наименее благоприятные условия для почвенных мезосапрофагов, в том числе и для группы дождевых червей, сложились в легких песчаных почвах Брянского полесья, где в ходе сукцессии комплекс люмбрицид проходит только ранние этапы формирования. В суглинистых почвах лесов Москворецко-Окской равнины и Северо-Западного Кавказа происходит формирование полноценного почвообразовательного комплекса дождевых червей в ходе сукцессии.

Возрастание доли хвойных деревьев, продуцирующих опад низкого качества, способствует снижению скорости разложения опада и увеличению запасов углерода в подстилке. Выявлена достоверная положительная зависимость уровня накопления углерода в подстилке от доли деревьев с медленноразлагаемым опадом, которая объясняется низкой скоростью минерализации опада. Положительная связь возраста деревьев и запасов углерода в подстилке связана с тем, что с возрастом древостоя увеличивается продуктивность и количество опада и, соответственно, массы подстилки, что определяет увеличение запасов органического углерода в ней.

Регрессионный анализ показал, что запасы углерода в минеральных горизонтах почв хвойно-широколиственных лесов положительно связаны с тремя предикторами: отношением C/N в подстилке, проективное покрытие яруса А (верхний полог древесных растений) и видовая насыщенность растений. Проективное покрытие яруса А отражает количество древесного опада, являющегося источником органического углерода. Возрастание запасов углерода в минеральных горизонтах почв с увеличением видовой насыщенности свидетельствует о том, что в составе сообществ возрастает число видов, продуцирующих быстроразлагаемый опад и способствующих разложению медленноразлагаемого опада. Это приводит к активной миграции орга-

нического углерода из опада и подстилки в минеральные горизонты почв. При этом, напротив, увеличение доли медленноразлагаемого опада листьев бука и хвой пихты в лесах Северо-Западного Кавказа на поздней стадии сукцессии обуславливает низкие запасы углерода в гумусовом горизонте почв из-за снижения потока органического вещества из медленноразлагаемого опада и подстилки, а также из-за незначительной фитомассы травянистых растений.

Положительная связь запасов углерода в минеральных горизонтах почв с отношением C/N в подстилке объясняется тем, что при возрастании продуктивности древесного яруса и видового разнообразия растений увеличивается потребность растений в азоте, который активно поглощается ими из подстилки. Поэтому в присутствии этих двух предикторов, объясняющих основную часть дисперсии, отношение C/N в подстилке положительно связано с запасами углерода в минеральном профиле почв.

Анализ влияния различных факторов на аккумуляцию почвенного углерода в таежных лесах с использованием моделей множественной регрессии показал, что запасы углерода в подстилках таежных лесов северо-запада России положительно связаны с отношением C/N и отрицательно — с видовой насыщенностью растительности. Более широкое отношение C/N в подстилке свидетельствует о низкой скорости ее разложения и, соответственно, о накоплении массы подстилки, что приводит к увеличению запасов органического углерода подстилки. Увеличение видовой насыщенности растительности за счет травянистых растений может приводить к снижению запасов углерода в подстилках из-за возрастания скорости разложения опада.

Запасы углерода в минеральном слое 0–50 см в таежных лесах отрицательно связаны с отношением C/N в подстилках и положительно связаны с содержанием полуторных оксидов в иллювиальных горизонтах почв: чем меньше отношение C/N в подстилке, тем выше скорость ее разложения, что приводит к активной миграции органического углерода в иллювиальные горизонты, где углерод фиксируется полуторными оксидами. Обнаружена достоверная положительная зависимость уровня накопления углерода в иллювиальных горизонтах почв от видовой насыщенности растений в еловых лесах, объясняемая более активной миграцией углерода из подстилки, в которую поступает быстроразлагаемый опад травянистых растений, и его фиксацией в иллювиальных горизонтах.

Среднетаежные леса Карелии отличаются высоким уровнем аккумуляции почвенного углерода, составляющим 137 т/га с учетом подстилки и минерального слоя мощностью 0–50 см, тогда как запасы углерода в почвах северотаежных лесов Карелии и среднетаежных лесов Карельского перешейка оказались ниже и составляли в среднем 87 и 113 т/га соответственно. Невысокий уровень аккумуляции углерода в почвах лесов Карельского перешейка, несмотря на его значительные запасы в А/Е горизонтах, обусловленные сельскохозяйственным использованием части лесных земель в прошлом, объясняется низкими запасами подстилки и невысокой мощностью иллювиальных горизонтов почв. Низкие запасы почвенного углерода в северотаежных лесах связаны с доминированием сосновых лесов, которые отличаются невысоким уровнем аккумуляции почвенного углерода по сравнению с еловыми лесами, представляющими более поздние стадии сукцессий таеж-

ных лесов: 100 против 125 т/га соответственно с учетом подстилки и минерального слоя 0–50 см. Обнаружена связь между группами возраста древостоев и запасами почвенного углерода в еловых и сосновых лесах. Еловые молодняки отличаются от приспевающих и спелых еловых лесов низкими запасами почвенного углерода: 83 т/га против 176 и 135 т/га соответственно с учетом подстилки и минерального слоя 0–50 см. В сосновых лесах, напротив, запасы почвенного углерода в молодняках существенно выше: 107 т/га против 81 и 86 т/га в приспевающих и спелых лесах, соответственно. Эти тенденции объясняются формированием сосновых молодняков после рубки в еловых лесах, либо формированием молодняков, отличающихся высокой продуктивностью и, соответственно, большой массой опада из-за высокой густоты древостоя после рубки в спелых сосняках и пожаров.

Таким образом, установлено влияние биотических факторов, таких как формационный состав лесов (еловые, сосновые, берёзовые леса), возраст древостоя, отношение C/N в подстилке, видовая насыщенность растений, на уровень аккумуляции углерода в почвах таежных лесов.

При сравнении размеров выноса органического углерода с почвенными водами в северотаежных хвойных и хвойно-широколиственных лесах выявляются существенные различия: вынос значительно выше в северотаежных лесах. Эти различия объясняются (1) разной интенсивностью перехвата осадков древесным пологом и дальнейшим испарением, (2) уровнем транспирации хвойных и широколиственных древесных растений. Важное значение имеет возраст древостоев и сомкнутость крон. Северотаежные хвойные леса Мурманской области являются старовозрастными, но редкостойными. Перехват осадков в таких лесах существенно меньше, чем в лесах с высокой сомкнутостью полога. Хвойно-широколиственные леса Московской и Брянской областей отличаются высокой сомкнутостью полога, особенно на поздних стадиях сукцессий, и включают оба компонента: хвойные и широколиственные деревья. Сравнение поступления органического углерода с атмосферными выпадениями и его выноса с почвенными водами показало, что наибольший вынос углерода как из органогенных, так и из минеральных горизонтов почв, и в северной тайге, и в зоне хвойно-широколиственных лесов происходит в сосновых лесах, которые соответствуют ранним стадиям сукцессии. С развитием лесных экосистем вынос углерода снижается: осадки более интенсивно перехватываются лесным пологом и вода активно поглощается из почвы растительностью. Таким образом, на более продвинутых стадиях сукцессионного развития лесов цикл становится более замкнутым.

Динамическое имитационное моделирование, использованное для количественной оценки структурных преобразований в лесных экосистемах с учетом влияния различных факторов (рубки, пожары, поступление азота из атмосферы) и разнообразия типов местообитаний на основе данных, полученных при измерениях на регулярной сети пробных площадей, заложенных в рамках программы UNECE ICP Forests, показало, что взаимодействия между факторами могут быть как положительными, так и отрицательными. В частности, эффекты от рубок и пожаров частично суммировались, в то время как поступление азота частично компенсировало негативное воздействие этих видов нарушений. Внешние факторы по-разному влияли на динамику углерода и азота в различных типах местообитаний: и продукция

биомассы, и накопление углерода и азота в органическом веществе почвы оказались ниже в бедных и сухих лесных местообитаниях. Результаты моделирования демонстрирует относительно низкую скорость почвенных процессов и процессов формирования структуры древостоев в северотаежных лесах по сравнению со средне-таежными. Учет особенностей разных типов леса позволил экстраполировать прогнозы по локальным имитационным площадкам на уровень региона. Сравнение результатов моделирования по таежным лесам с результатами более ранних имитационных экспериментов для зоны хвойно-широколиственных лесов показывает, что динамика ключевых характеристик лесных экосистем в целом схожа, хотя и имеет ряд качественных и количественных отличий. В частности, в сценарии без воздействий в хвойно-широколиственных лесах Московской области сформировались смешанные древостои с доминированием ели и высокой долей широколиственных видов (дуба и липы), что может объясняться как более мягким климатом, так и тем, что на ключевых объектах моделирования преобладают дренированные мезотрофные местообитания с относительно богатыми модергумусными профильно-дифференцированными почвами, в отличие от бедных грубогумусных подзолов таежных лесов. В сочетании с более благоприятными, по сравнению с таежной зоной, эдафическими условиями, это выразилось в более высоких (в 1,6–1,8 раза) значениях нетто-экосистемной продукции (NEP). Особенностью динамики почвенных пулов углерода в хвойно-широколиственных лесах является преимущественное накопление органического вещества в гумусовом горизонте, по сравнению с пулом подстилки.

Таким образом, уровень аккумуляции почвенного углерода в лесах регулируется как климатическими, эдафическими условиями, пожарами и антропогенными факторами (рубки, воздушное загрязнение соединениями азота, история землепользования), так и изменяющимися в ходе сукцессионного развития лесов биотическими факторами, такими как формационный состав лесов, возраст древостоя и сомкнутость крон древесных растений, видовая насыщенность растений, качество опада доминирующих видов растений и активность почвообразовательных комплексов дождевых червей.

Список литературы

- Абатуров А.В., Казанцева Т.Н. 2003. Современная динамика и древняя история лесов Подмосковья // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.108. № 2. С.25–31.
- Абатуров А.В., Кулешов А.П., Браславская Т.Ю. 2012. Оценка успешности возобновления ели под пологом лиственных лесов в национальном парке «Лосиный остров» // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. Т.14. №1–8. С.1941–1945.
- Абатуров А.В., Меланхолин П.Н. 2004. Естественная динамика леса на постоянных пробных площадях в Подмосковье. Тула: Гриф и К°. 336 с.
- Арнольди К.В., Арнольди Л.В. 1963. О биоценозе как одном из основных понятий зоологии, его структуре и объеме // Зоол. журн. Т.42. № 2. С. 161–183.
- Бахмет О.Н. 2018. Запасы углерода в почвах сосновых и еловых лесов Карелии // Лесоведение. № 1. С. 48–55.
- Бахмет О.Н., Федорец Н.Г., Крышень А.М. 2011. Исследования по международной программе ICP-Forests в Карелии // Тр. Карельск. научн. центра РАН. № 2. С.133–139.
- Бегия С.М. 1972. Выживаемость подроста пихты кавказской в окнах группово-выборочных рубок // Лесоведение. № 2. С.51–57.
- Бегия С.М. 2002. Пихтовые леса Кавказа. М.: Изд-во МГУЛ. 270 с.
- Биота экосистем Большого Кавказа. 1990. / Белановская Е.А., Гребенщиков О.С., Давыдова М.В. и др. М.: Наука. 221 с.
- Битюцкий Н.П., Соловьева А.Н., Лукина Е.И., Олейник А.С., Завгородняя Ю.А., Демин В.В., Бызов Б.А. 2007. Экскреты дождевых червей — стимулятор минерализации соединений азота в почве // Почвоведение. № 4. С.468–473.
- Бобкова К.С., Машика А.В., Смагин А.В. 2014. Динамика содержания углерода органического вещества в среднетаежных ельниках на автоморфных почвах. Наука СПб. 270 с.
- Бобровский М.В. 2017. Новые парадоксы старых дубрав // Вестник Российского фонда фундаментальных исследований. № 4(96). С.44–55.
- Булыгина О.Н., Разуваев В.Н., Коршунова Н.Н., Швец Н.В. 2017а. Описание массива данных месячных сумм осадков на станциях России; URL: <http://meteo.ru/data/158-total-precipitation#описание-массива-данных> (дата обращения: 05.07.2017).
- Булыгина О.Н., Разуваев В.Н., Трофименко Л.Т., Швец Н.В. 2017б. Описание массива данных среднемесячной температуры воздуха на станциях России; URL: <http://meteo.ru/data/156-temperature#описание-массива-данных> (дата обращения: 05.07.2017).
- Бызов Б.А. 2005. Зоомикробные взаимодействия в почве. М.: Геос. 213 с.
- Быховец С.С., Комаров А.С. 2002. Простой статистический имитатор климата почвы с месячным шагом // Почвоведение. № 4. С.443–452.
- Волков А.Д. 2008. Типы леса Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 180 с.
- Вомперский С.Э. 2001. Лесные стационарные исследования в прошлом и настоящем // Лесные стационарные исследования: методы, результаты, перспективы. Матер. совещ., 18–20 сент. 2001. Тула: Гриф и К°. С. 5–10.

- Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. 2004 / Под. ред. О.В. Смирновой. М.: Наука. Кн. 1. 479 с.; Кн. 2. 575 с.
- Всеволодова-Перель Т.С. 1997. Дождевые черви фауны России. Кадастр и определитель. М.: Наука. 101 с.
- Второй оценочный доклад Росгидромета об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. 2014. М.: Росгидромет. 1009 с.
- Гвоздецкий Н.А. 1963. Кавказ. Очерк природы. М.: Географгиз. 264 с.
- Гераськина А.П. 2016. Экологическая оценка динамики комплекса дождевых червей (Lumbricidae) в ходе восстановительных сукцессий. Смоленск: СГМУ. 148 с.
- Гиляров М.С. 1964. Определитель обитающих в почве личинок насекомых. М.: Наука. 920 с.
- Гиляров М.С. 1975. Методы почвенно-зоологических исследований. М.: Наука. 304 с.
- Голгофская К.Ю., Котов В.А. 1967. Там, где начинаются реки (По Кавказскому заповеднику). Краснодар: Кн. изд-во. 56 с.
- Гончаров А.А. 2014. Структура трофических ниш в сообществах почвенных беспозвоночных (мезофауна) лесных экосистем. Дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. М.: ИПЭЭ. 177 с.
- Горнов А.В., Горнова М.В., Тихонова Е.В., Шевченко Н.Е., Кузнецова А.И., Ручинская Е.В., Тебенькова Д.Н. 2018. Оценка сукцессионного статуса хвойно-широколиственных лесов европейской части России на основе популяционного подхода // Лесоведение. № 4. С.243–257.
- Громцев А.Н., Кравченко А.В., Курхинен Ю.П., Сазонов С.В. 2012. Методы идентификации лесов на разных стадиях сукцессий и закономерности антропогенной трансформации флоры и фауны в условиях различных типов ландшафта северо-запада таежной зоны России // А.С. Исаев (ред.). Разнообразие и динамика лесных экосистем России. Кн.1. М.: Т-во научн. изданий КМК. С. 96–130.
- Гузь Н.М. 1981. Особенности строения корневых систем граба обыкновенного в лесных культурах // Роль науки в создании лесов будущего. Л. С.56–85.
- Гутаев А.Г., Сидоренко Г.И. 2009. Анализ углеродного баланса Республики Карелия и роль лесного комплекса // Изв. вузов. Лесн. журн. № 4. С.33–46.
- Денисов А.К. 1963. Защитно-водоохранная роль прирусловых лесов и принципы хозяйства в них. М.: Гослесбумиздат. 140 с.
- Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Эфемероиды: Методические разработки для студентов биологических специальностей. 1987. / Сост. Смирнова О.В., Черемушкина В.А., Торопова Н.А., Старостенкова М.М., Тимченко В.Н., Шорина Н.И., Куклина А.Г., Лазаренко Е.В., Сусллова Т.И., Есина И.В. М.: МГПИ им. В.И. Ленина. 80 с.
- Дорогова Ю.А., Жукова Л.А. 2009. Экологическая характеристика ценопопуляций липы сердцелистной в подзоне хвойно-широколиственных лесов // Вестн. Казанск. гос. аграрн. ун-та. Т.4. № 2(12). С.155–160.
- Доронина А.Ю. 2007. Сосудистые растения Карельского перешейка (Ленинградская область). М.: Т-во научн. изданий КМК. 574 с.
- Дылис Н.В. (ред.). 1971. Биогеоценологические исследования в широколиственно-еловых лесах. М.: Наука. 333 с.
- Дылис Н.В. (ред.). 1982. Комплексные биогеоценологические исследования в лесах Подмосковья. М.: Наука. 242 с.
- Дылис Н.В., Носова Л.М. 1977. Фитомасса лесных биогеоценозов Подмосковья. М.: Наука. 144 с.
- Дымов А.А. 2018. Почвы послерубочных, постпирогенных и постагрогенных лесных экосистем северо-востока европейской части России. Автореф. дис. докт. биол. н. М.: МГУ им. М.В. Ломоносова. 46 с.

- Евстигнеев О.И. 1996. Отношение лиственных деревьев к свету и водообеспеченности в связи со структурой леса // Лесоведение. № 6. С.26–35.
- Евстигнеев О.И. 2004. Долговременный прогноз изменения растительного покрова в заповеднике «Брянский лес» // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. М.: Наука. Кн.2. С.278–286.
- Евстигнеев О.И. 2004. Популяционные стратегии видов деревьев // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. М.: Наука. Кн.1. С.176–205.
- Евстигнеев О.И. 2009. Неруссо-Деснянское полесье: история природопользования. Брянск: Группа компаний «Десяточка». 139 с.
- Евстигнеев О.И. 2010. Механизмы поддержания биологического разнообразия лесных биогеоценозов. Дис. ... докт. биол. н. Нижний Новгород. 519 с.
- Евстигнеев О.И. 2014. Поливариантность сосны обыкновенной в Брянском полесье // Лесоведение. № 2. С. 69–77.
- Евстигнеев О.И., Воеводин П.В., Коротков В.Н., Мурашев И.А. 2013. Зоохория и дальность разноса семян в хвойно-широколиственных лесах Восточной Европы // Усп. соврем. биол. Т.133. № 4. С.392–400.
- Евстигнеев О.И., Горнова М.В. 2017. Ельники высокотравные – климаксные сообщества на низинных болотах Брянского полесья // Russian Journal of Ecosystem Ecology. Vol.2. No.3. С.1–23.
- Евстигнеев О.И., Коротков В.Н. 2013. Сукцессии сосновых лесов задровой местности в Неруссо-Деснянском полесье // Бюл. Брянск. отд-ния Рус. бот. о-ва. № 1. С.31–41.
- Евстигнеев О.И., Коротков В.Н., Бакалына Л.В. 1992. Популяционная организация грабовых лесов Каневского заповедника // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т. 97. № 2. С. 81–89.
- Евстигнеев О.И., Мурашев И.А., Коротков В.Н. 2017. Анемохория и дальность рассеивания семян деревьев восточноевропейских лесов // Лесоведение. № 1. С.45–52.
- Евстигнеев О.И., Почитаева М.В., Желонкин С.Е. 1993. Популяционная организация и антропогенные преобразования пойменной дубравы реки Большая Кокшага // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. Биол. Т.98. Вып.5. С.80–87.
- Еруков Г.В., Власкова Г.В. 1982. Гидротермический режим почв сосновых лесов Карелии // Генезис и свойства песчаных почв Карелии. Л.: Наука. С.46–63.
- Еруков Г.В., Власкова Г.В. 1986. Гидротермический режим почв сосновых лесов Карелии. Л.: Наука. 111 с.
- Ершов В.В., Лукина Н.В., Орлова М.А., Горбачева Т.Т., Исаева Л.Г. 2019 (в печати). Оценка динамики состава почвенных вод северотаежных лесов при снижении аэротехногенного загрязнения выбросами медно-никелевого комбината // Сибирск. экол. журн.
- Замолодчиков Д.Г. 2018. Научные основы учета и прогноза бюджета углерода лесов России в системе международных обязательств по охране атмосферы и климата. <http://cepl.rssi.ru/tag/побул>
- Замолодчиков Д.Г., Грабовский В.И., Коровин Г.Н., Гитарский М.Л., Блинов В.Г., Дмитриев В.В., Курц В.А. 2013. Бюджет углерода управляемых лесов Российской Федерации в 1990–2050 гг.: ретроспективная оценка и прогноз // Метеорология и гидрология. М.: Изд-во Планета. № 10. С.73–92.
- Замолодчиков Д.Г., Грабовский В.И., Шуляк П.П., Честных О.В. 2017. Современное сокращение стока углерода в леса России // Докл. РАН. Т.476. № 6. С.719–721.
- Заугольнова Л.Б. 1968. Возрастные этапы в онтогенезе ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.) // Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. М.: Наука. С.81–102.
- Заугольнова Л.Б., Мартыненко В.Б. 2012. Определитель типов леса Европейской России / под ред. И.И. Истоминой [Электронный ресурс]. URL: <http://cepl.rssi.ru/bio/forest/index.htm>. (дата обращения 01.05.2018).

- Заугольнова Л.Б., Тихонова Е.В. 2010. Оценка сукцессионного состояния фитоценозов по таксационным и геоботаническим материалам // Методические подходы к экологической оценке лесного покрова в бассейне малой реки. М.: Т-во научн. изданий КМК. С.194–201.
- Змирович И.В. 2011. Средняя тайга Карельского перешейка: зональные, интразональные и экстразональные явления // Вестн. экологии, лесоведения и ландшафтоведения. № 12. С. 54–76.
- Зонн С.В. 1950. Горно-лесные почвы Северо-Западного Кавказа. Л.: Изд-во АН СССР. 333 с.
- Ильин Б.М., Булыгина О.Н., Богданова Э.Г., Веселов В.М., Гаврилова С.Ю. 2017. Описание массива месячных сумм осадков, с устранением систематических погрешностей осадкомерных приборов; URL: <http://meteo.ru/data/506-mesyachnye-summy-osadkov-s-ustraneniem-sistematicheskikh-pogreshnostej-osadkomernykh-priborov#описание-массива-данных> (дата обращения: 07.07.2017).
- Казакова А.И., Семиколенных А.А., Горнов А.В., Горнова М.В., Лукина Н.В. 2018. Влияние растительности на лабильные характеристики лесных почв задровых местностей заповедника «Брянский лес» // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 17, почвоведение. № 3. С. 9–15.
- Казимиров Н.И., Морозова Р.М. 1973. Биологический круговорот веществ в ельниках Карелии. Л.: Наука. 175 с.
- Казимиров Н.И., Морозова Р.М., Куликова В.Н. 1978. Органическая масса и потоки веществ в березняках средней тайги. Л.: Наука. 216 с.
- Карпачевский Л.О. 1977. Пестрота почвенного покрова в лесном биогеоценозе. М.: Изд-во Моск. ун-та. 312 с.
- Киселева В.В., Коротков С.А., Скородумов П.В. 2016. Тенденции смены породного состава в лесах Лосино острова // Вестн. Моск. гос. ун-та леса – Лесной вестн. Т.20. № 5. С.65–77.
- Классификация и диагностика почв России. 2004. / Сост. Шишов Л.Л., Тонконогов В.Д., Лебедева И.И., Герасимова М.И. Смоленск: Ойкумена. 342 с.
- Климат России: Научно-прикладной справочник [Электронный ресурс]. — <http://meteo.ru/pogoda-iklimat/197-nauchno-prikladnoj-spravochnik-klimat-rossii> (дата обращения 01.07.2018).
- Ковалевский А.К. 1953. Зависимость количества опада листьев от метеорологических условий // Тр. Ин-та лесоводства АН УССР. Киев. Т.5. С.128–139.
- Комаров А.С., Гинжол Л.К., Шанин В.Н., Быховец С.С., Бобкова К.С., Кузнецов М.А., Манов А.В., Осипов А.Ф. 2017. Особенности распределения биомассы бореальных видов деревьев по фракциям // Изв. РАН. Сер. биол. № 6. С.76–84.
- Копчик Г.Н., Смирнова И.Е., Ливанцова С.Ю., Копчик С.В., Захарова А.И., Вострецова Е.В. 2011. Вклад растительного опада и подстилки в биологический круговорот элементов в лесных экосистемах Звенигородской биостанции // Тр. Звенигородск. биол. станц. Т.5. С.17–32.
- Коробко М.Ю., Рысин Л.П., Насимович Ю.А. 2000. Валуево. М.: Изд-во Ин-та иностр. яз. 31 с.
- Коротков В.Н. 1999. Природно-исторический заповедник-леспаркхоз «Горки» // О.В. Смирнова, Е.С. Шапошников (ред.). Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия. СПб.: РБО. С.106–150.
- Коротков В.Н. 2017. Основные концепции и методы восстановления природных лесов Восточной Европы // Russian Journal of Ecosystem Ecology. Т.2. № 1. С.1–18.
- Крылов Г.В., Марадюлин И.И., Михеев Н.И., Козакова Н.Ф. 1986. Пихта. М.: Агропромиздат. 239 с.
- Крышень А.М. 2006. Растительные сообщества вырубок Карелии. М.: Наука. 262 с.
- Крышень А.М. 2010. Типы лесорастительных условий на автоморфных почвах в Карелии // Бот. журн. Т.95. № 3. С.281–297.

- Крюденер А.А. 1916. Основы классификации типов насаждений и их народохозяйственное значение в обиходе страны // Г.Ф. Морозов (ред.). Материалы по изучению русского леса. Вып.3. Пг.: Тип. главного управления уделов. 190 с.
- Кузенкова Л.Я. 1969. Растительность бассейна реки Пахры. Автореферат... канд. биол. наук. М. 22 с.
- Кузнецова А.И., Лукина Н.В., Тихонова Е.В., Горнов А.В., Горнова М.В., Смирнов В.Э., Гераськина А.П., Шевченко Н.Е., Тебенькова Д.Н. 2019 (в печати). Аккумуляция углерода в песчаных и суглинистых почвах равнинных хвойно-широколиственных лесов в ходе восстановительных сукцессий // Почвоведение.
- Курнаев С.Ф. 1955. Роль липы в лесах Московской области // Опыт реконструкции малоценных лесов Подмосквья. М.: Гослесбумиздат. С.44–57.
- Курнаев С.Ф. 1968. Основные типы леса средней части Русской равнины. М.: Наука. 356 с.
- Курнаев С.Ф. 1980. Теневые широколиственные леса Русской равнины и Урала. М.: Наука. 316 с.
- Курчева Г.Ф. 1971. Роль почвенных животных в разложении и гумификации растительных остатков. М.: Наука. 156 с.
- Ландшафты Московской области и их современное состояние. 1997. / Под ред. И.И. Мамай. Смоленск: Изд-во Смоленского гуманитарного университета. 296 с.
- Леса Южного Подмосквья. 1985. М.: Наука. 281 с.
- Лесной план Краснодарского края. 2015. Краснодар. 388 с.
- Лесной план Республики Адыгея. 2008. Майкоп. 522 с.
- Лихарев И.М., Раммельмейер Е.С. 1952. Наземные моллюски фауны СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 511 с.
- Лошкина И.Е. 1969. Определитель двупарноногих многоножек (Diplopoda) равнинной части Европейской территории СССР. М.: Наука. 78 с.
- Лукина Н.В., Ершов В.В., Горбачева Т.Т., Орлова М.А., Исаева Л. Г., Тебенькова Д.Н. 2018. Оценка состава почвенных вод северотаяжных хвойных лесов фоновых территорий индустриально развитого региона // Почвоведение. № 3. С.284–296.
- Лукина Н.В., Никонов В.В. 1998. Питательный режим лесов северной тайги: природные и техногенные аспекты. Апатиты: Изд-во Кольск. научн. центра РАН. 316 с.
- Лукина Н.В., Орлова М.А., Бахмет О.Н., Тихонова Е.В., Казакова А.И., Тебенькова Д.Н., Крышень А.М., Горнов А.В., Смирнов В.Э., Шашков М.П., Ершов В.В., Князева С.В. 2019. (в печати). Влияние растительности на характеристики лесных почв Республики Карелия // Почвоведение.
- Лукина Н.В., Орлова М.А., Исаева Л.Г. 2010. Плодородие лесных почв как основа взаимосвязи почва-растительность // Лесоведение. № 5. С.45–56.
- Мазанцева Г.П. 1975. Изменение массы дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) при хранении фиксированного материала // Пробл. почвенной зоологии. Матер. V Всесоюз. совещ. Вильнюс: АН Литовской ССР. С.218–219.
- Манаков К.Н., Никонов В.В. 1981. Биологический круговорот минеральных элементов и почвообразование в ельниках Крайнего Севера. Л.: Наука, Ленингр. отд-ние. 195 с.
- Маслов А.А. 1988. Новая карта ценных объектов живой природы Московской области и система лесных заповедных участков // Лесоведение. № 6. С.84–88.
- Маслов А.А. 2003. Природная динамика заповедных лесных сообществ в Центре Русской равнины. Дис. на соиск. уч. степ. докт. биол. н. М. 337 с.
- Матвеева В.Г., Перель Т.С. 1982. Дождевые черви семейства Lumbricidae Московской области // Почвенные беспозвоночные Московской области. М.: Наука. С.133–143.
- Мельник А.С., Журавская Е.И. 1985. Граб. М.: Агропромиздат. 80 с.
- Метеорологический ежемесячник. Ч.2. 1966–1990. Т.3,3а. № 1–13.

- Методические указания по количественному определению объема поглощения парниковых газов. Утверждены распоряжением Минприроды России от 30.06.2017 № 20-р. 108 с.
- Мильков Ф.Н., Гвоздецкий Н.А. 1986. Физическая география СССР. Общий обзор. Европейская часть СССР. Кавказ. 5-е изд. М.: Высш. шк. 376 С.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. 1989. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М.: Наука. 223 с.
- Моделирование динамики органического вещества в лесных экосистемах. 2007. / Отв. ред. В.Н. Кудеяров. М.: Наука. 380 с.
- Морозова О.В., Семенищенков Ю.А., Тихонова Е.В., Беляева Н.Г., Кожевникова М.В., Черненко Т.В. 2017. Неморальнотравные ельники Европейской России // Растительность России. Т.31. С.33–58.
- Морозова О.В., Тихонова Е.В. 2012. Дифференциация лесных сообществ юго-западной части Московской области // Изв. Самарск. НЦ РАН. Т.14. № 1(4). С.1073–1076.
- Морозова Р.М. 2001. Географические закономерности формирования почвенного покрова Карелии // Биogeография Карелии. Тр. КарНЦ РАН. Серия «Биология». № 2. С.12–18.
- Мурахтанов Е.С. 1981. Липа. М.: Лесная пром-сть. 80 с.
- Никонов В. В., Лукина Н. В. 1994. Биогеохимические функции лесов на северном пределе распространения. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. 315 с.
- Ниценко А.А. 1969. Об изучении экологической структуры растительного покрова // Бот. журн. Т.54. № 7. С.1002–1014.
- Ниценко А.А. 1958. К вопросу о границе среднетаежной и южнотаежной подзон в пределах Ленинградской области // Бот. журн. Т.43. № 5. С.684–694.
- Носова Л.М., Огуреева Г.Н., Тихонова Е.В., Леонова Н.Б. 2009. Динамика биологического разнообразия в хвойных лесных культурах в Центре Русской равнины // Лесоведение. № 6. С.18–31.
- Носова Л.М., Тихонова Е.В., Леонова Н.Б. 2005. Воздействие деревьев-эдификаторов на биологическое разнообразие лесных экосистем // Лесоведение. № 4. С.40–48.
- Об установлении возрастов рубок: Приказ Федерального агентства лесного хозяйства № 105 от 09.04.2015.
- Об утверждении Правил лесовосстановления: Приказ Министерства природных ресурсов и экологии Российской Федерации № 375 от 29.06.2016.
- Об утверждении правил ухода за лесами: Приказ Министерства природных ресурсов и экологии Российской Федерации № 185 от 16.07.2007.
- Общесоюзные нормативы для таксации лесов. Справочник. (утв. Приказом Госкомлеса СССР от 28.02.1989 № 38).
- Орлов А.Я., Кошельков С.П. 1971. Почвенная экология сосны. М.: Наука. 323 с.
- Орлова М.А. 2013. Элементарная единица лесного биогеоценологического покрова для оценки экосистемных функций лесов // Труды Карельского научного центра РАН. № 6. С.126–132.
- Орлова М.А., Лукина Н.В., Смирнов В.Э., Краснов Д.А., Камаев И.О. 2012. Плодородие почв еловых лесов Хибинских гор // Почвоведение. № 6. С.682–694.
- Осипов А.Ф. 2017. Запасы и потоки органического углерода в экосистеме спелого сосняка черничного средней тайги // Сиб. лесн. журн. № 2. С.70–80.
- Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России. 2000. / Отв. ред. Л.Б. Заугольнова. М.: Научный мир. 196 с.
- Перель Т.С. 1979. Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР. М.: Наука. 272 с.
- Пестерова О.А., Тихонова Е.В., Черненко Т.В. 2012. Сукцессионные изменения состава и структуры лесных культур на территории юго-западного Подмосковья // Изв. СПб. лесотехнич. акад. № 199. С.22–34.

- Петров В.В., Кузенкова Л.Я. 1968. О западной границе геоботанического района широколиственных лесов в Московской области // Вестн. Моск. ун-та. № 3. С.59–69.
- Плавильщиков Н.Н. 1950. Определитель насекомых. Краткий определитель наиболее обычных насекомых европейской части СССР. 2-е изд. (доп.) М.: Учпедгиз. 549 с.
- Погребняк П.С. 1968. Общее лесоводство. М.: Колос. 440 с.
- Покаржевский А.Д. 1983. Популяции кивсяка *Sarmatoulus kessleri* Lohm. в лесостепных ландшафтах Центрально-Черноземного заповедника // Вид и его продуктивность в ареале. М.: Наука. С.104–115.
- Пузаченко Ю.Г., Тихонова Е.В., Солнцева О.Н., Носова Л.М., Жукова В.М. 2010. Мониторинг видового разнообразия травяного яруса смешанных лесов Центра Русской равнины // Экология. № 2. С.83–91.
- Работнов Т.А. 1950. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер.3. Геоботаника. № 6. С. 7–204.
- Разнообразие биоты Карелии: условия формирования, сообщества, виды. 2003. / Под ред. А.Н. Громцева, С.П. Китаева, В.И. Крутова, О.Л. Кузнецова, Т. Линдхольм, Е.Б. Яковлева. Петрозаводск: Карельск. научн. центр РАН. 262 с.
- Разумовский С.М. 2011. Работы по экологии и биогеографии. М.: Т-во научн. изданий КМК. 728 с.
- Рапопорт И.Б. 2014. Биотопическое распределение дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) в Тебердинской заповедной территории с наиболее высокой степенью охраны (Архызский участок, Северо-Западный Кавказ) // Современные проблемы ООПТ и пути их решения: Матер. межрегион. науч.-практ. конф. Воронеж: Изд-во Воронежск. гос. ун-та. С.214–218.
- Рапопорт И.Б., Цепкова Н.Л. 2015. Структура населения и топические преферендумы дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) в почвах эталонных лесных формаций бассейнов рек Теберда и Большой Зеленчук (Тебердинский заповедник, Северо-Западный Кавказ) // Изв. Самарск. научн. центра РАН. Т.17. № 6. С.33–39.
- Распоряжение Министерства природных ресурсов и экологии РФ от 30 июня 2017 г. N 20-р «О методических указаниях по количественному определению объема поглощения парниковых газов» [Электронный ресурс]. — <https://www.garant.ru/products/ipo/prime/doc/71612096/> (дата обращения 01.07.2018).
- Рассеянные элементы в бореальных лесах. 2004. / Никонов В.В., Лукина Н.В., Безель В.С. и др. Отв. ред. Исаев А.С. М.: Наука.
- Рожнова Т.А. 1963. Почвенный покров Карельского перешейка. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 184 с.
- Романовский А.М. 2001. Поливариантность онтогенеза *Picea abies* (Pinaceae) в Брянском полесье // Бот. журн. Т.86. № 8. С.72–85.
- Руднева Е.Н. 1973. Влияние лесных насаждений на водно-физические свойства и температурный режим таежных поверхностно-глееватых почв заповедника «Кивач», сформированных на ленточных глинах // Тр. Гос. прир. запов. «Кивач». Петрозаводск. Вып.2. С.174–201.
- Руднева Е.Н. 1983. Лесорастительные свойства таежных поверхностно-глееватых почв ельников черничных // Влияние хозяйственных мероприятий на лесные почвы Карелии. Петрозаводск. С.35–77.
- Рыжова И.М., Подвезенная М.А. 2011. Пространственная вариабельность содержания и запасов углерода в почвах лесных биогеоценозов разной степени увлажнения // Тр. Звенигородск. биол. станц. Т.5. С.33–36.
- Рысин Л.П. 1983. Липа сердцевидная // Биол. флора Московской области. Вып.7. М.: МГУ. С.128–152.

- Рысин Л.П. 1995. Использование постоянных пробных площадей в лесном мониторинге // Лесное хозяйство. № 3. С.33–35.
- Рысин Л.П. 2009. Сукцессионные процессы в лесах центральной части Русской равнины // Усп. соврем. биол. Т.129. № 6. С.578–587.
- Рысин Л.П. 2012. Липовые леса Русской равнины. М.: Т-во научн. изданий КМК. 195 с.
- Рысин Л.П., Савельева Л.И. 1985. Лесные заповедные участки. М.: Агропромиздат. 168 с.
- Рысин Л.П., Савельева Л.И. 2002. Еловые леса России. М.: Наука. 335 с.
- Рысин Л.П., Савельева Л.И., Полунина М.А. 1999. Динамика лиственных лесов в Подмосковье // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.104. Вып.4. С.22–28.
- Сеннов С.Н. 1999. Итоги 60-летних наблюдений за естественной динамикой леса. СПб.: Тр. СПбНИИЛХ. 98 с.
- Серебрянборское опытное лесничество. 65 лет лесного мониторинга. 2010. М.: Т-во научн. изданий КМК. 264 с.
- Смирнов В.Э. 2007. Экспертно-статистический подход к выделению эколого-ценотических групп видов сосудистых растений. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. Тольятти. 18 с.
- Смирнова О.В. 2004. Методологические подходы и методы оценки климаксового и сукцессионного состояния лесных экосистем (на примере Восточноевропейских лесов) // Лесоведение. № 3. С.15–27.
- Смирнова О.В., Бобровский М.В. 2004. Дуб-кочевник // Природа. № 12. С.26–30.
- Смирнова О.В., Бобровский М.В., Ханина Л.Г. 2001. Оценка и прогноз сукцессионных процессов в лесных ценозах на основе демографических методов // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.106. № 5. С.25–33.
- Смирнова О.В., Бобровский М.В., Ханина Л.Г., Смирнов В.Э. 2006. Биоразнообразие и сукцессионный статус старовозрастных темнохвойных лесов Европейской России // Усп. совр. биол. Т.126. № 1. С.27–49.
- Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Ханина Л.Г., Бобровский М.В., Торопова Н.А. 2002. Популяционные и фитоценотические методы анализа биоразнообразия растительного покрова // Сохранение и восстановление биоразнообразия. М.: Изд-во научного и учебно-методического центра. С.145–194.
- Смирнова О.В., Попадюк Р.В., Чистякова А.А. 1988. Популяционные методы определения минимальной площади лесного ценоза // Бот. журн. Т.73. № 10. С.1423–1434.
- Смирнова О.В., Ханина Л.Г., Смирнов В.Э. 2004. Эколого-ценотические группы в растительном покрове лесного пояса Восточной Европы. // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. М.: Наука. Кн.1. С.165–175.
- Смирнова О.В., Чистякова А.А. 1980. Анализ фитоценотических потенциалов некоторых древесных видов широколиственных лесов Европейской части СССР // Журн. общ. биол. Т.41. № 3. С.350–362.
- Смирнова О.В., Чистякова А.А. 1988. Сохранить естественные дубравы // Природа. № 3. С.40–45.
- Солнцева О.Н., Холопова Л.Б., Жукова В.М. 1996. Сукцессионные смены после сплошных рубок в широколиственно-еловых лесах // Лесоведение. № 3. С.45–56.
- Справочник лесотаксационных нормативов для Северного Кавказа (утв. Приказом Рослесхоза от 19.01.1995 №10). 1995. М.: Рослесхоз. 90 с.
- Справочник по климату СССР. 1975а. Вып. 3а. Карельская АССР. Часть I. Температура воздуха. Обнинск. 173 с.
- Справочник по климату СССР. 1975б. Вып. 3а. Карельская АССР. Часть VIII. Температура почвы. Обнинск. 209 с.
- Справочник по климату СССР. 1977. Вып. 3а. Карельская АССР. Часть II. Атмосферные осадки. Обнинск. 274 с.

- Стаменов М.Н. 2018. Онтогенез и популяционная структура дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в фитоценозах разных сукцессионных стадий в центре Европейской России. Дис. ... канд. биол. н. Пущино. 178 с.
- Стриганова Б.Р. 1980. Питание почвенных сапрофагов. М.: Наука. 243 с.
- Стриганова Б.Р. 2009. Пространственное распределение ресурсов животного населения почв в климатических градиентах // Усп. соврем. биол. Т.129. № 6. С.538–549.
- Султанбаева Р.Р., Копчик Г.Н., Смирнова И.Е., Копчик С.В. 2015. Поступление и миграция растворимого органического углерода в почвах лесных экосистем подзоны широколиственно-хвойных лесов // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 17: Почвоведение. № 4. С. 37–42.
- Тиунов А.В. 2003. Влияние нор дождевых червей *Lumbricus terrestris* на пространственное распределение и таксономическую структуру почвенных сообществ // Зоол. журн. Т.82. С.269–274.
- Тиунов А.В. 2007. Метабиоз в почвенной системе: влияние дождевых червей на структуру и функционирование почвенной биоты. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. докт. биол. н. М.: ИПЭЭ. 44 с.
- Тиунов А.В., Кузнецова Н.А. 2000. Средообразующая деятельность норных дождевых червей (*Lumbricus terrestris* L.) и пространственная организация почвенной биоты // Изв. РАН. Сер. биол. Т.5. С.606–617.
- Тихонова Е.В. 2006. Структура лесного покрова водосборного бассейна малой реки в подзоне хвойно-широколиственных лесов Центра Русской равнины. Дис. ... канд. биол. н. М. 177 с.
- Уланова Н.Г. 2007. Механизмы сукцессий растительности сплошных вырубок в ельниках южной тайги // Актуальные проблемы геоботаники. III Всеросс. школа-конф. Лекции. Петрозаводск: Карельск. научн. центр РАН. С.198–211.
- Уранов А.А. 1975. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. н. № 2. С.7–34.
- Урбанавичус Г.П., Урбанавичене И.Н. 2004. Лишайники заповедников России // Современное состояние биологического разнообразия на заповедных территориях России. Вып.3. Лишайники и мохообразные. М.: Гриф и К°. С.5–243.
- Усольцев В.А. 2002. Фитомасса лесов Северной Евразии. Нормативы и элементы географии. Екатеринбург: УрО РАН. 763 с.
- Уткин А.И., Успенская И.М. 1967. Об угнетающем влиянии дуба на ель при ее восстановлении в производных дубравах // Лесоведение. № 1. С.34–45.
- Федорчук В.Н., Нешатаев В.Ю., Кузнецова М.Л. 2005. Лесные экосистемы северо-западных районов России: Типология, динамика, хозяйственные особенности. СПб. 382 с.
- Хлонов Ю.П. 2006. Липа сердцевидная – *Tilia cordata* Mill. // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. № 12. С.39–53.
- Холопова Л.Б. 1982. Динамика свойств почв в лесах Подмоскovie. М.: Наука. 120 с.
- Холопова Л.Б., Солнцева О.Н., Запрометова К.М. 1985. Особенности растительного покрова и свойств почвы через 10 лет после сплошной рубки древостоя // Общая биол. Т.46. № 3. С.401–408.
- Цинзерлинг Ю.Д. 1931. Геоботаническое районирование Ленинградской области и Карельской АССР и дальнейшие задачи изучения их растительного покрова // Матер. Ленинградск. чрезвычайной сессии АН СССР 25–30 XI 1931. Л.: Изд-во АН СССР. С.7–12.
- Цыганов Д.Н. 1983. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука. 197 с.
- Черепанов С.К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб.: Мир и семья. 992 с.

- Чернова Н.М. 1977. Экологические сукцессии при разложении растительных остатков. М.: Наука. 199 с.
- Чертов О.Г. 1981. Экология лесных земель. Почвенно-экологическое исследование лесных местообитаний. Л.: Наука. 192 с.
- Чертов О.Г., Комаров А.С. 1996. Имитационная модель динамики органического вещества почв // Вестн. СПб. ун-та. Сер.3. № 1(3). С.104–109.
- Чертов О.Г., Разумовский С.М. 1980. Об экологической направленности процессов развития почв // Журн. общ. биол. Т.41. № 3. С.386–396.
- Честных О.В., Лыжин В.А., Кокшарова А.В. 2007. Запасы углерода в подстилках лесов России // Лесоведение. № 6. С.114–121.
- Чистякова А.А. 1978. Большой жизненный цикл и фитоценотическая роль липы сердцевидной (*Tilia cordata* Mill.) в разных частях ареала. Дис. ... канд. биол. н. М. 256 с.
- Чистякова А.А. 1979. Большой жизненный цикл *Tilia cordata* Mill. // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.84. № 1. С.85–98.
- Чистякова А.А. 2017. Динамика популяций деревьев и горизонтальной структуры старовозрастного неморального широколиственного леса с доминированием *Quercus robur* и *Tilia cordata* (по результатам многолетнего мониторинга, Пензенская область) // Russian Journal of Ecosystem Ecology. Vol.2. No.4. DOI: 10.21685/2500-0578-2017-4-5
- Шаблий И.В. 1990. Формирование дубово-сосновых насаждений в условиях свежих судубрав Южной части Полесья и Северной Лесостепи. Автореф. дис. ... канд. биол. н. Киев. 25 с.
- Шанин В.Н. 2011. Имитационное моделирование динамики лесных экосистем при различных лесохозяйственных и климатических сценариях. Дис. ... канд. биол. н. Сыктывкар: ИБ Коми НЦ УрО РАН. 208 с.
- Шанин В.Н., Шашков М.П., Иванова Н.В., Быховец С.С., Грабарник П.Я. 2016. Модель конкуренции за свет в смешанных древостоях бореальной зоны // Матер. пятой Нац. конф. с межд. участием «Математическое моделирование в экологии», Пущино, 16–20 окт. 2017 г. Пущино: ИФХиБПП РАН. С.252–254.
- Шашков М.П. 2016. Популяционно-демографические подходы к изучению внутripочвенных дождевых червей в лесах Калужской области // Лесоведение. № 1. С.55–64.
- Швиденко А.З., Щепашенко Д.Г., Нильссон С., Булуй Ю.И. 2006. Таблицы и модели хода роста и продуктивности насаждений основных лесобразующих пород Северной Евразии (нормативно-справочные материалы). М.: Мин-во природных ресурсов РФ, Федеральное агентство лесного хозяйства, Межд. инст. прикладного системного анализа. 803 с.
- Швиденко А.И. 1980. Пихтовые леса Украины. Львов: Высшая школа. 192 с.
- Шевченко Н.Е., Кузнецова А.И., Тебенькова Д.Н., Смирнов В.Э., Гераськина А.П., Горнов А.В., Тихонова Е.В., Лукина Н.В. 2019 (в печати). Сукцессионная динамика запасов почвенного углерода и растительности хвойно-широколиственных лесов Северо-Западного Кавказа // Лесоведение.
- Шерстюков А.Б. 2017. Описание массива суточных данных о температуре почвы на глубинах до 320 см по метеорологическим станциям Российской Федерации; URL: <http://meteo.ru/data/164-soil-temperature#описание-массива-данных> (дата обращения: 05.07.2017).
- Шильцова Г.В. 1994. Влияние анизотропности лесных почв на формирование почвенной влаги // Структурно-функциональная организация лесных почв среднетаежной подзоны Карелии (на примере заповедника «Кивач»). Петрозаводск. С.38–50.
- Шильцова Г.В., Ласточкина В.Г. 1994. Режим влажности березовых лесов в заповеднике «Кивач» // Структурно-функциональная организация лесных почв среднетаежной подзоны Карелии (на примере заповедника «Кивач»). Петрозаводск. С.51–59.

- Шильцова Г.В., Ласточкина В.Г. 2006. Влияние полога соснового и березового леса на химический состав осадков в заповеднике «Кивач» // Тр. Карельск. научн. центра РАН. № 10. С.180–184.
- Широков А.И. 2004. Сукцессионные процессы в растительном покрове неморально-бореальных лесов на суглинистых субстратах (на примере южно-таежных лесов Нижегородского Заволжья) // О.В. Смирнова (ред.). Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. Кн.2. М.: Наука. С.118–125.
- Щепашенко Д.Г., Мухортов Л.В., Швиденко А.З., Ведрова Э.Ф. 2013. Запасы органического углерода в почвах России // Почвоведение. №. 2. С.123–123.
- Юрковская Т.К., Паянская-Гвоздева И.И. 1993. Широтная дифференциация растительности вдоль Российской-Финляндской границы // Бот. журн. Т.78. № 12. С.72–98.
- Юрковская Т.К. 1993. Растительный покров Карелии // Растительный мир Карелии и проблемы его охраны. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН. С.8–36.
- Adoption of the Paris agreement. 2015. Conference of the Parties Twenty-first session Paris, 30 November to 11 December 2015. FCCC/CP/2015/L.9/Rev.1 <https://unfccc.int/resource/docs/2015/cop21/eng/l09r01.pdf>
- Alban D.H., Berry E.C. 1994. Effects of earthworm invasion on morphology, carbon, and nitrogen of a forest soil // Appl. Soil Ecol. Vol.1. P.243–249.
- Ammer C., Stimm B., Mosandl R. 2008. Ontogenetic variation in the relative influence of light and belowground resources on European beech seedling growth // Tree Physiology. Vol.28. P.721–728.
- Angst S., Mueller C.W., Cajthaml T., Angst G., Lhotakova Z., Bartuska M., Spaldonova A., Frouz J. 2017. Stabilization of soil organic matter by earthworms is connected with physical protection rather than with chemical changes of organic matter // Geoderma. Vol.289. P.29–35.
- Atalay I. 1994. Vegetation Geography of Turkey. Izmir: Ege University Press. 158 p.
- Aubert M., Margerie P., Ernoult A., Decaëns T., Bureau F. 2006. Variability and heterogeneity of humus forms at stand level: comparison between pure beech and mixed beech-hornbeam forest // Annals of Forest Science. Vol.63. No.2. P.177–188.
- Augusto L., Ranger J., Binkley D., Rothe A. 2002. Impact of several common tree species of European temperate forests on soil fertility // Annals of Forest Science. Vol.59. P.233–253.
- Backes K., Leuschner C. 2000. Leaf water relations of competitive *Fagus sylvatica* and *Quercus petraea* trees during 4 years differing in soil drought // Canadian Journal of Forest Research. Vol.30. P.335–346.
- Bakker M.R., Turpault M.-P., Huet S., Nys. C. 2008. Root distribution of *Fagus sylvatica* in a chronosequence in western France // Journal of Forest Research. Vol.13. P.176–184.
- Bartlett E.M., Lewis D.H. 1971. Surface phosphatase activity of mycorrhizal roots of beech // Soil Biology and Biochemistry. Vol.5. P.249–257.
- Barton K. 2018. MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.42.1. <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>.
- Begon M., Harper J.L., Townsend C.R. 1986. Ecology: Individuals, Populations and Communities. Oxford: Blackwell Scientific Publications. 1068 p.
- Berg B. 2000. Litter decomposition and organic matter turnover in northern forest soils // For. Ecol. Manag. Vol.133. No.1–2. P.13–22.
- Berg B., Johansson M.-B., Nilsson A., Gundersen P., Norell L. 2009. Sequestration of carbon in humus layers in Swedish forests – direct measurements // Can. J. For. Res. Vol.39. No.5. P.962–975.
- Bhatti J., Chertov O., Komarov A. 2009. Influence of climate change, fire, insect and harvest on C dynamics for jack pine in central Canada: simulation approach with the EFIMOD model // Int. J. Clim. Change: Imp. Resp. Vol.1. No.3. P.43–61.

- Binkley D., Menyailo O. 2005. Gaining insights on the effects of tree species on soils // *Tree Species Effects on Soils: Implications for Global Change*, NATO Science Series IV: Earth and Environmental Sciences. Vol.55. P.1–16.
- Blanco J.A., González de Andrés E., San Emeterio L., Lo Y.H. 2015. Modelling mixed forest stands: methodological challenges and approaches // S. Lek, Y.S. Park, C. Baehr, S.E. Jørgensen (eds.). *Advanced modelling techniques studying global changes in environmental sciences*. Amsterdam: Elsevier. P.187–213.
- Bobbink R., Hicks K., Galloway J., Spranger T., Alkemade R., Ashmore M., Bustamante M., Corderby S., Davidson E., Dentener F., Emmett B., Erisman J.-W., Fenn M., Gilliam F., Nordin A., Pardo L., de Vries W. 2010. Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: a synthesis // *Ecol. Appl.* Vol.20. No.1. P.30–59.
- Bohlen P.J., Pelletier D.M., Groffman P.M., Fahey T.J., Fisk M.C. 2004. Influence of earthworm invasion on redistribution and retention of soil carbon and nitrogen in northern temperate forests // *Ecosystems*. Vol.7. P.13–27.
- Bödeker I., Clemmensen K.E., de Boer W., Martin F., Olson A., Lindahl B.D. 2014. Ectomycorrhizal *Cortinarius* species participate in enzymatic oxidation of humus in northern forest ecosystems // *New Phytologist*. Vol.203. P.245–256.
- Brazhnik K., Hanley C., Shugart H.H. 2017. Simulating changes in fires and ecology of the 21st century Eurasian boreal forests of Siberia // *Forests*. Vol.8. No.2. P.49.
- Cajander A.K. 1926. The theory of forest types // *Acta For. Fenn.* Vol.29. No.3. P.1–108.
- Cajander A.K. 1949. Forest types and their significance // *Acta Forestalia Fennica*. Vol.56. P.1–71.
- Callesen I., Liski J., Raulund-Rasmussen K., Olsson M.T., Tau-Strand L., Vesterdal L., Westman C.J. 2003. Soil carbon stores in Nordic well-drained forest soils — relationships with climate and texture class // *Global Change Biology*. No.9. P.358–370.
- Camino Serrano M., Graf Pannatier E., Vicca S., Luyssaert S., Jonard M., Ciais P., & Waldner P. 2016. Trends in soil solution dissolved organic carbon (DOC) concentrations across European forests // *Biogeosciences*. Vol.13. P.5567–5585.
- Cansaran A., Yildirim C., Yalcin E. 2012. An overview of the floristical, phytosociological and phytocological structure of Turkish Eastern Beech (*Fagus orientalis*) forests // *Biological Diversity and Conservation*. Vol.5/1. P.78–89.
- Cesarz S., Fahrenholz N., Migge-Kleian S., Platner C., Schaefer M. 2007. Earthworm communities in relation to tree diversity in a deciduous forest // *European Journal of Soil Biology*. Vol.43. P.61–67.
- Chertov O., Bhatti J.S., Komarov A., Mikhailov A., Bykhovets S. 2009. Influence of climate change, fire and harvest on the carbon dynamics of black spruce in Central Canada // *For. Ecol. Manag.* Vol.257. No.3. P.941–950.
- Chertov O., Komarov A., Mikhailov A., Andrienko G., Andrienko N., Gatalsky P. 2005. Geovisualization of forest simulation modelling results: a case study of carbon sequestration and biodiversity // *Comput. Electron. Agr.* Vol.49. No.1. P.175–191.
- Chertov O., Komarov A., Shaw C., Bykhovets S., Frolov P., Shanin V., Grabarnik P., Pripulina I., Zubkova E., Shashkov M. 2017a. Romul_Hum – A model of soil organic matter formation coupling with soil biota activity. II. Parameterisation of the soil food web biota activity // *Ecol. Model.* Vol.345. P.125–139.
- Chertov O., Shaw C., Shashkov M., Komarov A., Bykhovets S., Shanin V., Grabarnik P., Frolov P., Kalinina O., Pripulina I., Zubkova E. 2017b. Romul_Hum model of soil organic matter formation coupled with soil biota activity. III. Parameterisation of earthworm activity // *Ecol. Model.* Vol.345. P.140–149.
- Chertov O.G., Komarov A.S., Nadporozhskaya M.A., Bykhovets S.S., Zudin S.L. 2001. ROMUL – a model of forest soil organic matter dynamics as a substantial tool for forest ecosystem modeling // *Ecol. Model.* Vol.138. No.1–3. P.289–308.

- Chertov O.G., Komarov A.S., Tsiplianovsky A.V. 1999. A combined simulation model of Scots pine, Norway spruce and Silver birch ecosystems in European boreal zone // For. Ecol. Manag. Vol.116. No.1–3. P.189–206.
- Chmelar J. 1959. Vyznam intensity a spektralnõho slozeni svetlapro vyvoj semenackau jedle (*Abies alba* Mill.) // Prir. Cas. Vol.20. No.1. P.59–82.
- Chudomelová M., Hédli R., Zouhar V., Szabó P. 2017. Open oakwoods facing modern threats: Will they survive the next fifty years? // Biological Conservation. Vol.210. P.163–173.
- Chumachenko S.I., Korotkov V.N., Palenova M.M., Politov D.V. 2003. Simulation modelling of long-term stand dynamics at different scenarios of forest management for coniferous–broad-leaved forests // Ecol. Model. Vol.170. No.2–3. P.345–361.
- Chytrý M. 2013. Vegetation of the Czech Republic 4. Forest and Scrub Vegetation. Praha: Academia. 551 p.
- Clemmensen K.E., Bahr A., Ovaskainen O., Dahlberg A., Ekblad A., Wallander H., Lindahl B.D. 2013. Roots and associated fungi drive long-term carbon sequestration in boreal forest // Science. Vol. 339. No.6127. P.1615–1618.
- Clemmensen K.E., Finlay R.D., Dahlberg A., Stenlid J., Wardle D.A., Lindahl B.D. 2015. Carbon sequestration is related to mycorrhizal fungal community shifts during long-term succession in boreal forests // New Phytologist. Vol.205. No.4. P.1525–1536.
- Côté I.M., Darling E.S., Brown C.J. 2016. Interactions among ecosystem stressors and their importance in conservation // Proc. Roy. Soc. B. Vol.283. No.1284: 20152592.
- Datta R., Kelkar A., Baraniya D., Molaei A., Moulick A., Swaroop Meena R., Formanek P. 2017. Enzymatic degradation of lignin in soil: A review // Sustainability. Vol.9. No.7.
- Dawud S.M., Raulund-Rasmussen K., Domisch T., Finer L., Jaroszewicz B., Vesterdal L. 2016. Is Tree Species Diversity or Species Identity the More Important Driver of Soil Carbon Stocks, C/N Ratio, and pH? // Ecosystems. Vol.19. Iss.4. P.645–660. DOI: 10.1007/s10021-016-9958-1
- De Jaegere T., Hein S., Claessens H. 2016. A Review of the Characteristics of Small-Leaved Lime (*Tilia cordata* Mill.) and Their Implications for Silviculture in a Changing Climate // Forests. Vol.7. No.56. DOI: 10.3390/f7030056
- De Wit H.A., Kvindesland S. 1999. Carbon stocks in Norwegian forest soils and effects of forest management on carbon storage // Rapport fra skogforskningen. Supplement 14. 52 p.
- Degen T. 2001. Contribution a l'Etude de la Biodiversite dans une Hetraie Naturelle en Roumanie, et a l'Etude des Relations Existant Entre celleci et la Structure de la Foret. Memoire de fin d'étude, Unite des Eaux et Forets, Faculte des Sciences Agronomiques. 236 p.
- Demarcke M., Müller J.-F., Schoon N., Van Langenhove H., Dewulf J., Joo E., Steppe K., Simpraga M., Heinesch B., Aubinet M., Amelynck C. 2010. History effect of light and temperature on monoterpenoid emissions from *Fagus sylvatica* L. // Atmospheric Environment. Vol.44. P.3261–3268.
- Denk T., Grimm G., Stogerer K., Langer M., Hemleben V. 2002. The evolutionary history of *Fagus* in western Eurasia: evidence from genes, morphology and the fossil record // Plant Systematics and Evolution. Vol.232. P.213–236.
- Dobrowolska D. 1998. Structure of silver fir (*Abies alba* Mill.) natural regeneration in the «Jata» reserve in Poland // For. Ecol. Manag. Vol.110. P.237–247.
- Ellenberg H. 1974. Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas. Gottingen: Goltze. 97 S.
- Ellenberg H. 1996. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. 5. Aufl. Ulmer. Stuttgart. 1096 S.
- Ellenberg H. 2009. Vegetation Ecology of Central Europe. Cambridge University Press. 1028 p.
- Ellenberg H., Weber H., Dull R., Wirth V., Werner W., Paulsen D. 1991. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa [Indicator values of plants in Central Europe] // Scripta Geobotanics. Vol.18. Gottingen: Verlag Erich Goltze KG. 248 S.

- Evstigneev O.I., Korotkov V.N. 2016. Ontogenetic stages of trees: an overview // *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. Vol.1. No.2. P.1–31.
- Evstigneev O.I., Korotkov V.N. 2016. Pine Forest Succession on Sandy Ridges within Outwash Plain (Sandur) in Nerussa-Desna Polesie // *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. Vol.1. No.3. P.1–18.
- Forest condition in Europe: 2011 technical report of ICP Forests and FutMon. Work Report of the Institute for World Forestry. 2011. / ICP Forests: Hamburg. 212 p.
- Framstad E, Wit H., Mäkipää R., Larjavaara M., Vesterdal L., Karlton E. 2013. Biodiversity, carbon storage and dynamics of old northern forests. Copenhagen: Nordic Council of Ministers. 130 p.
- Frank D., Klotz S. 1990. Biologisch-ökologische Daten zur Flora der DDR // *Wissenschaftliche Beiträge Martin-Luther-University Halle-Wittenberg*. Bd.32. S.1–167.
- Frolov P., Shanin V., Zubkova E. 2016. CAMPUS – lattice model of population dynamics of herbs and dwarf shrubs // *Abstracts of 2016 IEEE International Conference on Functional-Structural Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Applications*, Qingdao, 7–11 November 2016. P.16.
- Fujisaki K., Chapuis-Lardy L., Albrecht A., Razafimbelo T., Chotte J. L., Chevallier T. 2018. Data synthesis of carbon distribution in particle size fractions of tropical soils: Implications for soil carbon storage potential in croplands // *Geoderma*. No.313. P.41–51.
- Gartner S., Reif A., Xystrakis F., Sayer U., Bendagha N., Matzarakis A. 2008. The drought tolerance limit of *Fagus sylvatica* forest on limestone in southwestern Germany // *Journal of Vegetation Science*. Vol.19. P.757–768.
- Gauss M., Nyíri Á., Benedictow A., Klein H. 2016. Transboundary air pollution by main pollutants (S, N, O₃) and PM. Russian Federation in the extended EMEP domain. MSC-W Data Note 1/2016; online at: http://emep.int/publ/reports/2016/Country_Reports/report_RUE.pdf. (accessed May 12, 2018).
- Gebauer T. 2010. Water turnover in species-rich and species-poor deciduous forests: xylem sap flow and canopy transpiration. PhD thesis. Göttingen: University of Göttingen. 128 p.
- Gielen B., Neirynck J., Luyssaert S., Janssens I. A. 2011. The importance of dissolved organic carbon fluxes for the carbon balance of a temperate Scots pine forest // *Agricultural and Forest Meteorology*. Vol.151. No.3. P.270–278.
- Gils H., Odoi J.O., Andrisano T. 2010. From monospecific to mixed forest after fire? An early forecast for the montane belt of Majella, Italy // *Forest Ecology and Management*. Vol.259. P.433–439.
- Gleixner G. 2013. Soil organic matter dynamics: a biological perspective derived from the use of compound-specific isotopes studies // *Ecological Research*. Vol.28. No.5. P.683–695.
- Graaff M.A., Jastrow J.D., Gillette S., Johns A., Wulschleger S.D. 2014. Differential priming of soil carbon driven by soil depth and root impacts on carbon availability // *Soil Biology and Biochemistry*. Vol.69. P.147–156.
- Grime J.P. 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. Copenhagen: John Wiley and Sons. 256 p.
- Grime J.P. 2001. *Plant Strategies, Vegetation Processes and Ecosystem Properties*, 2nd ed. Copenhagen: John Wiley and Sons. 158 p.
- Grime J.P., Hodgson J.G., Hunt R. 2002. *Comparative Plant Ecology: a Functional Approach to Common British Species*. Dalbeattie: Castlepoint Press. 523 p.
- Harley J.J., Harley E.L. 1987. A check-list of mycorrhiza in the British Flora // *New Phytologist*. Vol.105. P.1–102.
- Harley J.L. 1978. Ectomycorrhizas as nutrient absorbing organs // *Proceedings of the Royal Society*. Vol.203. P.1–21.

- Hättenschwiler S. 2005. Effects of tree species diversity on litter quality and decomposition // M. Scherer-Lorenzen, C. Köhler, E.-D. Schulze (eds.) *Forest diversity and function: temperate and boreal systems*. Ecological Studies. Heidelberg: Springer. Vol.176. P.149–164.
- Helliwell D.R. 2012. Plant growth and daylight in woodland; the role of diffuse and direct sunlight. *Quarterly Journal of Forestry*. Vol.106. P.37–42.
- Högberg P. 2012. What is the quantitative relation between nitrogen deposition and forest carbon sequestration? // *Glob. Change Biol.* Vol.18. No.1. P.1–2.
- Hotanen J.-P., Nousiainen H., Mäkipää R., Reinikainen A., Tonteri T. 2008. Metsätyypit – opas kasvupaikkojen luokitteluun [Forest types – guide to the classification of habitats]. Helsinki: Metsäkustannus. 182 p. [In Finnish]
- Hrenko M., Stupar B., Grebenc T., Kraigher H. 2010. Mycobioindication method simplified: *Sclerotia of Cenococcum geophilum* Fr. as indicators of stress in forest soils // 7th ISRR Symposium root research and applications. Institute of Hydraulics and Rural Water Management. Vienna. 116 p.
- Husson F., Le S., Pagès J. 2017. Exploratory multivariate analysis by example using R. 2nd ed. Chapman & Hall/CRC. 248 p.
- Hyvönen R., Perrson T., Andersson S., Olsson B., Ågren G.I., Linder S. 2008. Impact of long-term nitrogen addition on carbon stocks in trees and soils in northern Europe // *Biogeochemistry*. Vol.89. No.1. P.121–137.
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A., Abolina A., Akatova T.V., Baisheva E.Z., Bardunov L.V., Baryakina E.A., Belkina O.A., Bezgodov A.G., Boychuk M.A., Cherdantseva V.Ya., Czernyadjeva I.V., Doroshina G.Ya., Dyachenko A.P., Fedosov V.E., Goldberg I.L., Ivanova E.I., Jukoniene I., Kannukene L., Kazanovsky S.G., Kharzinov Z.Kh., Kurbatova L.E., Maksimov A.I., Mamatkulov U.K., Manakyan V.A., Maslovsky O.M., Napreenko M.G., Otnyukova T.N., Partyka L.Ya., Pisarenko O.Yu., Popova N.N., Rykovsky G.F., Tubanova D.Ya., Zheleznova G.V., Zolotov V.I. 2006. The checklist of mosses of East Europe and North Asia // *Arctoa*. Vol.15. P.1–130.
- Ignesti S., Paci M. 1989. Studi sulla rinnovazione dell'abete bianco nella foresta di Vallombrosa // *Ann. Accad. Itall. Scien. For.* Vol.38. P.541–584.
- Ilvessalo Y., Ilvessalo M. 1975. Suomen metsätyypit metsiköiden luontaisen kehitys- ja puuntuottokyvyn valossa [The forest types of Finland in the light of natural development and yield capacity of forest stands] // *Acta For. Fenn.* Vol.144. P.1–101 [in Finnish].
- IPCC. 2013. Climate Change: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change // T.F. Stocker, D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex, P.M. Midgley (eds.). Cambridge: Cambridge University Press. 1535 p.
- IPCC. 2014. Climate Change: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change // Core Writing Team, R.K. Pachauri, L.A. Meyer (eds.). Geneva: IPCC. 151 p.
- Isachenko G. A. 2004. The landscape of the Karelian Isthmus and its imagery since 1944 // *Fennia – International Journal of Geography*. Vol.182. No.1. P.47–59.
- Isoda K., Shiraishi S., Kisanuki H. 2000. Classifying *Abies* Species (Pinaceae) Based on the Sequence Variation of a Tandemly Repeated Array Found in the Chloroplast DNA trnL and trnF Intergenic Spacer // *Silvae Genetica*. Vol.49. No.3. P.256–276.
- Jacob M., Weland N., Platner C., Schaefer M., Leuschner C., Thomas F.M. 2009. Nutrient release from decomposing leaf litter of temperate deciduous forest trees along a gradient of increasing tree species diversity // *Soil Biology and Biochemistry*. Vol.41. No.10. P.2122–2130.
- Janssens I.A., Dieleman W., Luyssaert S., Subke J.-A., Reichstein M., Ceulemans R., Ciais P., Dolman A.J., Grace J., Matteucci G., Papale D., Piao S.L., Schulze E.-D., Tang J., Law B.E. 2010. Reduction of forest soil respiration in response to nitrogen deposition // *Nat. Geosci.* Vol.3. P.315–322.

- Jaworski A., Kolodziej Z.B., Porada K. 2002. Structure and dynamics of stands of primeval character in selected areas of the Bieszczady National Park // *Journal of Forest Science*. Vol.48. P.185–201.
- Jaworski A., Zarzycki K. 1983. *Ekologia // Jodla pospolita (Abies alba Mill.)*. Warszawa-Poznan. P.317–430.
- Johnson D.W., Curtis P.S. 2001. Effects of forest management on soil C and N storage: meta analysis // *For. Ecol. Manag.* Vol.140. No.2–3. P.227–238.
- Johnson O. 2006. *Collins Tree Guide*. 464 p.
- Johnson E.A., Miyanishi K. 2008. Testing the Assumptions of Chronosequences in Succession // *Ecology Letters*. Vol.11. P.419–431.
- Jonsson M., Wardle D.A. 2010. Structural equation modelling reveals plant-community drivers of carbon storage in boreal forest ecosystems // *Biol Lett.* Vol.23. No.6(1). P.116–119. DOI: 10.1098/rsbl.2009.0613
- Kahle H.-P., Karjalainen T., Schuck A., Ågren G.I., Kellomäki S., Mellert K., Prietzel J., Rehfuess K.-E., Spiecker H. 2008. Causes and consequences of forest growth trends in Europe – Results of the RECOGNITION Project. Leiden: Brill Academic Publishers. 262 p.
- Karadzic B. 2018. Beech forests (order Fagetalia sylvaticae Pawlowski 1928) in Serbia // *Botanica Serbica*. Vol.42. No.1. P.91–107.
- Kecher P., Gebauer T., Horna V., Leuschner C. 2009. Leaf water status and stem xylem flux in relation to soil drought in five temperate broad-leaved tree species with contrasting water use strategies // *Annals of Forest Science*. Vol.66. Article 101. P.101–115.
- Kellomäki S., Peltola H., Nuutinen T., Korhonen K.T., Strandman H. 2008. Sensitivity of managed boreal forests in Finland to climate change, with implications for adaptive management // *Philos. T. Roy. Soc. B*. Vol.363. No.1501. P.2341–2351.
- Kelty M.J. 1992. Comparative productivity of monocultures and mixed species stands // M.J. Kelty (ed.). *The ecology of mixed species forests*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. P.125–141.
- Kelty M.J. 2006. The role of species mixtures in plantation forestry // *For. Ecol. Manag.* Vol.233. No.2–3. P.195–204.
- Kenina L., Elferts D., Baders E., Jansons A. 2018. Carbon Pools in a Hemiboreal Over-Mature Norway Spruce Stands // *Forests*. Vol.9. No.7. P.435.
- Kennedy C.E.J., Southwood T.R.E. 1984. The number of species of insects associated with British trees: a re-analysis // *Journal of Animal Ecology*. Vol.53. P.455–478.
- Knorr M., Frey S.D., Curtis P.S. 2005. Nitrogen additions and litter decomposition: A meta-analysis // *Ecology*. Vol.86. No.12. P.3252–3257.
- Knutti R. 2014a. IPCC Working Group I AR5 snapshot: The historical experiment. World Data Center for Climate (WDCC) at DKRZ; online at: <https://doi.org/10.1594/WDCC/ETHhi> (accessed May 12, 2018).
- Knutti R. 2014b. IPCC Working Group I AR5 snapshot: The rcp26 experiment. World Data Center for Climate (WDCC) at DKRZ; online at: <https://doi.org/10.1594/WDCC/ETHr2> (accessed May 12, 2018).
- Knutti R. 2014c. IPCC Working Group I AR5 snapshot: The rcp45 experiment. World Data Center for Climate (WDCC) at DKRZ; online at: <https://doi.org/10.1594/WDCC/ETHr4> (accessed May 12, 2018).
- Knutti R. 2014d. IPCC Working Group I AR5 snapshot: The rcp60 experiment. World Data Center for Climate (WDCC) at DKRZ; online at: <https://doi.org/10.1594/WDCC/ETHr6> (accessed May 12, 2018).
- Knutti R. 2014e. IPCC Working Group I AR5 snapshot: The rcp85 experiment. World Data Center for Climate (WDCC) at DKRZ; online at: <https://doi.org/10.1594/WDCC/ETHr8> (accessed May 12, 2018).

- Komarov A., Chertov O., Bykhovets S., Shaw C., Nadporozhskaya M., Frolov P., Shashkov M., Shanin V., Grabarnik P., Pripulina I., Zubkova E. 2017. Romul_Hum model of soil organic matter formation coupled with soil biota activity. I. Problem formulation, model description, and testing // *Ecol. Model.* Vol.345. P.113–124.
- Komarov A.S., Chertov O.G., Zudin S.L., Nadporozhskaya M.A., Mikhailov A.V., Bykhovets S.S., Zudina E.V., Zoubkova E.V. 2003. EFIMOD 2 – a model of growth and cycling of elements in boreal forest ecosystems // *Ecol. Model.* Vol.170. No.2–3. P. 373–392.
- Komatsu H., Kume T., Otsuki K. 2011. Increasing annual runoff – broadleaf or coniferous forests? // *Hydrological processes.* Vol.25. No.2. P.302–318.
- Komatsu H., Tanaka N., Kume T. 2007. Do coniferous forests evaporate more water than broad-leaved forests in Japan? // *Journal of Hydrology.* Vol.336. No.3–4. P.361–375.
- Konstantinova N.A., Bakalin V.A., Andrejeva E.N., Bezgodov A.G., Borovichev E.A., Dulin M.V., Mamontov Yu.S. 2009. Checklist of liverworts (Marchantiophyta) of Russia // *Arctoa.* Vol.18. P.1–63.
- Kooch Y., Jalilvand H. 2008. Earthworms as ecosystem engineers and the most important detritivores in forest soils // *Pakistan Journal of Biological Sciences.* Vol.11. No.6. P.819–825.
- Kooch Y., Samadzadeh B., Hosseini S.M. 2017. The effects of broad-leaved tree species on litter quality and soil properties in a plain forest stand // *Catena.* Vol.150. P.223–229.
- Kooijman A.M., Martinez-Hernandez G.B. 2009. Effects of litter quality and parent material on organic matter characteristics and N-dynamics in Luxembourg beech and hornbeam forests // *Forest ecology and management.* Vol.257. No.8. P.1732–1739.
- Kosir P. 2012. Plant Biosystems // *An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology.* Vol.147. 84 p.
- Kowalski S. 1980. *Cylindrocarpon destructans* (Zins.) Scholt., sprawca zamierania samosiewu jodowy (*Abies alba* Mill.) w niektórych drzewostanach gorskich południowej Polski // *Acta Agr. et Silv.* Vol.19. P.57–73.
- Kramer I. 2009. Rainfall partitioning and soil water dynamics along a tree species diversity gradient in a deciduous old-growth forest in Central Germany. Diplom Landschaftsökologin und MSc Environmental Sciences. Rostock. 162 p.
- Krämer I. 2009. Rainfall partitioning and soil water dynamics along a tree species diversity gradient in a deciduous old-growth forest in Central Germany. PhD thesis. Göttingen: University of Göttingen. 162 p.
- Kurz W.A., Dymond C.C., White T.M., Stinson G., Shaw C.H., Rampley G.J., Smyth C., Simpson B.N., Neilson E.T., Trofymow J.A., Metsaranta J., Apps M.J. 2009. CBM-CFS3: A model of carbon-dynamics in forestry and land-use change implementing IPCC standards // *Ecol. Model.* Vol.220. No.4. P.480–504.
- Kwiatkowska A.J., Spalik K., Michalak E., Palinska A., Panufnik D. 2008. Influence of the size and density of *Carpinus betulus* on the spatial distribution and rate of deletion of forest-floor species in thermophilous oak forest // *Plant Ecology.* Vol.129. P.1–10.
- Landolt E. 1977. *Okologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora* // Zurich: Veroff. Geobot. Inst. ETH. Bd.64. S.1–208.
- Landolt E., Baumler B., Erhardt A., Hegg O., Klotzli F., Lammler W., Nobis M., Rudmann-Maurer K., Schweingruber F.H., Theurillat J.-P., Urmi E., Vust M., Wohlgemuth T. 2010. *Flora indicativa – Okologische Zeiterwerte und biologische Kennzeichen zur Flora der Schweiz und der Alpen.* 2nd ed. 378 S.
- Langenbruch C. 2012. Effects of nutrient cycling through litter of different broadleaved deciduous tree species on soil biochemical properties and the dynamics of carbon and nitrogen in soil. PhD thesis. University of Göttingen. Göttingen. 93 p.

- Langenbruch C., Helfrich M., Flessa H. 2012. Effects of beech (*Fagus sylvatica*), ash (*Fraxinus excelsior*) and lime (*Tilia spec.*) on soil chemical properties in a mixed deciduous forest // Plant and Soil. Vol.352. No.1–2. P.389–403. DOI: 10.1007/s11104-011-1004-7
- Lavelle P., Martin A. 1992. Small-scale and large-scale effects of endogeic earthworms on soil organic matter dynamics in soils of the humid tropics // Soil Biology and Biochemistry. Vol.24. No.12. P.1491–1498.
- Le Bayon R.C., Bullinger-Weber G., Schomburg A., Turberg P., Schlaepfer R., Guenat C. 2017. Earthworms as ecosystem engineers: a review // C.G. Horton (ed.). Earthworms: Types, Roles and Research. New York: Nova Science Publishers. P.129–178.
- Le S., Josse J., Husson F. 2008. FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis // Journal of Statistical Software. Vol.25. No.1. P.1–18.
- Lee K.E. 1985. Earthworms. Their ecology and relationships with soils and land use. New York: Academic press. P.211–221.
- Lewis S.L., Lopez-Gonzalez G., Sonké B., Affum-Baffoe K., Baker T.R., Ojo L.O., Phillips O.L., Reitsma J.M., White L., Comiskey J.A., Djuikouo K.M.-N., Feldpausch T.R., Hamilton A.C., Gloor M., Hart T., Hladik A., Lloyd J., Lovett J.C., Makana J.-R., Malhi Y., Mbago F.M., Ndangalasi H.J., Peacock J., Peh K. S.H., Sheil D., Sunderland T., Swaine M.D., Taplin J., Taylor D., Thomas S.C., Votere R., Wöll H. 2009. Increasing carbon storage in intact African tropical forests // Nature. Vol.457. P.1003–1006.
- Lexer M.J., Hönninger K. 2001. A modified 3D-patch model for spatially explicit simulation of vegetation composition in heterogeneous landscapes // For. Ecol. Manag. Vol.144. No.1–3. P.43–65
- Liu G., Du S., Peng S., Wang G. 2013. Rainfall Interception in Two Contrasting Forest Types in the Mount Gongga Area of Eastern Tibet, China // Hydrology Current Research. Vol.4. No.161. DOI: 10.4172/2157-7587.1000161
- Lobuglio K. F. 1999. Ectomycorrhizal fungi: key genera in profile. Berlin: Springer-Verlag. P.287–309.
- Lopatin E., Kolström T., Spiecker H. 2006. Determination of forest growth trends in Komi Republic (north-west Russia): combination of tree-ring analysis and remote sensing data // Boreal Environ. Res. Vol.11. No.5. P.341–353.
- Lubbers I.M., Puleman M.M., Van Groenigen J.W. 2017. Can earthworms simultaneously enhance decomposition and stabilization of plant residue carbon? // Soil Biology and Biochemistry. Vol.105. P.12–24.
- Lukina N.V., Orlova M.A., Gornov A.V., Kuznetsov P.V., Knyazeva S.V., Smirnov V.E., Isaeva L.G. 2013. Assessment of sustainable forest management criteria using indicators of the international programme ICP Forests // Contemporary Problems of Ecology. Vol.6. No.7. P.734–745.
- Lukina N.V., Orlova M.A., Steinnes E., Artemkina N.A., Gorbacheva T.T., Smirnov V.E., Belova E.A. 2017. Mass-loss rates from decomposition of plant residues in spruce forests near the northern tree line subject to strong air pollution // Environ. Sci. Pollut. Res. Vol.24. No.24. P.19874–19887.
- Luyssaert S., Schulze E.D., Börner A., Knohl A., Hessenmöller D., Law B.E., Ciais P., Grace J. 2008. Old-growth forests as global carbon sinks // Nature. Vol.455. P.213–215.
- Makeschin F. 1997. Earthworms (Lumbricidae: Oligochaeta): Important promoters of soil development and soil fertility // G. Benckiser (ed.). Fauna in soil ecosystems. Recycling processes, nutrient fluxes and agricultural production. Florida: CRC Press. P.173–223.
- Marinsek A., Silc U., Cami A. 2013. Geographical and ecological differentiation of *Fagus* forest vegetation in SE Europe // Applied Vegetation Science. Vol.16. P.131–147.
- McClagherty C.A., Berg B. 1987. Cellulose, lignin and nitrogen levels as rate-regulatory factors in late stages of forest litter decomposition // Pedobiologia. Vol.30. P.101–112.
- Mendel O. 1969. Vplyv vymladkoveho hraboveho porostu na mnozstvo nameranych dozdrovych zrazok // Vodohospod. casop. Vol.17. No.3. P.37.

- Merino A., Real C., Alvarez-Gonzalez J.G., Rodríguez-Guitián M.A. 2007. Forest structure and C stocks in natural *Fagus sylvatica* forest in southern Europe: the effects of past management // *Forest Ecology and Management*. Vol.250. P.206–214.
- Messier C., Bellefleur P. 1985. Light quantity and quality on the forest floor of pioneer and climax stages in a birch-beech-sugar maple stand // *Can. J. For. Res.* Vol.18. P.615–622.
- Meusel H., Jäger E. (Hrsg.). 1998. Vergleichende Chorologie der Zentraleuropäischen Flora. Jena. Band I, II, III. 289 S.
- Miquelajauregui Y., Cumming S.G., Gauthier S. 2016. Modelling variable fire severity in boreal forests: effects of fire intensity and stand structure // *PLoS ONE*. Vol.11. No.2: e0150073.
- Misir M., Misir N., Erkut S. 2012. Estimations of Total Ecosystem Biomass and Carbon Storage for Fir (*Abies nordmanniana* S. subsp. *bornmülleriana* (Mattf.)) Forests (Western Black Sea Region) // *Journal of Forestry Faculty. Special Issue*. P.60–64.
- Morin X., Fahse L., Scherer-Lorenzen M., Bugmann H. 2011. Tree species richness promotes productivity in temperate forests through strong complementarity between species // *Ecol Lett.* Vol.14. No.12. P.1211–1219.
- Muukkonen P., Takala T., Virtanen T. 2009. Differences in the forest landscape structure along the Finnish–Russian border in southern Karelia // *Scandinavian journal of forest research*. Vol.24. No.2. P.140–148.
- Myneni R.B., Keeling C.J., Tucker C., Asrar G., Nemani R.R. 1997. Increased plant growth in the northern high latitudes from 1981 to 1991 // *Nature*. Vol.386. P.698–702.
- Nagel T.A., Svoboda M., Rugani T., Diaci J. 2010. Gap regeneration and replacement patterns in an old-growth *Fagus-Abies* forest of Bosnia-Herzegovina // *Plant of Ecology*. Vol.208. P.307–318.
- Niedzialkowski W. 1938. Monografia fitogeograficzno-lesna rezerwatow w Nadlesnictwie Panstwowem Lukow ze szczegolnym uwzglednieniem stosunkow typologicznych. Warszawa. 274 p.
- Nisbet T. R. 2005. Water use by trees. Forestry Commission. Edinburgh. P.1–8.
- Odum E.P. 1969. The Strategy of Ecosystem Development // *Science*. Vol.164. Iss.3877. P.262–270. DOI: 10.1126/science.164.3877.262
- Ohlson O., Brown K.J., Birks H.J.B., Grytnes J.-A., Hornberg G., Niklasson M., Seppä H., Bradshaw R.H.W. 2011. Invasion of Norway spruce *Picea abies* diversifies the fire regime in boreal European forests // *J. Ecol.* Vol.99. P.395–403.
- Orlova M.A., Likina N.V., Smirnov V.E., Artyomkina N.A. 2016. The influence of spruce on acidity and nutrient content in soils of Northern Taiga dwarf shrub – green moss spruce forests // *Eurasian Soil Sci.* Vol.49. No.11. P.1276–1287.
- Packham J.R., Thomas P.A., Atkinson M.D., Degen T. 2012. Biological Flora of the British Isles: *Fagus sylvatica* // *Journal of Ecology*. Vol.100. P.1557–1608.
- Palosuo T., Peltoniemi M., Mikhailov A.V., Komarov A.S., Faubert P., Thürig E., Lindner M. 2008. Projecting effects of intensified biomass extraction with alternative modelling approaches // *For. Ecol. Manag.* Vol.255. No.5–6. P.1423–1433.
- Paridari I.C., Jalali S.G., Sonboli A., Zarafshar M., Bruschi P. 2013. Leaf macro- and micro-morphological altitudinal variability of *Carpinus betulus* in the Hyrcanian forest (Iran) // *Journal of Forest Research*. Vol.24. P.301–307.
- Pawłowski B., Medwecka-Kornas A., Kornas J. 1966. Review of terrestrial and fresh-water plant communities // W. Szafer (ed.). *The Vegetation of Poland*. P.241–534.
- Peeling E., Tucker A. 2007. Making time: pseudo time-series for the temporal analysis of cross section data // M.R. Berthold, J. Shawe-Taylor, N. Lavrac (eds.). *Advances in intelligent data analysis*. Vol.4723. P.184–194.
- Petrakis P.V., Spanos K., Feest A., Daskalakou E. 2011. Phenols in leaves and bark of *Fagus sylvatica* as determinants of insect occurrences. *International Journal of Molecular Sciences*. Vol.12. P.2769–2782.

- Petritan A., Lupke B., Petrian I. 2010. A comparative analysis of foliar chemical composition and leaf construction costs of beech (*Fagus sylvatica* L.), sycamore maple (*Acer pseudoplatanus* L.) and ash (*Fraxinus excelsior* L.) saplings along a light gradient // *Annals of Forest Science*. Vol.67. No.6. P.610.
- Pigott C.D. 1975. Natural regeneration of *Tilia cordata* in relation to forest-structure in the forest of Białowieża, Poland // *Phil. Trans. R. Soc. London Ser. B*. Vol.270. No.904. P.151–179.
- Piñeiro G., Perelman S., Guerschman J.P., Paruelo J.M. 2008. How to evaluate models: observed vs. predicted or predicted vs. observed? // *Ecol. Model.* Vol.216. No.3–4. P.316–322.
- Piovesan G., Di Filippo A., Alessandrini A., Biondi F., Schirone B. 2005. Structure, dynamics and dendrochronology of an old-growth *Fagus* forest in the Appennines // *Journal of Vegetation Science*. Vol.16. P.13–28.
- Pizl V. 1992. Succession of earthworm population in abandoned fields // *Soil Biol. Biochem.* Vol.24. P.1623–1628.
- Pizl V. 2001. Earthworm succession in afforested colliery spoil heaps in the Sokolov Region, Czech Republic // *Restoration Ecology*. Vol.9. No.4. P.359–364.
- Porte A., Bartelink H.H. 2002. Modelling mixed forest growth: a review of models for forest management // *Ecol. Model.* Vol.150. No.1–2. P.141–188.
- Praciak A., et al. 2013. The CABI encyclopedia of forest trees. CABI. Oxfordshire. 523 p.
- Prescott C.E. 1995. Does nitrogen availability control rates of litter decomposition in forests? // *Plant Soil*. Vol.168. No.1. P.83–88.
- Pretzsch H., Block J., Dieler J., Dong P.H., Kohnle U., Nagel J., Spellmann H., Zingg A. 2010. Comparison between the productivity of pure and mixed stands of Norway spruce and European beech along an ecological gradient // *Ann. For. Sci.* Vol.67. No.712. P.1–12.
- Pretzsch H., Dieler J. 2011. The dependency of the size-growth relationship of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* [L.]) in forest stands on long-term site conditions, drought events, and ozone stress // *Tree*. Vol.25. P.355–369.
- Pretzsch H., Forrester D.I., Rötzer T. 2015. Representation of species mixing in forest growth models. A review and perspective // *Ecol. Model.* Vol.313. P.276–292.
- Pukkala T., Lähde E., Laiho O. 2012. Continuous cover forestry in Finland – recent research results // T. Pukkala, K. von Gadow (eds.). Continuous cover forestry. 2nd ed. Berlin: Springer. P.85–128.
- Pussinen A., Karjalainen T., Mäkipää R., Valsta L., Kellomäki S. 2002. Forest carbon sequestration and harvests in Scots pine stand under different climate and nitrogen deposition scenarios // *For. Ecol. Manag.* Vol.158. No.1–3. P.103–115.
- Qulehle F., Hofmeister J., Cudlin P., Hruska J. 2006. The effect of reduced atmospheric deposition on soil solution chemistry at a site subjected to long-term acidification, Načetin, Czech Republic // *Science of the Total Environment*. Vol.370. P.532–544.
- R Core Team. 2017. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. URL: <http://www.R-project.org>.
- Radoglou K., Dobrowolska D., Spyroglou G., Nicolescu V.-N. 2009. A review on the ecology and silviculture of limes (*Tilia cordata* Mill., *Tilia platyphyllos* Scop. and *Tilia tomentosa* Moench.) in Europe // *Die Bodenkultur*. Vol.60. No.3. P.9–19.
- Rameau J.-C., Mansion D., Dume G. 1989. Flore Forestière Française. Institut Pour le Developement Forestier. Paris. 289 p.
- Ramirez K.S., Craine J.M., Fierer N. 2010. Nitrogen fertilization inhibits soil microbial respiration regardless of the form of nitrogen applied // *Soil Biol. Biochem.* Vol.42. No.12. P.2336–2338.
- Rautiainen A., Virtanen T., Kauppi P. E. 2016. Land cover change on the isthmus of Karelia 1939–2005: agricultural abandonment and natural succession // *Environmental Science & Policy*. Vol.55. P.127–134.

- Rolecek J. 2005. Vegetation types of dry-mesic oak forests in Slovakia // *Preslia*. Vol.77. P.241–261.
- Rouifed S., Handa I. T., Jean-Franc D., Hattenschwiler S. 2010. The importance of biotic factors in predicting global change effects on decomposition of temperate forest leaf litter // *Oecologia*. Vol.163. P.247–256.
- Runkle J.R. 1981. Gap regeneration in some old-growth forests of the eastern United States // *Ecology*. Vol.62. No.4. P.1041–051.
- Ruosch M., Spahni R., Joos F., Henne P. D., Van der Knaap W.O., Tinner W. 2015. Past and future evolution of *Abies alba* forests in Europe – comparison of a dynamic vegetation model with paleo data and observations // *Global Change Biology*. Vol.22. P.727–740.
- Rutigliano F.A., Alfani A., Bellini L., Virzo De Santo A. 1998. Nutrient dynamics in decaying leaves of *Fagus sylvatica* L. and needles of *Abies alba* Mill. // *Biol Fertil Soil*. Vol.27. P.119–126.
- Rutigliano F.A., Virzo De Santo A., Berg B., Alfani A., Fioretto A. 1996. Lignin decomposition in decaying leaves of *Fagus sylvatica* L. and needles of *Abies alba* Mill. // *Soil Biol. Biochem*. Vol.28. No.1. P.101–106.
- Sagheb-Talebi Kh., Shütz J-P. 2002. The structure of natural oriental beech (*Fagus orientalis*) in the Caspian region of Iran and potential for the application of the group selection system // *Forestry*. Vol.75. P.465–472.
- Salemaa M., Derome J., Nöjd P. 2008. Response of boreal forest vegetation to the fertility status of the organic layer along a climatic gradient // *Boreal Environment Research*. Vol.13. P.48–66.
- Saniga M., Schütz J.P. 2002. Relation of dead wood course within the development cycle of selected virgin forests in Slovakia // *Journal of Forest Science*. Vol.48. P.513–528.
- Sariyildiz T. 2008. Effects of tree canopy on litter decomposition rates of *Abies nordmanniana*, *Picea orientalis* and *Pinus sylvestris* // *Scandinavian journal of forest research*. Vol.23. No.4. P.330–338.
- Sariyildiz T., Küçük M. 2008. Litter mass loss rates in deciduous and coniferous trees in Artvin, northeast Turkey: Relationships with litter quality, microclimate, and soil characteristics // *Turkish journal of Agriculture and Forestry*. Vol.32. No.6. P.547–559.
- Savin P. 2013. *The Silviculture of Trees Used in British Forestry*. London: CABI Publishing. 288 p.
- Sayad E., Hosseini S.M., Hosseini V., Salehe-Shooshtari M.H. 2012. Soil macrofauna in relation to soil and leaf litter properties in tree plantations // *Journal of Forest Science*. Vol.58. No.4. P.170–180.
- Schaeffer R., Moreau R. 1958. L'alternance des essences // *Bull. de la Soc. For. de Franche-Comte*. Vol.29. P.277–298.
- Schelfhout S., Mertens J., Verheyen K., Vesterdal L., Baeten L., Muys B., De Schrijver A. 2017. Tree species identity shapes earthworm communities // *Forests*. Vol.8. No.3. P.85–105.
- Scheller R.M., Domingo J.B., Sturtevant B.R., Williams J.S., Rudy A., Gustafson E.J., Mladenoff D.J. 2007. Design, development, and application of LANDIS-II, a spatial landscape simulation model with flexible temporal and spatial resolution // *Ecol. Model*. Vol.201. No.3–4. P.409–419.
- Scheu S. 1990. Changes in microbial nutrient status during secondary succession and its modification by earthworms // *Ecology*. Vol.84. P.351–358.
- Scheu S. 1992. Changes in the Lumbricid coenosis during secondary succession from a wheat field to a beechwood on limestone // *Soil Biol. Biochem*. Vol.24. No.12. P.1641–1646.
- Scheu S. 2005. Linkages between tree diversity, soil fauna and ecosystem processes // M. Scherer-Lorenzen, C. Köhler, E.-D. Schulze (eds.). *Forest diversity and function: temperate and boreal systems*. Ecological Studies. Heidelberg: Springer. Vol.176. P.211–233.
- Schmid I., Kazda M. 2002. Root distribution of Norway spruce in monospecific and mixed stands on different soils // *For. Ecol. Manag*. Vol.159. No.1–2. P.37–47.

- Schulz H., Hartling S., Stange C.F. 2011. Species-specific differences in nitrogen uptake and utilization by six European tree species // *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*. Vol.174. P.28–37.
- Schulze E.D. 1970. Der CO₂-Gaswechsel der Buche (*Fagus sylvatica* L.) in Abhängigkeit von den Klimafaktoren im Freiland // *Flora*. Bd.159. S.177–232.
- Seidl R., Fernandes P.M., Fonseca T.F., Gillet F., Jönsson A.M., Merganičová K., Netherer S., Arpaci A., Bontemps J.-D., Bugmann H., González-Olabarria J.R., Lasch P., Meredieu C., Moreira F., Schelhaas M.-J., Mohren F. 2011. Modelling natural disturbances in forest ecosystems: a review // *Ecol. Model.* Vol.222. No.4. P.903–924.
- Shanin V., Mäkipää R., Shashkov M., Ivanova N., Shestibratov K., Moskalenko S., Rocheva L., Grabarnik P., Bobkova K., Manov A., Osipov A., Burnasheva E., Bezrukova M. 2015. New procedure for the simulation of belowground competition can improve the performance of forest simulation models // *Eur. J. For. Res.* Vol.134. No.6. P.1055–1074.
- Shanin V., Valkonen S., Grabarnik P., Mäkipää R. 2016. Using forest ecosystem simulation model EFIMOD in planning uneven-aged forest management // *For. Ecol. Manag.* Vol.378. P.193–205.
- Shanin V.N., Komarov A.S., Bykhovets S.S. 2012. Simulation modelling for sustainable forest management: a case-study // *Proc. Environ. Sci.* Vol.13. P.535–549.
- Shanin V.N., Komarov A.S., Khoraskina Yu.S., Bykhovets S.S., Linkosalo T., Mäkipää R. 2013. Carbon turnover in mixed stands: Modelling possible shifts under climate change // *Ecol. Model.* Vol.251. P.232–245.
- Shanin V.N., Komarov A.S., Mäkipää R. 2014. Tree species composition affects productivity and carbon dynamics of different site types in boreal forests // *Eur. J. For. Res.* Vol.133. No.2. P.273–286.
- Shanin V.N., Komarov A.S., Mikhailov A.V., Bykhovets S.S. 2011. Modelling carbon and nitrogen dynamics in forest ecosystems of Central Russia under different climate change scenarios and forest management regimes // *Ecol. Model.* Vol.222. No.14. P.2262–2275.
- Shugart H.H. 1984. *Theory of forest dynamics*. Berlin: Springer. 278 p.
- Shvidenko A.Z., Schepaschenko D.G., Vaganov E.A., Nilsson S. 2008. Net primary production of forest ecosystems of Russia: A new estimate // *Dokl. Earth Sci.* Vol.421A. No.6. P.1009–1012.
- Simon J., Dannenmann M., Gasche R., Holst J., Mayer H., Papen H., Rennenberg H. 2011. Competition for nitrogen between adult European beech and its offspring is reduced by avoidance strategy // *Forest Ecology and Management*. Vol.262. P.105–114.
- Six J., Bossuyt H., Degryze S., Denef K. A. 2004. History of research on the link between (micro) aggregates, soil biota, and soil organic matter dynamics // *Soil and Tillage Research*. Vol.79. No.1. P.7–31.
- Smirnova O.V., Bobrovsky M.V., Khanina L.G. (eds.). 2017. *European Russian forests: Their current state and features of their history* // *Plant & Vegetation*. Berlin: Springer. Vol.15. 564 p.
- Smirnova O.V., Chistyakova A.A., Zaugolnova L.B., Evstigneev O.I., Popadiouk R.V., Romanovsky A.M. 1999. Ontogeny of a tree // *Botanical journal*. Vol.84. No.12. P.8–20.
- Smolander A., Kitunen V. 2011. Comparison of tree species effects on microbial C and N transformations and dissolved organic matter properties in the organic layer of boreal forests // *Appl. Soil Ecol.* Vol.49. P.224–233.
- Stace C. 2010. *New Flora of the British Isles*. – Cambridge: Cambridge University Press. 277 p.
- Stephenson N.L., Das A.J., Condit R., Russo S.E., Baker P.J., Beckman N.G., Coomes D.A., Lines E.R., Morris W.K., Rüger N., Alvarez E., Blundo C., Bunyavejchewin S., Chuyong G., Davies S.J., Duque A., Ewango C.N., Flores O., Franklin J.F., Grau H.R., Hao Z., Harmon M.E., Hubbell S.P., Kenfack D., Lin Y., Makana J.R., Malizia A., Malizia L.R., Pabst R.J., Pongpattananurak N., Su S.H., Sun I.F., Tan S., Thomas D., Mantgem P.J., Wang X., Wiser S.K., Zavala M.A. Stephenson et al. 2014. Rate of tree carbon accumulation increases continuously with tree size // *Nature*. Vol.507. P.90–93.

- Stoelken G., Simon J., Ehling B., Rennenberg H. 2010. The presence of amino acids affects inorganic N uptake in non-mycorrhizal seedlings of European beech (*Fagus sylvatica*) // Tree Physiology. Vol.30. P.1–11.
- Taylor K.E., Stouffer R.J., Meehl G.A. 2012. An overview of CMIP5 and the experiment design // B. Am. Meteorol. Soc. Vol.93. No.4. P.485–498.
- Tefs C., Gleixner G. 2012. Importance of root derived carbon for soil organic matter storage in a temperate old-growth beech forest – Evidence from C, N and ¹⁴C content // For. Ecol. Manag. Vol.263. P.131–137.
- Thelin G., Rosengren U., Callesen I., Ingerslev M. 2002. The nutrient status of Norway spruce in pure and in mixed-species stands // For. Ecol. Manag. Vol.160. No.1–3. P.115–125.
- Thomas P.A. 2000. Trees: Their Natural History. Cambridge: Cambridge University Press. 586 p.
- Tonteri T., Mikkola K., Lahti T. 1990. Compositional gradients in the forest vegetation of Finland // Journal of Vegetation Science. Vol.1. No.5. P.691–698.
- Trap J., Laval K., Akpa-Vinceslas M., Gangneux C., Bureau F., Decaëns T., Aubert M. 2011. Humus macro-morphology and soil microbial community changes along a 130-yr-old *Fagus sylvatica* chronosequence // Soil Biology and Biochemistry. Vol.43. P.1553–1562.
- Trotsiuk V., Hobi M.L., Commarmot B. 2012. Age structure and disturbance dynamics of the relic virgin beech forest Uholka (Ukrainian Carpathians) // For. Ecol. Manag. Vol.265. P.81–190.
- Tzonev R., Dimitrov M., Chytry M., Roussakova V., Dimova D., Gushev C., Pavlov D., Vulchev V., Vitkova A., Gogoushev G., Nikolov I., Borisova D., Ganeva A. 2006. Beech forest communities in Bulgaria // Phytocoenologia. Vol.36. No.2. P.247–279.
- Unuk T., Grebeck T. 2017. Silver fir (*Abies alba* Mill.) ectomycorrhizal across Its areal – a review Approach // Folia biologica et geologica. Vol.58. No.1. P.115–123.
- Utkin A.I., Zamolodchikov D.G., Korovin G.N., Chestnykh O.V. 2000. Reserves and density of organic carbon in forests of Russia. The role of boreal forests and forestry in the global carbon budget // Proceedings of IBFRA 2000 Conference. Edmonton, Alberta, Canada, 8–12 May 2000. P.227–240.
- van Vuuren D., Edmonds J., Kainuma M., Riahi K., Thomson A., Hibbard K., Hurtt G.C., Kram T., Krey V., Lamarque J.-F., Masui T., Meinshausen M., Nakicenovic N., Smith S.J., Rose S.K. 2011. The representative concentration pathways: an overview // Clim. Change. Vol.109. No.5. P.5–31.
- Vesterdal L., Elberling B., Christiansen J.R., Callesen I., Schmidt I.K. 2012. Soil respiration and rates of soil carbon turnover differ among six common European tree species // For. Ecol. Manag. Vol.264. P.185–196.
- Vesterdal L., Schmidt I. K., Callesen I., Nilsson L.O., Gundersen P. 2008. Carbon and nitrogen in forest floor and mineral soil under six common European tree species // Forest Ecology and Management. Vol.255. No.1. P.35–48.
- Walsh C., Mac Nally R. 2013. hier.part: Hierarchical Partitioning. R package version 1.0-4. <https://CRAN.R-project.org/package=hier.part>
- Wardle D.A., Jonsson M., Bansal S., Bardgett R.D., Gundale M.J., Metcalfe D.B. 2012. Linking vegetation change, carbon sequestration and biodiversity: insights from island ecosystems in a long-term natural experiment // J. Ecol. Vol.100. No.1. P.16–30.
- West D.C., Shugart H.H., Botkin D.B. 1981. Forest succession: concepts and applications. New York: Springer. 517 p.
- World Reference Base for Soil Resources 2014. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. World Soil Resources Reports. 2015. / IUSS Working Group. Rome: FAO. 203 p.
- Wright J.P., Jones C.G. 2006. The concept of organisms as ecosystem engineers ten years on: progress, limitations, and challenges // BioScience. Vol.56. No.3. P.203–209.

- Wunderlich S., Schulz C., Grimmeisen W., Borken W. 2012. Carbon fluxes in coniferous and deciduous forest soils // *Plant Soil*. Vol.357. No.1–2. P.355–368.
- Zhang C., Mora P., Dai J., Chen X., Giusti-Miller S., Ruiz-Camach N., ... Lavelle P. 2016. Earthworm and organic amendment effects on microbial activities and metal availability in a contaminated soil from China // *Applied Soil Ecology*. Vol.104. P.54–66.
- Zhou G., Liu S., Li Z., Zhang D., Tang X., Zhou C., Yan J., Mo J. 2006. Old-growth forests can accumulate carbon in soils // *Science*. Vol. 14. No.5804. P.1417–1417.
- Zhukov N., Grosheva O. 2001. Present state and development prospects of forestry enterprises in the Republic of Karelia // M. Hytönen (ed.). *Social sustainability of forestry in northern Europe: research and education. Final report of the Nordic research programme on social sustainability of forestry*. TemaNord. P.135–142.
- Ziegenhagen B., Fady B., Kuhlenskamp V. 2005. Differ-entiating groups of *Abies* species with a simple molecularmarker // *Silvae Genetica*. Vol.54. P.123–126.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Приложение 1.
Геоботанические описания, Москворецко-Окская равнина

	Ярус	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16			
Полевой номер		Val16-12a	Val16-12b	Val16-15a	Val16-15b	Val16-14a	Val16-14b	Val16-10a	Val16-10b	Val16-06	Val16-16a	Val16-16b	Val16-11a	Val16-11b	Val16-13a	Val16-13b	Val16-07			
ПП древесного яруса, %		75	75	80	85	80	70	65	75	85	80	70	60	75	55	70	75			
ПП кустарникового яруса, %		30	25	30	40	35	50	45	50	40	60	65	60	40	60	40	55			
ПП травяного яруса, %		80	85	85	70	85	75	90	80	90	70	80	70	65	70	75	70			
ПП мохового яруса, %		2	2	1	2	1	2	2	2	1	2	2	7	2	5	10	15	Встречаемость		
Стадия_площадка		1_1	1_1	1_2	1_2	1_3	1_3	2_1	2_1	2_2	2_3	2_3	3_1	3_1	3_2	3_2	3_3	1-я	2-я	3-я
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
<i>Acer platanoides</i> L.	A1	1																I		
<i>Betula pendula</i> Roth	A1	25	35	15	25	20	30	3	1	5			10	20		10		V	III	III
<i>Picea abies</i> (L.) H. Karst.	A1												20	25	35	25	30			V
<i>Pinus sylvestris</i> L.	A1												1	1						II
<i>Populus tremula</i> L.	A1		5	10	1		1	1	10		1		7	10		1	5	IV	III	IV
<i>Quercus robur</i> L.	A1			5			10						1	5	7	5	10	II		V
<i>Tilia cordata</i> Mill.	A1	50	25	10	25	30	10	40	45	45	70	60	1	1				V	V	II
<i>Acer platanoides</i> L.	A2	2	5				5	15										III	I	
<i>Betula pendula</i> Roth	A2												1		1					II
<i>Picea abies</i> (L.) H. Karst.	A2				1	5				1			35	20	30	40	40	II	I	V
<i>Tilia cordata</i> Mill.	A2	8	25	50	60	35	35	30	40	45	10	10		15			5	V	V	II
<i>Acer platanoides</i> L.	B	20	10	15	10	1	0,5	5	1		50	35	0,5				5	V	IV	II
<i>Corylus avellana</i> L.	B	5	3			2	35	20	40	20	5	25	25	15	30	20	20	IV	V	V
<i>Daphne mezereum</i> L.	B												0,5						I	
<i>Eionymus verrucosa</i> Scop.	B				0,5	1	0,5		1				0,5	1				III	I	II
<i>Frangula alnus</i> Mill.	B												2			0,5				II

Приложение 1. (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
<i>Fraxinus excelsior</i> L.	B											0,5							I	
<i>Lonicera xylosteum</i> L.	B	2	2	1	0,5	5	1	2	2	2	3	2	5	5	2	1	1	V	V	V
<i>Malus sylvestris</i> Mill.	B														0,5					I
<i>Padus avium</i> Mill.	B	0,5				0,5		2	2				1		1	0,5		II	II	III
<i>Picea abies</i> (L.) H. Karst.	B		3	2	25					5			5	5	2	2	0,5	III	I	V
<i>Populus tremula</i> L.	B	0,5	0,5	2	0,5			1							0,5	0,5	1	IV	I	III
<i>Quercus robur</i> L.	B																0,5			I
<i>Rosa majalis</i> Herm.	B							0,5											I	
<i>Sambucus racemosa</i> L.	B														0,5					I
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	B	0,5			1	1	1		1	1	1		2	1	3	5	1	IV	III	V
<i>Swida alba</i> (L.) Opiz in Bercht.	B							1	2					1					II	I
<i>Tilia cordata</i> Mill.	B	1	5	10	7	20	10		10	10		1	10	20	10	7	10	V	III	V
<i>Ulmus glabra</i> Huds.	B										1								I	
<i>Viburnum opulus</i> L.	B															0,5	0,5			II
<i>Acer platanoides</i> L.	C	3	1	3	2		0,5				1	1		0,5			0,5	V	II	II
<i>Aconitum septentrionale</i> Koelle	C	0,5															I			
<i>Actaea spicata</i> L.	C												0,5							I
<i>Aegopodium podagraria</i> L.	C	10	15	2	15	7	3	30	10	5		3			5	3		V	IV	II
<i>Ajuga reptans</i> L.	C	1	0,5	1			0,5						3	3	2	2	2	IV		V
<i>Angelica sylvestris</i> L.	C						0,5						0,5	0,5		0,5		I		III
<i>Asarum europaeum</i> L.	C	3	3	3		1	1	1			1	0,5	2	5	5	3	15	V	III	V
<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth	C							0,5					2	1	2	1	2		I	V
<i>Brachypodium sylvaticum</i> (Huds.) see Palisot	C						0,5				0,5	0,5		1				I	II	I
<i>Campanula latifolia</i> L.	C	2	1															II		
<i>Carex digitata</i> L.	C												1			2	1			III
<i>Carex pilosa</i> Scop.	C	55	65	60	55	60	60	45	50	70	40	60	1	2	3		1	V	V	IV

Приложение 1. (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
<i>Carex rhizina</i> Blytt ex Lindblom	C			1													I			
<i>Cirsium heterophyllum</i> (L.) Hill	C												0,5							I
<i>Convallaria majalis</i> L.	C					1	0,5				0,5	0,5	2	1	2	3	2	II	II	V
<i>Corylus avellana</i> L.	C											0,5	0,5	1					I	II
<i>Crepis paludosa</i> (L.) Moench	C						1	0,5							2	1	1	I	I	III
<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) P. Beauv.	C					0,5	0,5						0,5	0,5			II			II
<i>Dryopteris carthusiana</i> (Vill.) H.P. Fuchs	C	1		2	1	2	1	1		1	0,5	1	1	1	1	3	2	V	IV	V
<i>Dryopteris expansa</i> (C. Presl) Fraser-Jenk. & Jermy	C													0,5						I
<i>Dryopteris filix-mas</i> (L.) Schott	C	7	3	1		1	2	2	10	1	5	7	1	1	0,5	1	5	V	V	V
<i>Equisetum pratense</i> Ehrh.	C					0,5		1	1		0,5	0,5					I		IV	
<i>Equisetum sylvaticum</i> L.	C						0,5	0,5									I		I	
<i>Euonymus verrucosa</i> Scop.	C				0,5												I			
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	C		0,5				0,5	2	0,5								II	II		
<i>Fragaria vesca</i> L.	C												1	0,5	2	1	1			V
<i>Frangula alnus</i> Mill.	C												0,5	0,5						II
<i>Galeobdolon luteum</i> Huds.	C	10	15	10	15	7	10	7	30	7	5	7			10	5	15	V	V	III
<i>Galium odoratum</i> (L.) Scop.	C										2								I	
<i>Galium palustre</i> L.	C						0,5											I		
<i>Geranium sylvaticum</i> L.	C												0,5		0,5	0,5	0,5			IV
<i>Geum rivale</i> L.	C	0,5	0,5				0,5	2	0,5				0,5	1			0,5	III	II	III

Приложение 1. (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
<i>Geum urbanum</i> L.	C														0,5	0,5				II
<i>Glechoma hederacea</i> L.	C	0,5					0,5	0,5			1	0,5						II	III	
<i>Gymnocarpium dryopteris</i> (L.) Newman	C					0,5										1	0,5	I		II
<i>Impatiens parviflora</i> DC.	C														2	1				II
<i>Lathyrus vernus</i> (L.) Bernh.	C	1	1	2	3	2	1	1	1		1	2		1	1	1	1	V	IV	IV
<i>Lonicera xylosteum</i> L.	C	0,5			0,5			1		0,5	0,5	1	2	1				II	IV	II
<i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.	C													0,5			1			II
<i>Lysimachia nummularia</i> L.	C													0,5	1	1	0,5			IV
<i>Lysimachia vulgaris</i> L.	C					0,5	0,5					0,5	1	1	1	0,5	1	II		III
<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F.W. Schmidt	C											0,5	1	1	0,5	1	1		I	V
<i>Melica nutans</i> L.	C			0,5	0,5	1	1									0,5		III		I
<i>Mercurialis perennis</i> L.	C	10	5	2	1	10	1		7	10	20	7						V	IV	
<i>Milium effusum</i> L.	C	1		2		0,5		2	1	0,5	0,5	1	1	1		0,5	1	III	V	IV
<i>Moeblingia trinervia</i> (L.) Clairv.	C															0,5				I
<i>Neottia nidus-avis</i> (L.) Rich.	C												0,5	1						II
<i>Orthilia secunda</i> (L.) House	C												0,5							I
<i>Oxalis acetosella</i> L.	C												15	15	45	60	7			V
<i>Padus avium</i> Mill.	C							1			0,5				0,5	1			II	II
<i>Paris quadrifolia</i> L.	C			0,5		1	1	0,5		1	1	0,5	1	1	1	1	1	III	III	V
<i>Picea abies</i> (L.) H. Karst.	C												0,5	0,5	1	1	0,5			V
<i>Polygonatum multiflorum</i> (L.) All.	C	1	1			0,5		1	0,5		1	1						III	IV	
<i>Populus tremula</i> L.	C	0,5	0,5	2		0,5		2	1				0,5	1				IV	II	II
<i>Prunella vulgaris</i> L.	C												0,5	0,5						II

Приложение 1. (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
<i>Pulmonaria obscura</i> Dumort.	C	2	2	2	3	1	3	1	3	2	2	2	2	5	2	3	5	V	V	V
<i>Quercus robur</i> L.	C			0,5		0,5							0,5		1	0,5	0,5	II		IV
<i>Ranunculus cassubicus</i> L.	C	1	3	2	1	2	3	2	2	2	2	2	2	2	1	1	1	V	V	V
<i>Ranunculus repens</i> L.	C							1											I	
<i>Rubus idaeus</i> L.	C																1			I
<i>Rubus saxatilis</i> L.	C					0,5	0,5						7	1	1		2	II		IV
<i>Sanicula europaea</i> L.	C												3	2		0,5				III
<i>Solidago virgaurea</i> L.	C												0,5	1	0,5	0,5				IV
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	C	0,5				0,5	1					1	1	1	1	1	0,5	III		V
<i>Stachys officinalis</i> (L.) Trevit.	C												0,5							I
<i>Stachys sylvatica</i> L.	C	0,5	0,5					1	0,5			1						II	III	
<i>Stellaria holostea</i> L.	C	1		1	0,5		1			2	1	1	1	1	1	1	0,5	IV	III	V
<i>Tilia cordata</i> Mill.	C			1		2	3	1			0,5		1	2			2	III	II	III
<i>Urtica dioica</i> L.	C													1		0,5	0,5			III
<i>Veronica chamaedrys</i> L.	C												0,5	0,5			0,5			III
<i>Veronica officinalis</i> L.	C																0,5			I
<i>Viburnum opulus</i> L.	C						1			0,5	1		1	1	1	1	1	III	II	V
<i>Viola mirabilis</i> L.	C			1		0,5	0,5						0,5			1	1	III		III
<i>Arichum undulatum</i>	D	0,5	1	1	0,5	0,5		1	0,5	0,5		0,5	2	1	2	2	5	V	IV	V
<i>Brachythecium reflexum</i>	D			0,5	0,5		0,5	0,5		0,5							1	III	II	I
<i>Brachythecium rutabulum</i>	D	0,5	0,5		0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5			1	V	V	III
<i>Brachythecium salebrosum</i>	D			0,5	0,5													II		
<i>Brachythecium star-kei</i>	D												0,5			0,5	1			III
<i>Brachythecium velutinum</i>	D						0,5							0,5				I		I
<i>Callicladium haldanianum</i>	D			0,5			0,5											II		
<i>Cirriphyllum piliferum</i>	D						0,5	0,5					0,5	0,5	0,5	0,5	1	II		V
<i>Climacium dendroides</i>	D						0,5	0,5					0,5	0,5	0,5			I	I	III

Приложение 1. (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
<i>Eurhynchium angustirete</i>	D				0,5	0,5			0,5						0,5	0,5	1	II	I	III
<i>Eurhynchium hians</i>	D	0,5	0,5	0,5	0,5				0,5		0,5	0,5		0,5	0,5	0,5	1	IV	III	IV
<i>Fissidens bryoides</i>	D		0,5		0,5			0,5				0,5		0,5		0,5	0,5	II	II	III
<i>Fissidens taxifolius</i>	D											0,5							I	
<i>Hypnum pallescens</i>	D				0,5	0,5												II		
<i>Plagiochila porelloides</i> (Torrey ex Nees) Lindenb.	D														0,5	0,5	1			III
<i>Plagiomnium affine</i>	D														0,5					I
<i>Plagiomnium cuspidatum</i>	D				0,5		0,5	0,5		0,5			0,5	0,5				II	II	II
<i>Plagiomnium medium</i>	D								0,5										I	
<i>Plagiomnium undulatum</i>	D										0,5			0,5					I	I
<i>Plagiothecium denticulatum</i>	D					0,5											I			
<i>Plagiothecium laetum</i>	D									0,5									I	
<i>Rhizomnium punctatum</i>	D										0,5		0,5						I	I
<i>Rhytidiadelphus squarrosus</i>	D														0,5					I
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	D												2	0,5						II
<i>Sanionia uncinata</i>	D			0,5														I		

Примечание. Обилие видов указано в %

Приложение 2.
Геоботаническая характеристика описанных стадий сукцессии
Северо-Западного Кавказа

Вид	Ярус	ЭЦГ	Стадия сукцессии											
			I						II					
			Номера площадок											
			1-1	1-2	1-3	2-1	2-2	2-3	3-1	3-2	3-3			
ЯРУС А, балл			0.90	0.90	0.90	0.90	0.85-0.90	0.75-0.90	0.90-0.98	0.90-0.95	0.85-0.95			
ЯРУС В, балл			0.20-0.30	0.10-0.20	0.10-0.20	0.50-0.70	0.30-0.70	0.60-0.80	0.20-0.50	0.05-0.20	0.05			
ЯРУС С, %			25-50	30-40	40-50	30-35	15-25	45-60	5-8	5-6	3-7			
ЯРУС D, %			4-5	3-7	5-10	5-15	10-15	10-20	8-12	5-7	5-10			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12			
<i>Carpinus betulus</i>	A	Nm_Tr	V ⁴⁻⁵	V ⁴	IV ⁴	V ³	V ⁺³	V ³⁻⁴	II ²	II ⁺¹	IV ⁺			
<i>Abies nordmanniana</i>	A	Br_Tr	IV ⁺	IV ⁺	IV ⁺	IV ²	V ¹⁻²	V ¹⁻²	V ¹⁻³	V ²⁻³	V ²⁻³			
<i>Fagus orientalis</i>	A	Nm_Tr		II ⁺		II ¹	V ²⁻³	II ⁺	IV ²⁻⁴	V ²⁻⁴	V ²⁻³			
<i>Populus tremula</i>	A	Nm_Tr	V ¹⁻²	V ¹⁻²	IV ¹⁻²	II ¹	V ⁺	IV ⁺¹						
<i>Betula pubescens</i>	A	Br_Tr	II ⁺	IV ⁺		II ⁺	II ⁺	IV ⁺						
<i>Quercus petraea</i>	A	Nm_Tr	II ⁺	II ¹		II ⁺		IV ⁺						
<i>Tilia begoniifolia</i>	A	Nm_Tr		II ⁺										
<i>Cerasus avium</i>	A	Nm_Tr			II ⁺									
<i>Fraxinus excelsior</i>	A	Nm_Tr						II ⁺						
<i>Pyrus caucasicus</i>	A	Nm_Tr						II ⁺						
<i>Abies nordmanniana</i>	B	Br_Tr	V ²	V ⁺¹	IV ⁺¹	V ⁺⁴	V ³⁻⁴	V ²⁻⁴	V ⁺³	V ⁺³	IV ⁺¹			
<i>Fagus orientalis</i>	B	Nm_Tr	IV ⁺	V ⁺²	II ⁺	IV ¹⁻²	V ¹⁻²	V ⁺	II ¹		II ⁺			
<i>Carpinus betulus</i>	B	Nm_Tr	II ⁺	II ⁺	IV ¹	II ⁺	II ⁺							
<i>Rhododendron luteum</i>	B	Nm_Sch	IV ¹	II ⁺			II ⁺	IV ⁺	II ⁺					
<i>Crataegus monogyna</i>	B	Qx_Sch		II ⁺	II ⁺	II ⁺	II ⁺	IV ⁺						
<i>Corylus avellana</i>	B	Nm_Sch	II ⁺		II ⁺	II ⁺		IV ⁺¹						
<i>Ilex colchica</i>	B	Nm_Sch					II ⁺		II ⁺	II ⁺	II ⁺			II ⁺

Приложение 2. (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Quercus petraea</i>	B	Nm_Tr	II +				II +	II +			
<i>Viburnum opulus</i>	B	Nt_Shr		II +				II +			
<i>Lonicera caprifolium</i>	B	Nm_Sch			II +	II 1					
<i>Frangula alnus</i>	B	Nm_Sch			II +		II +				
<i>Pyrus caucasica</i>	B	Nm_Tr				II r		II +			
<i>Tilia begoniifolia</i>	B	Nm_Tr					IV +	II +			
<i>Acer platanoides</i>	B	Nm_Tr					II +				
<i>Acer campestre</i>	B	Nm_Tr					II +				
<i>Daphne pontica</i>	B	Nm_Sch					II +				
<i>Ribes biebersteinii</i>	B	Nm_Sch					II +				
<i>Swida australis</i>	B	Nm_Sch						II +			
<i>Acer platanoides</i>	C	Nm_Tr	V +	V +	IV +	V +	IV +	IV +	IV +	II +	IV +
<i>Fraxinus excelsior</i>	C	Nm_Tr	V +1	V +1	IV +	IV +1	II +1	V +	IV +	II +	IV +
<i>Abies nordmanniana</i>	C	Br_Tr	IV +	V +	IV +	V +1	IV 1-2	II r	IV +1	V +	V +1
<i>Fagus orientalis</i>	C	Nm_Tr	IV +	II +	II +	IV +	V +1	IV +	IV 1	V 1-2	V 1-2
<i>Athyrium filix-femina</i>	C	Nt_Fr	II r	IV +	IV r+	V +	IV +	IV +	II +	II +	II r
<i>Fragaria vesca</i>	C	MFr	II +	V +1	IV +	V +1	IV +	V +	IV +	II +	
<i>Carpinus betulus</i>	C	Nm_Tr	IV +		IV +	IV +	IV +	IV +	IV +	IV +	II +
<i>Carex sylvatica</i>	C	Nm_m	II +	II +	IV +	IV +	II +	V +	II +	II +	
<i>Tilia begoniifolia</i>	C	Nm_Tr		II +	II r	IV r+	II +		IV +	II +	II +
<i>Lonicera caprifolium</i>	C	Nm_Sch	V +	V 1-3	IV 2	IV r+	IV +	IV +1			
<i>Polygonatum orientale</i>	C	Nm_m	V +	V +	IV +	V +1	V +1	V r+			
<i>Tamus communis</i>	C	Nm_m	V +	V +	IV +	IV +	V +	V +			
<i>Viola odorata</i>	C	Nm_m	V +	V +1	IV +	IV +	IV +	V +			
<i>Quercus petraea</i>	C	Nm_Tr	V +	IV +	II +	V r+	II +	V r+			
<i>Luzula pilosa</i>	C	Br_m	V +	IV +	IV +	II +	II +	V +			
<i>Solidago virgaurea</i>	C	Br_H	V +	II +	IV r+		II +	IV +	IV +		
<i>Platanthera chlorantha</i>	C	Nm_m	IV +	IV +	IV +	V r+	II r	V +			
<i>Paris incompleta</i>	C	Nm_m	IV +	IV +	II +	V +	II +	V +			

Приложение 2. (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Populus tremula</i>	C	Nm_Tr	II +	V +	II +	II +		II +	II +		
<i>Sanicula europaea</i>	C	Nm_m	II +	IV +	II +	II +	II +	IV +			
<i>Cephalanthera rubra</i>	C	Nm_m		II +			II +	IV +	IV +	V +	II +
<i>Ribes biebersteinii</i>	C	Nm_Sch				II +	IV +	II +	V +	II r	II +
<i>Rubus caesius</i>	C	Br_H		V +	IV +	V r+	II +	IV +			
<i>Viola alba</i>	C	Nm_m	II 1	V +		II +	IV +			II +	
<i>Crataegus monogyna</i>	C	Qx_Sch	II +	IV +		IV r+	II +	II r			
<i>Hedera helix</i>	C	Nm_Sch	II +	IV +1			II +	II 1	II +		
<i>Ilex colchica</i>	C	Nm_Sch	II +	II +			II +	IV r+	II +		
<i>Euonymus europaea</i>	C	Nm_Sch		II +	II +	IV r+	II +	IV r+			
<i>Neottia nidus-avis</i>	C	Nm_m	II +	IV r+	II r		IV r+				
<i>Acer campestre</i>	C	Nm_Tr	II +		II +	II +		IV +			
<i>Pyrola media</i>	C	Br_m	II +				II +	II +			II +
<i>Pachyphragma macrophyllum</i>	C	Nm_m		II +		II +	IV 2	II 2			
<i>Rubus caucasicus</i>	C	Br_H	V +				II +		II +		
<i>Vincetoxicum scandens</i>	C	Nm_m	II +		IV +	II +					
<i>Frangula alnus</i>	C	Nm_Sch		II +	II +	II +					
<i>Smilax excelsa</i>	C	Nt_H		II +		II +	II +				
<i>Dentaria bulbifera</i>	C	Nm_m		II +		II +		IV +			
<i>Viburnum opulus</i>	C	Nt_Sch			II +	II +		II +			
<i>Daphne pontica</i>	C	Nm_Sch				II +	II r	II +			
<i>Cerasus avium</i>	C	Nm_Tr				IV +		II +			II +
<i>Helleborus caucasicus</i>	C	Nm_m	II +					II +			
<i>Polypodium vulgare</i>	C	Rock	II +				II +				
<i>Corylus avellana</i>	C	Nm_Sch		II +				II +			
<i>Cephalanthera longifolia</i>	C	Nm_m		II +		II r					
<i>Arum orientale</i>	C	Nm_m		II +				II +			

Приложение 2. (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Primula macrocarpa</i>	C	Nm_m	IV +	II +	II +						
<i>Dactylorhiza urvilleana</i>	C	Nm_m	II +								
<i>Lysimachia vulgaris</i>	C	Nt_H	II +								
<i>Veronica chamaedrys</i>	C	Nm_m		II +							
<i>Aruncus vulgaris</i>	C	Nm_H		II +							
<i>Galium rubioides</i>	C	Nm_H		II +							
<i>Veronica sp.</i>	C	Nm_m			IV r						
<i>Circaea lutetiana</i>	C	Nm_m				II +		II +			
<i>Festuca gigantea</i>	C	Nm_m				II +		II +			
<i>Galeobdolon luteum</i>	C	Br_m				II +		II +			
<i>Castanea sativa</i>	C	Nm_Tr				II +	II +				
<i>Cyclamen colchicum</i>	C	Nm_m					II +	II +			
<i>Lathyrus pratensis</i>	C	MEr					II +	II +			
<i>Pyrola rotundifolia</i>	C	Br_m					II +	II +			
<i>Carex remota</i>	C	Nt_m				II +					
<i>Polystichum braunii</i>	C	Nm_Fr				II +					
<i>Mycelis muralis</i>	C	Nm_m					II +				
<i>Swida australis</i>	C	Nm_Sch					II +				
<i>Circaea alpina</i>	C	Br_m					II +				
<i>Dentaria quinquefolia</i>	C	Nm_m					II +				
<i>Orthilia secunda</i>	C	Br_m					II +				
<i>Ophioglossum vulgatum</i>	C	Nm_m						IV +			
<i>Arabisopsis nordmanniana</i>	C	Nm_m						II +			
<i>Salvia glutinosa</i>	C	Nm_H						II +			
<i>Galium odoratum</i>	C	Nm_m						II +			
<i>Campanula rapunculoides</i>	C	Nm_m						II +			

Приложение 2. (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Hieracium murorum</i>	C	Br_m						II +			
<i>Senecio nemorensis</i>	C	Br_H						II +			
<i>Asplenium trichomanes</i>	C	Rock								II +	
<i>Pyrus caucasica</i>	C	Nm_Tr								II +	
<i>Hypnum cupressiforme</i>	D		V +	V +	IV +	V +	V +	V +	V +	V +	II +
<i>Isoetecium alopecuroides</i>	D		V +	IV +	II +	II +	II +	IV +	IV +	V +	V +
<i>Leucodon immersus</i>	D		IV +	IV +	IV +	V +	IV +	IV +	IV +	V +	V +
<i>Brachythecium rutabulum</i>	D		II +	IV +	IV +	IV +	II +	V +	II +	IV +	II +
<i>Anomodon attenuatus</i>	D		V +	IV +	IV +	II +	IV +	V +	II +	IV +	
<i>Homalothecium philippeanum</i>	D		II +	IV +	IV +	IV +	IV +	II +	II +	II +	
<i>Neckera complanata</i>	D		IV +		II +	II +	II +		IV +	V +	IV +
<i>Brachytheciastrum velutinum</i>	D		IV +	IV +	IV +			IV +	II +		IV +
<i>Plagiomnium affine</i>	D			II +	IV +	II +		IV +	II +		II +
<i>Anomodon viticulosus</i>	D			IV +	II +	II +		II +		II +	
<i>Pterigynandrum filiforme</i>	D		II +	II +	II +	II +					
<i>Porella sp.</i>	D			IV +				II +	II +		II +
<i>Herzogiella seligeri</i>	D			II +			IV +		II +		II +
<i>Sciuro-hypnum populeum</i>	D		IV +		II +		II +				
<i>Metzgeria furcata</i>	D		II +				II +			II +	
<i>Arichum undulatum</i>	D				IV +			II +		II +	
<i>Neckera crispa</i>	D						II +		IV +		II +
<i>Homalia trichomanoides</i>	D		II +				II +				

Приложение 2. (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Dicranum scorarium</i>	D		II +					II +			
<i>Plagiomnium undulatum</i>	D				II +	II +	II +				
<i>Serpoleskea subtilis</i>	D		II +		II +						
<i>Cirriphyllum crassinervium</i>	D			II +							
<i>Orthotrichum pumilum</i>	D			II +							
<i>Oxyrrhynchium hians</i>	D				IV +						
<i>Eurhynchium striatum</i>	D				II +						
<i>Radula sp.</i>	D					II +					
<i>Dicranum flagellare</i>	D							II +			
<i>Eurhynchium angustirete</i>	D								IV +	II +	
<i>Ulotia crispa</i>	D								II +		
<i>Fissidens taxifolius</i>	D										II +
ВСЕГО в ярусах А, В, С, D:			76			91			40		

Примечание: Br_H — бореальные высокие травы; Br_m — бореальные мелкие травы; Br_Tg — бореальные деревья; MFg — лугово-опушечные виды; Nm_Fr — неморальные папоротники; Nm_H — неморальные высокие травы; Nm_m — неморальные мелкие травы; Nm_Sch — неморальные кустарники; Nm_Tg — неморальные деревья; Nt_Fr — нитрофильные папоротники; Nt_H — нитрофильные высокие травы; Nt_m — нитрофильные мелкие травы; Nt_Shr — нитрофильные кустарники; Qx_Sch — байранные кустарники; Rosk — скальные виды

Геоботанические описания сосняков кустарничково-зеленомошных бореальнотравных

[illegible]

Приложение 3. (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Vaccinium myrtillus</i>	С	3	2	4	2	2	+	2	3	3	2	2
<i>Vaccinium uliginosum</i>	С	+										
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	С	2	3	2	3	2	3	2	2	1	1	1

Примечание. Авторы геоботанических описаний — А.В. Горнов, М.В. Горнова.

Приложение 4.

Встречаемость и обилие мохообразных в сообществах разных стадий сукцессии

Виды мохообразных	1			2			3	
	П	В	С	П	В	С	В	С
1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Amblystegium serpens</i>	.	.	.	.	I ¹	.	I ¹	.
<i>Anomodon attenuatus</i>	.	.	.	.	.	.	I ¹	.
<i>Anomodon longifolius</i>	.	.	.	.	.	.	.	II ¹
<i>Anomodon viticulosus</i>	.	.	.	.	.	.	.	II ⁺
<i>Atrichum undulatum</i>	.	.	.	IV ²	.	.	.	.
<i>Brachytheciastrum velutinum</i>	.	.	II ¹	V ²	I+	III ²	III ²	.
<i>Brachythecium rutabulum</i>	.	.	.	III ¹	.	I ¹	III ²	.
<i>Brachythecium salebrosum</i>	.	.	.	III ³	IV ³	III ³	III ³	II ²
<i>Callicladium haldanianum</i>	.	IV ³	I ¹	II ¹	IV ³	.	IV ³	.
<i>Calliergonella cuspidata</i>	.	.	.	.	.	.	III ²	.
<i>Campylidium sommerfeltii</i>	.	.	.	.	I ¹	II ¹	I ¹	II ¹
<i>Ceratodon purpureus</i>	.	.	.	I ¹	.	.	.	.
<i>Dicranella heteromalla</i>	.	.	I ⁺	I ¹	.	I ⁺	.	.
<i>Dicranum flagellare</i>	.	III ²	.	.	II ²	.	III ³	.
<i>Dicranum montanum</i>	.	IV ³	II ³	.	IV ³	II ³	IV ³	II
<i>Dicranum polysetum</i>	V ⁴	V ⁴	III ³	.	I ¹	.	.	.
<i>Dicranum scoparium</i>	.	III ³	I ¹	II ²	III ³	.	.	.
<i>Eurhynchiastrum pulchellum</i>	.	.	.	.	.	I ¹	.	.
<i>Fissidens bryoides</i>	.	.	.	II ²	.	.	.	.
<i>Herzogiella seligeri</i>	.	II ²	.	III ²	III ³	.	II ²	.
<i>Homalia trichomanoides</i>	.	.	II ¹	.	.	I ¹	IV ²	IV ⁴
<i>Hylocomium splendens</i>	IV ³	.	.	.	.	.	.	.
<i>Hypnum cupressiforme</i>	.	.	.	.	.	II ¹	II ¹	II ¹
<i>Leucodon sciuroides</i>	.	.	.	.	.	.	I	.
<i>Lophocolea heterophylla</i>	.	.	I ¹	.	II ¹	IV ¹	I ¹	.
<i>Metzgeria furcata</i>	.	.	.	.	I ¹	.	.	.
<i>Plagiomnium cuspidatum</i>	.	.	.	IV ¹	I ¹	III ¹	IV ¹	III ¹
<i>Plagiomnium undulatum</i>	.	.	.	II ²	.	.	.	.
<i>Plagiothecium cavifolium</i>	.	.	.	.	.	.	.	I ⁺
<i>Plagiothecium laetum</i>	.	I ¹	V ³	.	I ¹	IV ³	I ⁺	V ³
<i>Platygyrium repens</i>	.	.	.	.	.	.	IV ²	.
<i>Pleurozium schreberi</i>	V ³	IV ³	.	II ²	.	.	.	.
<i>Polytrichum juniperinum</i>	I ¹	.	.	.	.	.	.	.
<i>Pohlia nutans</i>	.	II ¹	.	.	II ¹	.	II ¹	.
<i>Pseudoleskeella nervosa</i>	.	.	.	.	.	.	III ¹	III ¹
<i>Ptilidium pulcherrimum</i>	.	II ¹	III ²	.	II ¹	.	II ¹	.
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	I ¹	I ¹	.	.	.	.	.	.

Приложение 4. (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Pylaisia polyantha</i>	.	.	.	.	I ¹	II ¹	I ¹	.
<i>Radula complanata</i>	.	.	.	.	.	II ¹	.	.
<i>Sanionia uncinata</i>	.	II ²	.	.	.	.	.	.
<i>Sciuro-hypnum oedipodium</i>	.	.	I ¹	IV ²	II ²	II ²	.	II ¹
<i>Sciuro-hypnum reflexum</i>	.	.	.	.	.	.	I ¹	II ¹
<i>Serpoleskea subtilis</i>	.	.	.	.	.	III ¹	.	III ¹
<i>Sphagnum girgensohnii</i>	I ¹	.	.	.	.	.	.	.
<i>Stereodon pallescens</i>	.	IV ³	II ¹	.	IV ³	III ²	IV ³	IV ³
<i>Tetraphis pellucida</i>	.	I ¹	.	.	I ¹	.	V ²	.
<i>Thuidium assimile</i>	I ⁺	I ¹	.	.	.	.	.	.

Примечание. 1 — сосняки кустарничково-зеленомошные бореальноотравные; 2 — смешанные леса с сосной, елью, дубом и другие неморально-бореальноотравные; 3 — широколиственные леса с елью неморальноотравные. Микроместообитания: П — почва; В — валежник; С — основания стволов деревьев. Автор описания мохообразных — Л.Н. Анищенко.

Приложение 5.

**Геоботанические описания смешанных лесов
с сосной, березой, елью, дубом, липой и др.
неморально-бореальнотравных**

Номер описания	Ярус	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Сомкнутость яруса А, %		90	85	80	70	85	85	70	70	80	80	65
Сомкнутость яруса В, %		30	45	40	40	50	35	50	60	65	40	60
Покрытие яруса С, %		70	70	50	65	40	60	50	40	30	30	50
Покрытие яруса D, %		2	1	3	1	2	2	3	2	3	2	5
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Acer platanoides</i>	A	1	2			1		+		1		
<i>Betula pubescens</i>	A	1	1	2	1		1		+	1		2
<i>Picea abies</i>	A	2		2	2	2		+	1		3	1
<i>Pinus sylvestris</i>	A	3	3	2	3	3	3	3	3	4	4	2
<i>Populus tremula</i>	A				2	3	2		2	1		2
<i>Quercus robur</i>	A		1	2	1		2	1	1	1	1	2
<i>Tilia cordata</i>	A	3	2	2	+	1	2	2			1	
<i>Acer platanoides</i>	B	1		2	+	+		1		1		
<i>Corylus avellana</i>	B	+	+				+	1				
<i>Frangula alnus</i>	B			+				1	1	2		2
<i>Picea abies</i>	B		+				+	2	1	2	+	2
<i>Populus tremula</i>	B	+								+		
<i>Quercus robur</i>	B								+	+		+
<i>Sorbus aucuparia</i>	B		+	+			+	+	+	1	+	1
<i>Tilia cordata</i>	B	2	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
<i>Ulmus glabra</i>	B						+					
<i>Acer platanoides</i>	C	1	1	1	1	+	+	1	+	+	+	+
<i>Aegopodium podagraria</i>	C	+				+	+	+				
<i>Asarum europaeum</i>	C	+	+			1	1	+				
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	C								+	+	+	2
<i>Carex digitata</i>	C	1	1	1	1	+	1	1	1	+	1	1
<i>Carex pilosa</i>	C	3	3	2	3	2	3	+				
<i>Chimaphila umbellata</i>	C											+
<i>Convallaria majalis</i>	C	+	1	+	1	+	1	+	+	1		2
<i>Corylus avellana</i>	C						+	+				
<i>Dryopteris carthusiana</i>	C						+	+			+	
<i>Euonymus verrucosa</i>	C	+	+	+	1	1	1	1		+	+	+
<i>Fragaria vesca</i>	C							+				
<i>Frangula alnus</i>	C	+	+		+	+		+	+	+	+	+
<i>Fraxinus excelsior</i>	C			+								
<i>Galeopsis bifida</i>	C					+		+				

Приложение 5. (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Galium odoratum</i>	C	2	+	+								
<i>Glechoma hederacea</i>	C	+										
<i>Lamium maculatum</i>	C	1	1	+	+	1	2	1				
<i>Lathyrus vernus</i>	C	+	+	+	+	+						
<i>Luzula pilosa</i>	C		+	+	+		+	+	+	+	+	+
<i>Lycopodium clavatum</i>	C											+
<i>Maianthemum bifolium</i>	C	+	+	2	2		1		+	1	+	1
<i>Mercurialis perennis</i>	C											
<i>Moehringia trinervia</i>	C											
<i>Molinia caerulea</i>	C								+			
<i>Orthilia secunda</i>	C		+	+					+		+	
<i>Padus avium</i>	C					+		+				
<i>Picea abies</i>	C	+			+	+	+	+	+	+	+	2
<i>Polygonatum multiflorum</i>	C				+							
<i>Populus tremula</i>	C	+			+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Pteridium aquilinum</i>	C				+			1	2	1	+	2
<i>Pulmonaria obscura</i>	C	+										
<i>Quercus robur</i>	C		+	+	+		+	+	+	+		+
<i>Rubus saxatilis</i>	C	+	1	+	1	+	1	2	+	+	+	
<i>Solidago virgaurea</i>	C	+	+	+	+	+		+		+		
<i>Sorbus aucuparia</i>	C	+	+	+	+		+	1	+	+	+	1
<i>Stellaria holostea</i>	C	2	1	1	1	2	2	2			+	
<i>Tilia cordata</i>	C	+	+	+	1	+	+	1	1	1	1	1
<i>Trientalis europaea</i>	C		+	+	+				+	+	+	+
<i>Ulmus glabra</i>	C	+	+	+		+						
<i>Vaccinium myrtillus</i>	C				+	+		+	2	2	+	+
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	C								1	+		1
<i>Viola mirabilis</i>	C	+		+								

Примечание. Авторы геоботанических описаний — А.В. Горнов, М.В. Горнова.

Приложение 6.

Геоботанические описания широколиственных лесов с елью неморальнотравных

Номер описания	Ярус	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Сомкнутость яруса А, %		80	85	60	70	90	85	80	60	85	80	80
Сомкнутость яруса В, %		40	40	60	40	20	40	20	15	40	40	25
Покрытие яруса С, %		60	75	60	50	75	75	60	80	60	75	70
Покрытие яруса D, %		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Acer platanoides</i>	A	3	2	1	3	+	1	3	3	2	3	1
<i>Betula pubescens</i>	A									1		
<i>Fraxinus excelsior</i>	A		+		+	2					3	
<i>Picea abies</i>	A	2	2	3	1	2	2	1	3		1	2
<i>Populus tremula</i>	A						1	1	2	+		
<i>Quercus robur</i>	A	3	3	2	4	3	3	3	1	3	3	4
<i>Tilia cordata</i>	A		3	+	+	1	2	2		2	2	2
<i>Ulmus glabra</i>	A	+	+	2	1	2	2	+	1	2	2	2
<i>Acer platanoides</i>	B	+	+	+	1	+	1		+			
<i>Corylus avellana</i>	B	+	+	1		1	+	+		+		1
<i>Euonymus verrucosa</i>	B			+	+						+	
<i>Frangula alnus</i>	B								+			1
<i>Fraxinus excelsior</i>	B	+	+	+	+	+	+		+			
<i>Malus sylvestris</i>	B						+					
<i>Padus avium</i>	B			+			+	1			1	
<i>Picea abies</i>	B			1		1						
<i>Populus tremula</i>	B		+					+				
<i>Sorbus aucuparia</i>	B				+							
<i>Tilia cordata</i>	B	3	3	4	3	2	3	2	2	3	3	2
<i>Ulmus glabra</i>	B	+	1	1	+	+	+	+	+	+	1	+
<i>Acer platanoides</i>	C	1	1	1	1	1	3	1	1	+	1	1
<i>Actaea spicata</i>	C					+						
<i>Aegopodium podagraria</i>	C	+	+	+	+	1	+	1	+	+	1	+
<i>Alliaria petiolata</i>	C	+	+	+	+	+	+	+	+	1	+	2
<i>Anemonoides ranunculoides</i>	C	+										
<i>Angelica sylvestris</i>	C							+			+	
<i>Asarum europaeum</i>	C	+	+	+	+	1	1	+	+	+	1	+
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	C											1
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	C									+		
<i>Campanula latifolia</i>	C										+	
<i>Carex digitata</i>	C		+	+		+			+			
<i>Carex pilosa</i>	C	1	3	2		2	2	2	2	1	+	+
<i>Chelidonium majus</i>	C	+		+	+		+	+	+	+	+	

Приложение 6. (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Circaea lutetiana</i>	C	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Convallaria majalis</i>	C	2	3	2	3	1	+	2	4	3	+	3
<i>Corylus avellana</i>	C						+	+				
<i>Dactylorhiza fuchsii</i>	C			+								
<i>Dryopteris carthusiana</i>	C	+	+	+	+		+	+	+	+	+	1
<i>Dryopteris filix-mas</i>	C		+			+	+		+		+	
<i>Epilobium sp.</i>	C			+								
<i>Euonymus verrucosa</i>	C	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+
<i>Ficaria verna</i>	C		+									
<i>Frangula alnus</i>	C											+
<i>Fraxinus excelsior</i>	C	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Galeobdolon luteum</i>	C	2	+	2	2	2	3	2	1	2	2	2
<i>Galeopsis bifida</i>	C					+	+	+	+	+	+	+
<i>Galium intermedium</i>	C										+	
<i>Galium odoratum</i>	C	+	+	1	+	+	1	1	+		+	+
<i>Geranium robertianum</i>	C			+			+				+	
<i>Geum urbanum</i>	C	+	+	+	+	1	+	+	+	+	+	+
<i>Glechoma hederacea</i>	C	+	+	+	1	+	+	+	+	+	+	+
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	C							+				
<i>Impatiens noli-tangere</i>	C					+					+	
<i>Lamium maculatum</i>	C	1	2	2	+	1	2	3	+	1	2	3
<i>Lathraea squamaria</i>	C						+					
<i>Lathyrus vernus</i>	C	+	+	+	+	1	+	+	+	+	+	+
<i>Luzula pilosa</i>	C	+							+			+
<i>Maianthemum bifolium</i>	C	1	+	+	+	+	+	1	1	+		1
<i>Malus sylvestris</i>	C	+			+		+					
<i>Melica nutans</i>	C				+							
<i>Mercurialis perennis</i>	C	2	2	2	2	3	+	+	+	+	4	+
<i>Milium effusum</i>	C	+		+	+	+	1	+	+	1	1	1
<i>Moehringia trinervia</i>	C				+	+			+	+	+	+
<i>Mycelis muralis</i>	C	+										
<i>Myosoton aquaticum</i>	C											
<i>Padus avium</i>	C				+		+	+			+	
<i>Paris quadrifolia</i>	C			+		+					+	
<i>Picea abies</i>	C											
<i>Platanthera bifolia</i>	C							+				
<i>Polygonatum multiflorum</i>	C	1	+	+	+	+	1	+	+	+	+	+
<i>Populus tremula</i>	C		+				+	+	+	+		
<i>Pulmonaria obscura</i>	C	+	+	+	+	+	1	+	+		+	+
<i>Quercus robur</i>	C	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Rubus idaeus</i>	C			1				+	+	+		+
<i>Rubus saxatilis</i>	C	+	+		+		+		+	+		+

Приложение 6. (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Sorbus aucuparia</i>	C				+							+
<i>Stachys sylvatica</i>	C					+	+					
<i>Stellaria holostea</i>	C	3	2	3	2	2	3	3	2	3	1	3
<i>Tilia cordata</i>	C	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Trientalis europaea</i>	C				+		+	+				+
<i>Ulmus glabra</i>	C	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Urtica dioica</i>	C		+	+		+	+	+		+	1	
<i>Viola mirabilis</i>	C			+		+						

Примечание. Авторы геоботанических описаний — А.В. Горнов, М.В. Горнова.



Рисунок 1.1. Расположение пунктов постоянного наблюдения (ППН) в таежных лесах.



Рисунок 2.1.1. Сообщества ранней стадии послерубочной сукцессии.

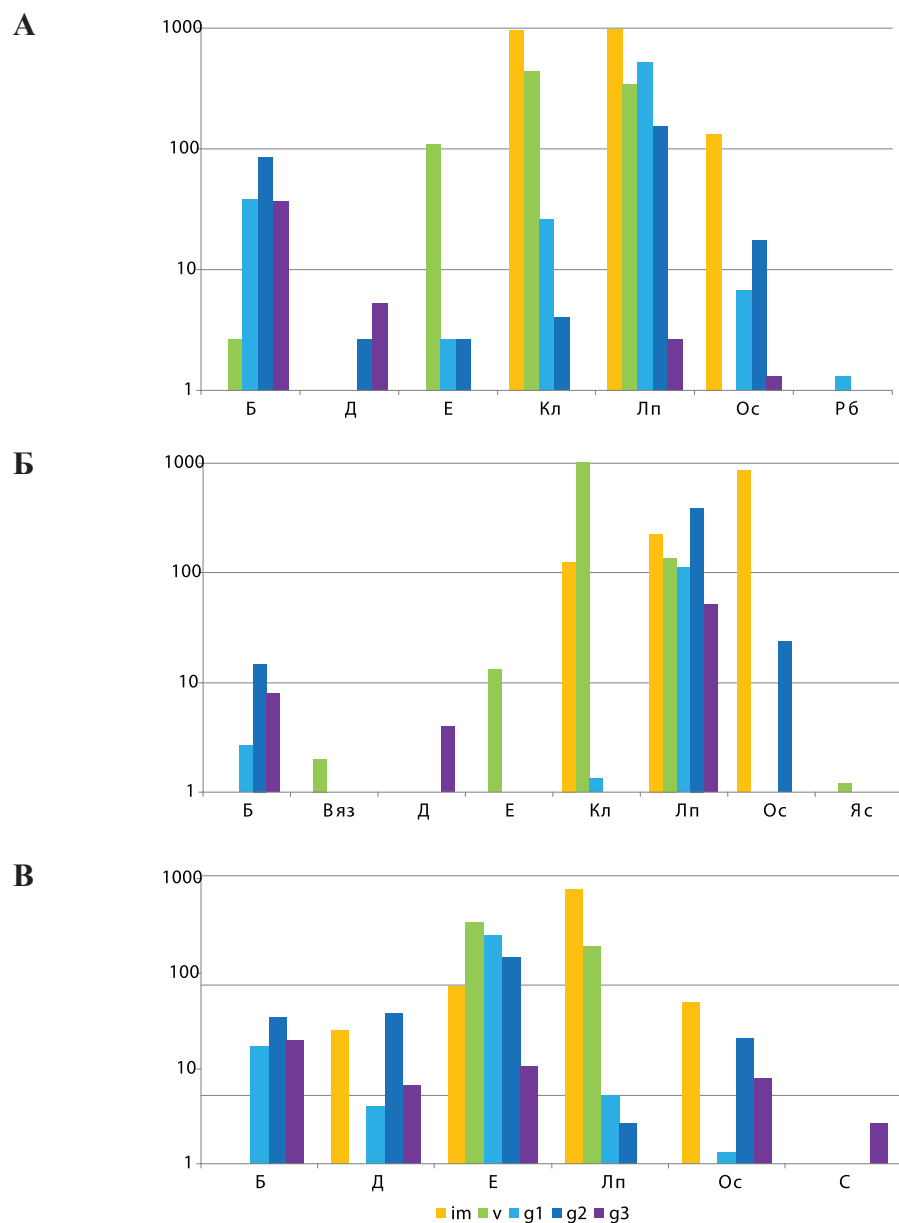


Рисунок 2.1.2. Онтогенетическая структура популяций деревьев в сообществах трех сукцессионных стадий (А — ранняя, Б — промежуточная, В — поздняя). По оси ординат — $Lg N$ особей. Обозначения: онтогенетические состояния особей: im — имматурное, v — виргинильное, g1 — молодое генеративное, g2 — зрелое генеративное, g3 — старое генеративное. Б — береза, Д — дуб, Е — ель, Кл — клен остролистный, Лп — липа, Ос — осина, Рб — рябина, Яс — ясень, С — сосна.



Рисунок 2.1.3. Сообщества переходной стадии послерубочной сукцессии.



Рисунок 2.1.4. Сообщества поздней стадии послерубочной сукцессии.

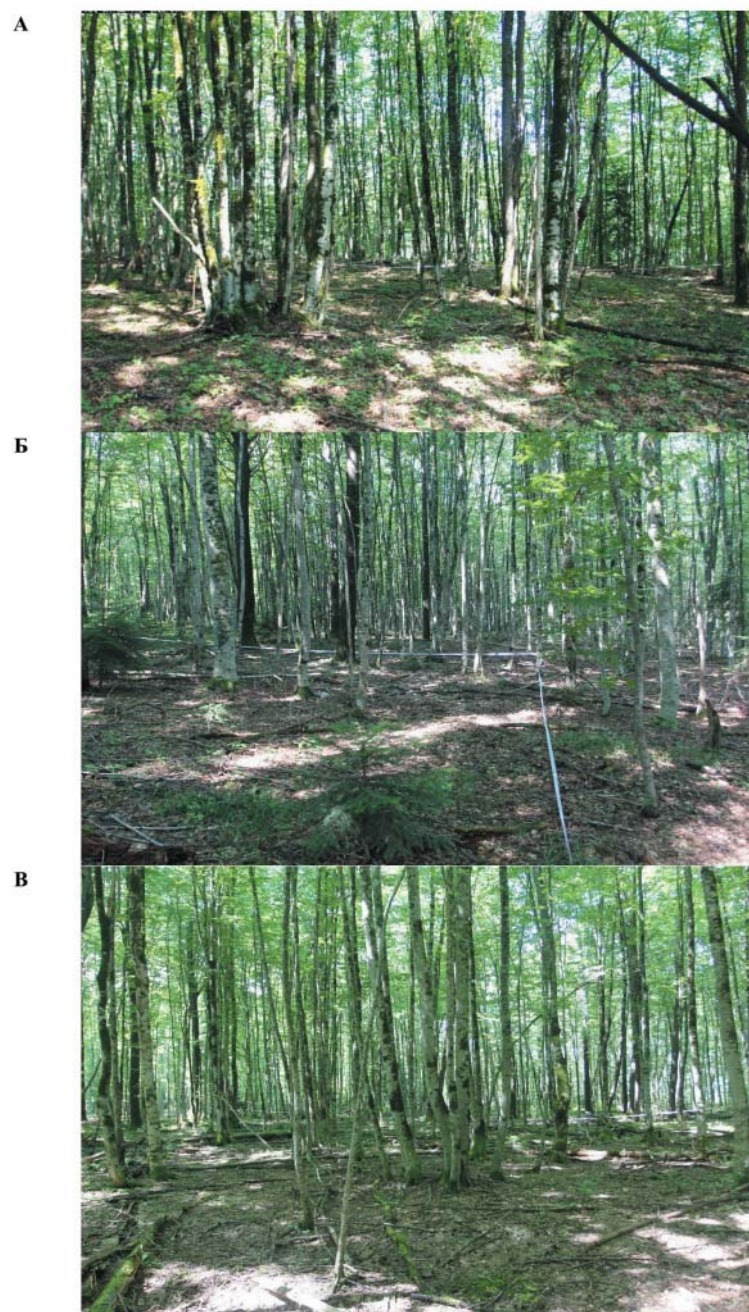


Рисунок 2.2.1. Площадки ранней стадии сукцессии — осиново-грабовые жимолостно-мелкотранные сообщества (А — площадка 1-1; Б — площадка 1-2; В — площадка 1-3).



Рисунок 2.2.3. Площадки переходной стадии сукцессии — буково-пихто-грабовые мелкотравные сообщества (А — площадка 2-1; Б — площадка 2-2; В — площадка 2-3).

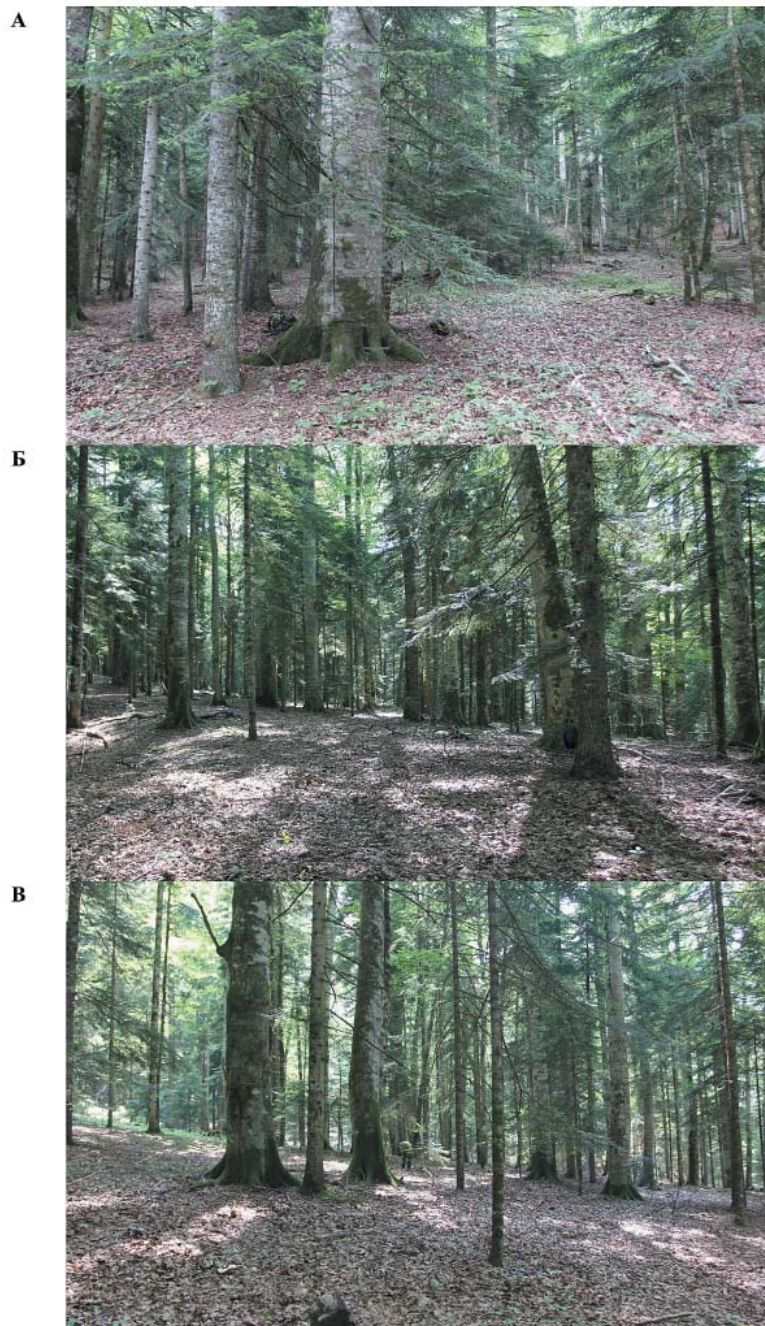


Рисунок 2.2.4. Площадки поздней (терминальной) стадии сукцессии — пихто-буковые мертвopoкpoвные cooбщecтвa (А — плoщaдкa 3-1; Б — плoщaдкa 3-2; В — плoщaдкa 3-3).

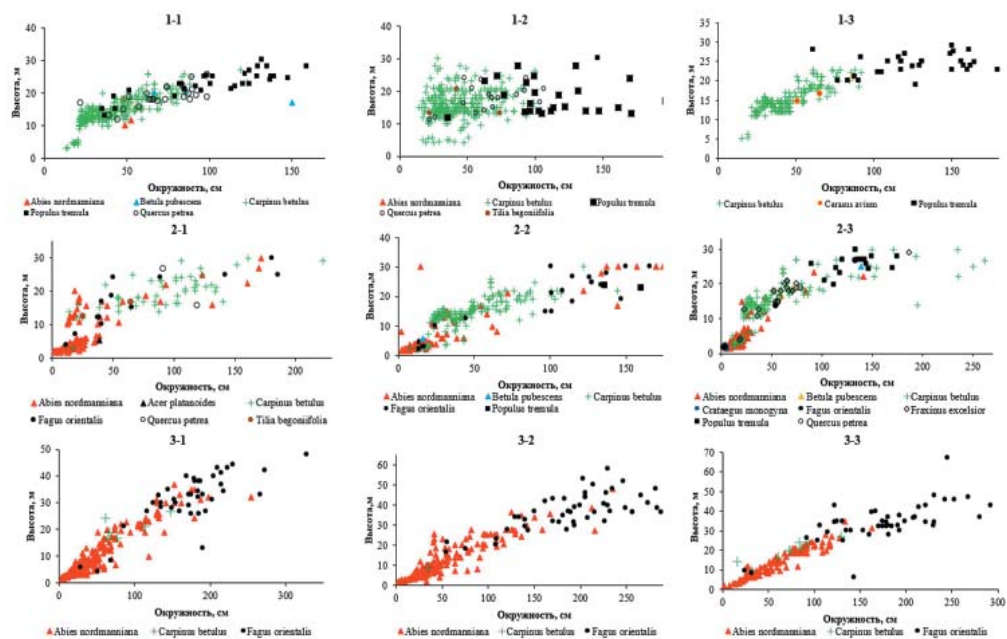


Рисунок 2.2.5. Соотношение высоты и окружности стволов деревьев от 1,5 метров на разных стадиях сукцессии.

1-1, 1-2, 1-3 — пробные площадки первой (ранней) стадии сукцессии; 2-1, 2-2, 2-3 — второй (переходной) стадии; 3-1, 3-2, 3-3 — третьей (терминальной).



Рисунок 2.3.1. Сосняки кустарничково-зеленомошные бореальнотравные.

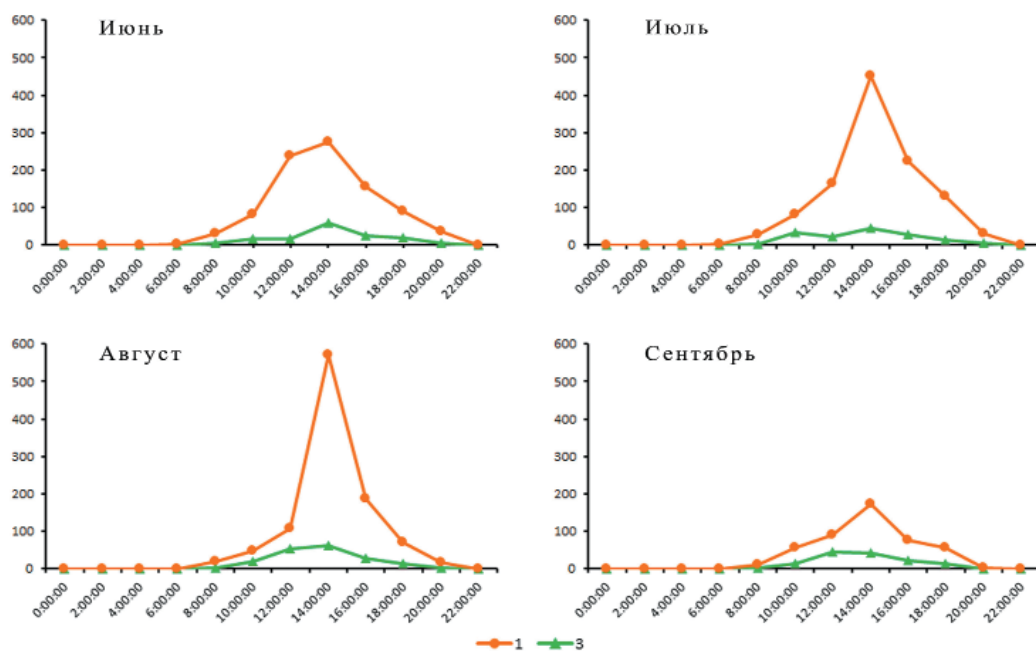


Рисунок 2.3.2. Среднемесячные значения ФАР на уровне травяного покрова. По оси абсцисс — время суток, по оси ординат — значения ФАР в $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$. 1 — сосняки кустарничково-зеленомошные бореальноотравные; 2 — широколиственные леса с елью неморальноотравные.

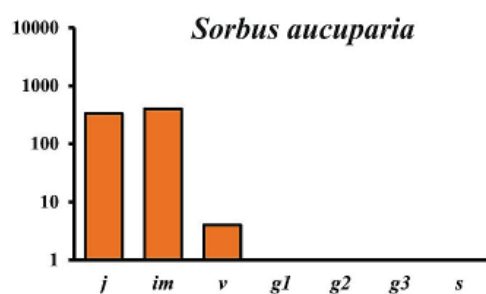
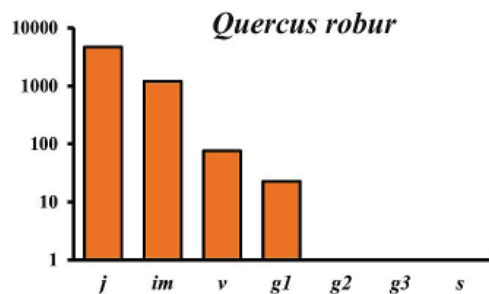
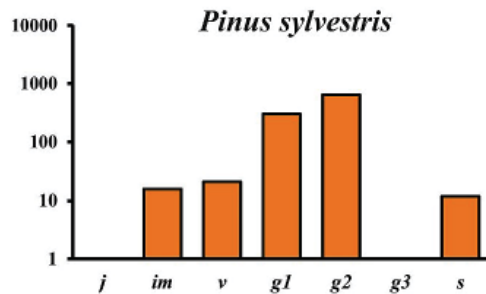
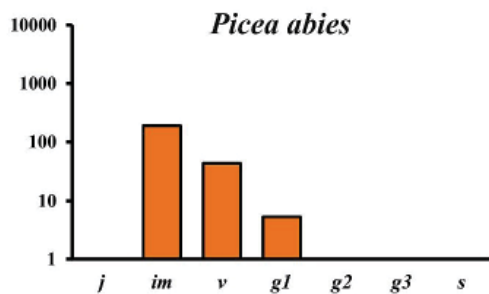
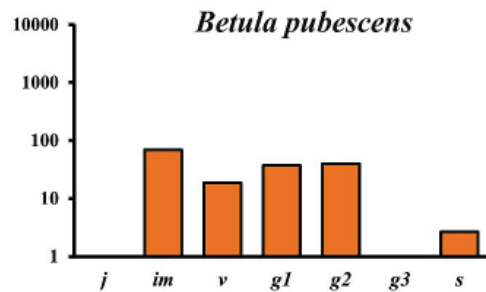
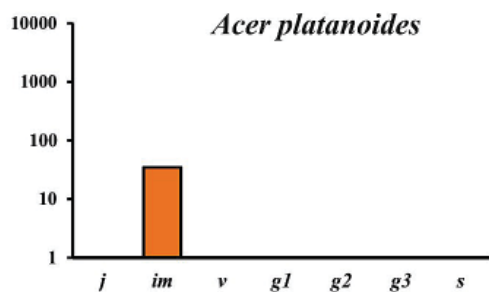


Рисунок 2.3.3. Онтонетическая структура популяций деревьев в сосняках кустарничково-зеленомошных. По оси абсцисс — онтонетические состояния, по оси ординат — Lg N особей. Онтонетические состояния особей: *j* — ювенильное, *im* — имматурное, *v* — виргинильное, *g*₁ — молодое генеративное, *g*₂ — зрелое генеративное, *g*₃ — старое генеративное, *s* — сенильное.



Рисунок 2.3.4. Смешанные леса с сосной, елью, дубом и др. неморально-бореальнотравные.

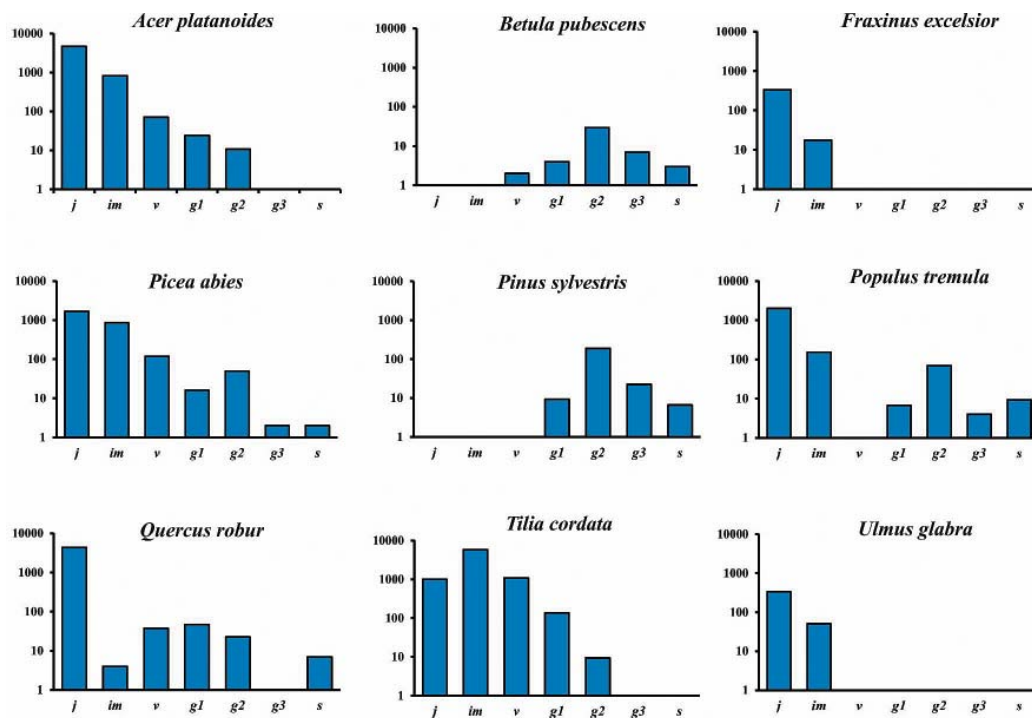


Рисунок 2.3.5. Онтогенетическая структура популяций деревьев в смешанном лесу с сосной, елью, дубом и др. неморально-бореальнотравном. По оси абсцисс — онтогенетические состояния, по оси ординат — Lg N особей. Онтогенетические состояния особей: *j* — ювенильное, *im* — имматурное, *v* — виргинильное, *g1* — молодое генеративное, *g2* — зрелое генеративное, *g3* — старое генеративное, *s* — сенильное.



Рисунок 2.3.6. Широколиственные леса с елью неморальнотравные.



Рисунок 2.3.7. Ветровально-почвенный комплекс в широколиственном лесу с елью неморальнотравном.

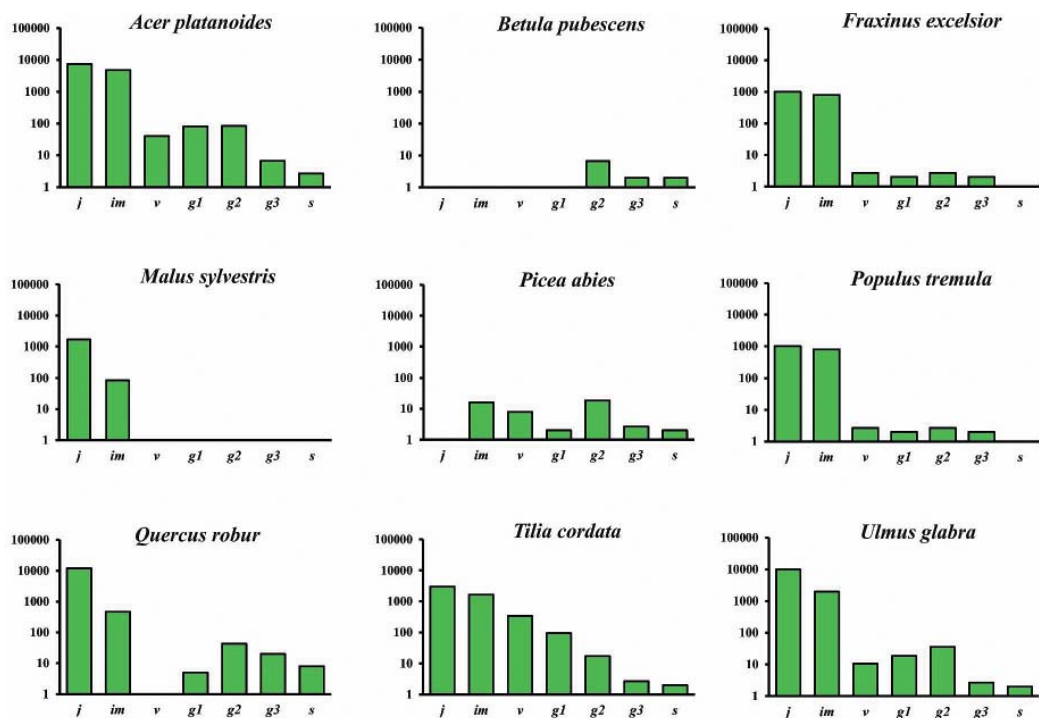


Рисунок 2.3.8. Онтогенетическая структура популяций деревьев в широколиственном лесу с елью неморальнотравном. По оси абсцисс — онтогенетические состояния, по оси ординат — Lg N особей. Онтогенетические состояния особей: *j* — ювенильное, *im* — имматурное, *v* — виргинильное, *g*₁ — молодое генеративное, *g*₂ — зрелое генеративное, *g*₃ — старое генеративное, *s* — сенильное.

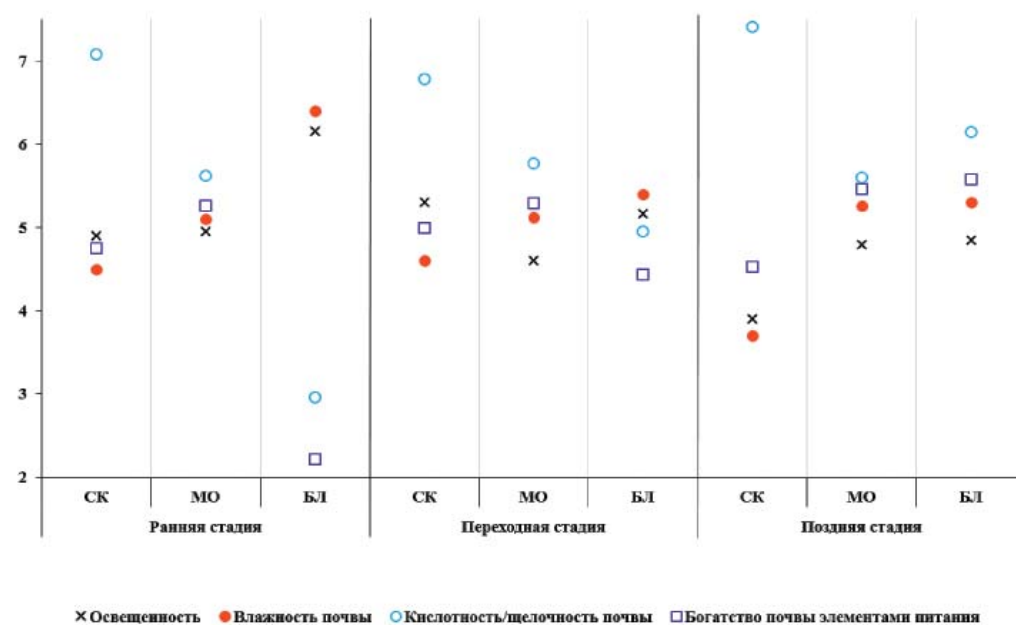


Рисунок 2.4.1. Средневзвешенные баллы экологических факторов по шкале Г. Элленберга для площадок на разных стадиях сукцессии Северо-Западного Кавказа (СК), Брянского леса (БЛ) и Москворецко-Окской равнины (МО).

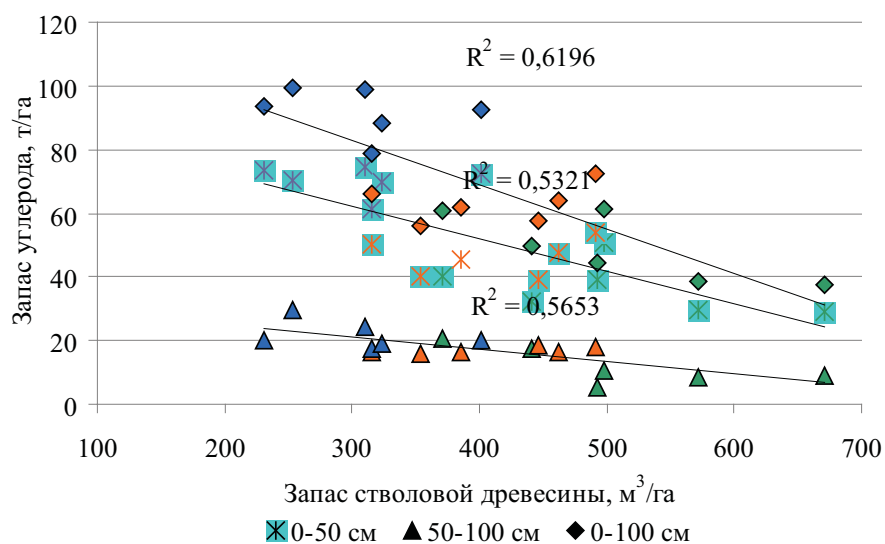


Рисунок 3.2.4. Зависимость запаса углерода в минеральных горизонтах почв от запаса стволовой древесины в хвойно-широколиственных лесах с преобладанием древесных растений с быстроразлагаемым опадом. Здесь и на рис. 3.2.5 зеленые точки — Брянское полесье, оранжевые — Северо-Западный Кавказ, синие — Москворецко-Окская равнина.

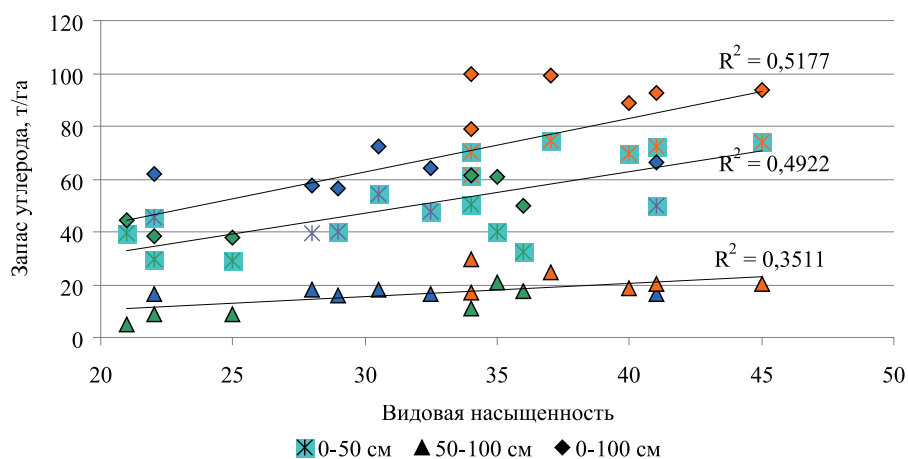


Рисунок 3.2.5. Зависимость запаса углерода в минеральных горизонтах почв от видовой насыщенности в хвойно-широколиственных лесах с преобладанием древесных растений с быстроразлагаемым опадом.

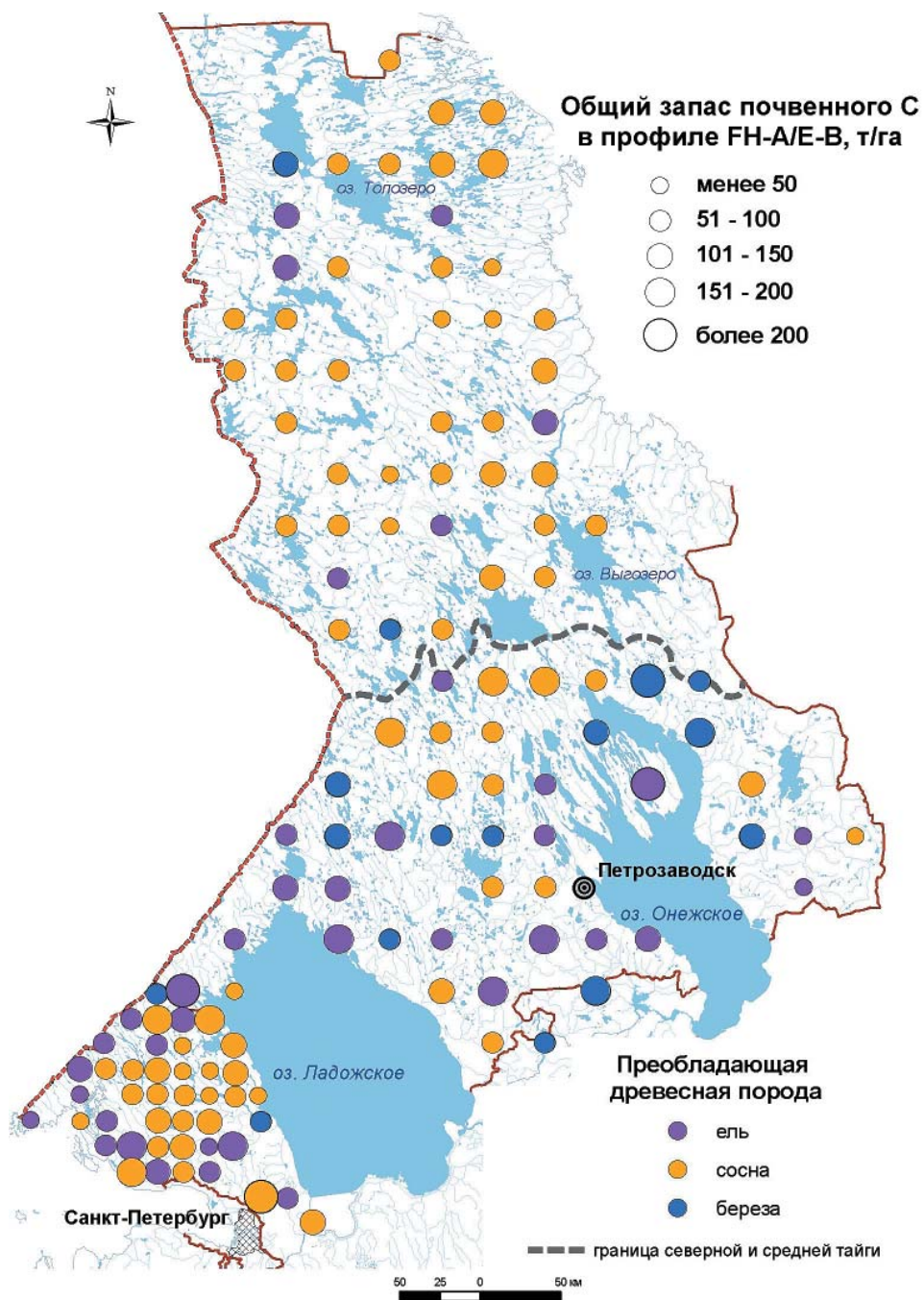


Рисунок 3.3.2. Общий запас почвенного углерода в профиле FH-A/E-B, т/га.

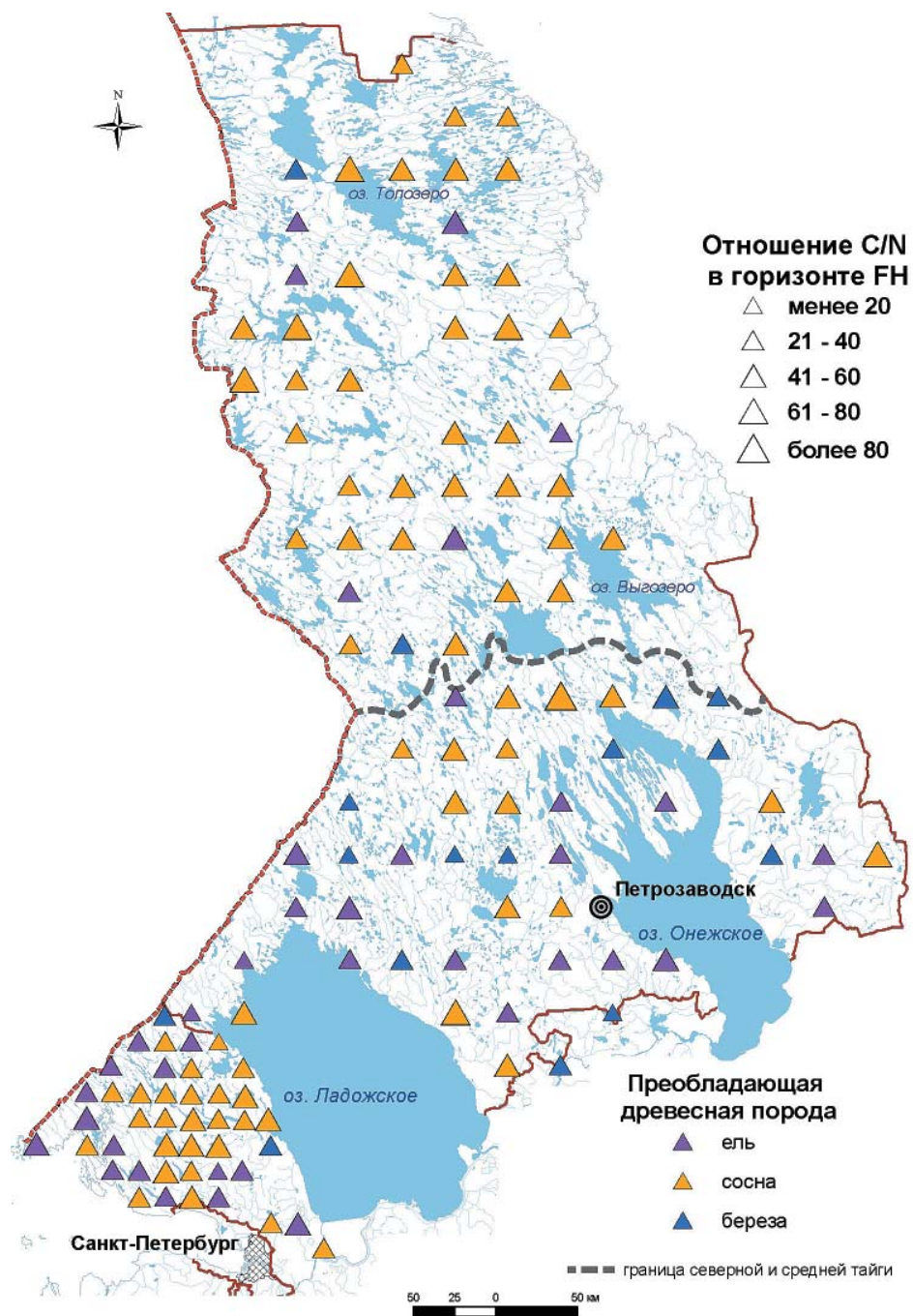


Рисунок 3.3.3. Отношение C/N в горизонте FH.

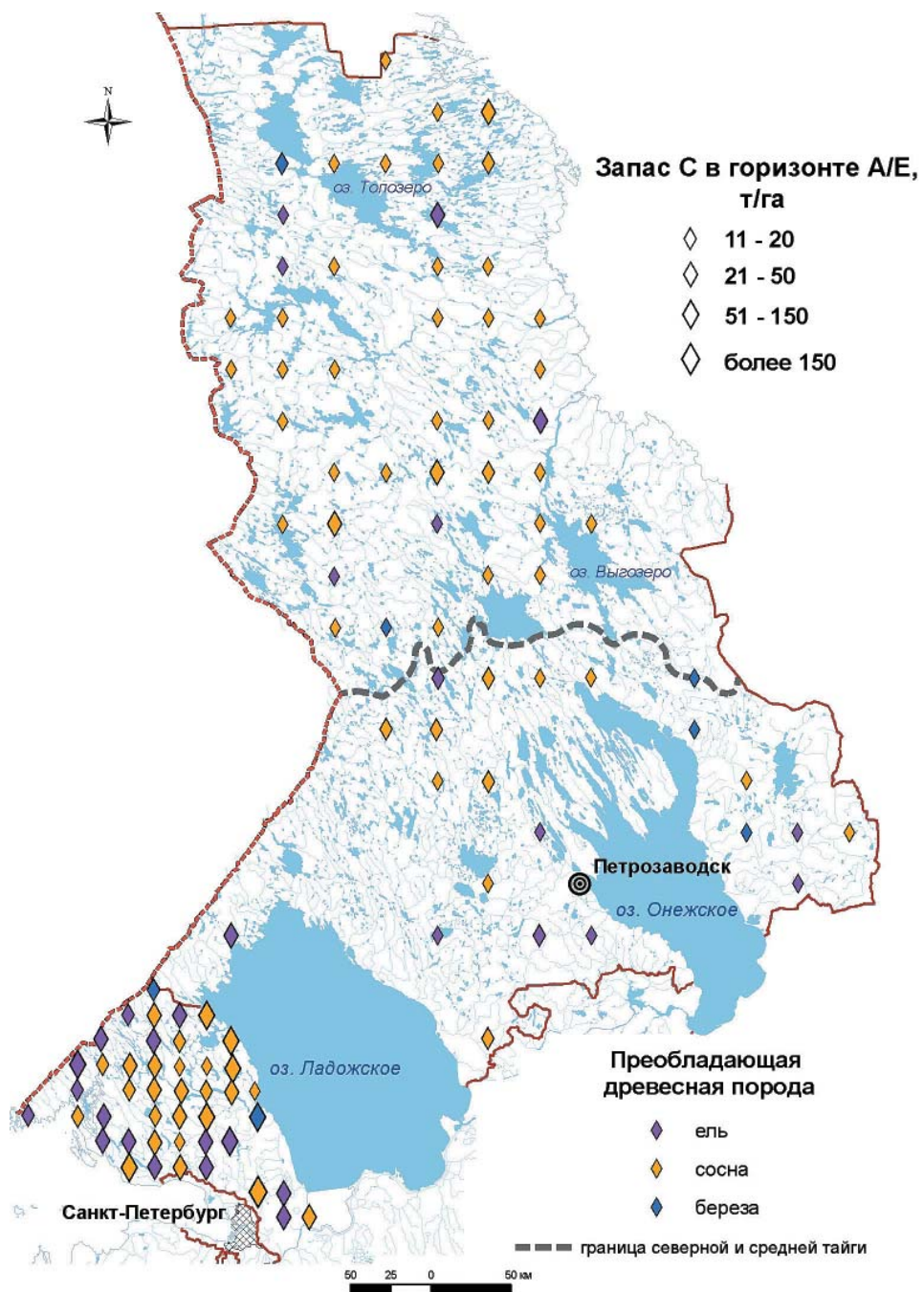


Рисунок 3.3.4. Запасы углерода в горизонте А/Е, т/га.

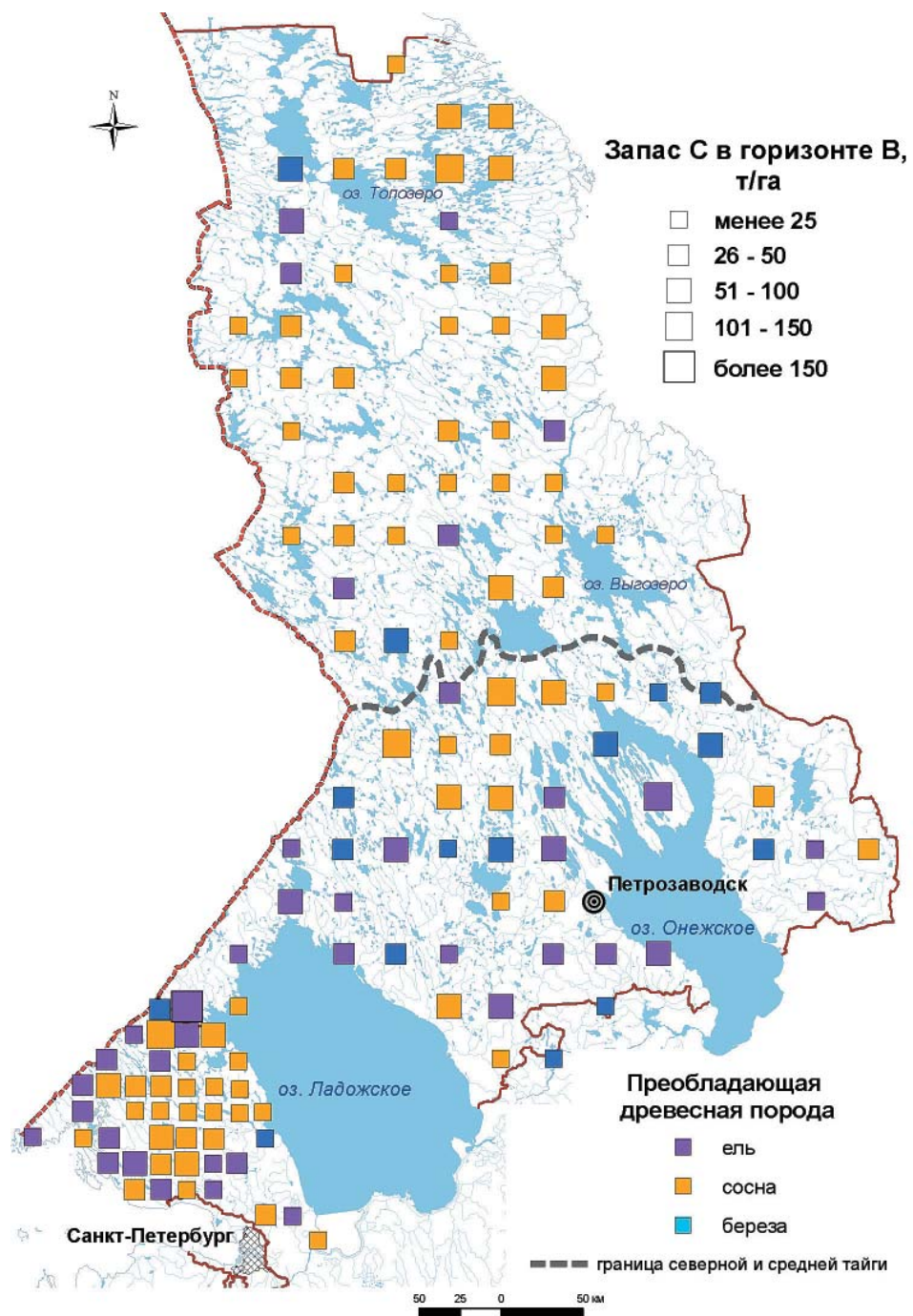


Рисунок 3.3.5. Запасы углерода в горизонте В, т/га

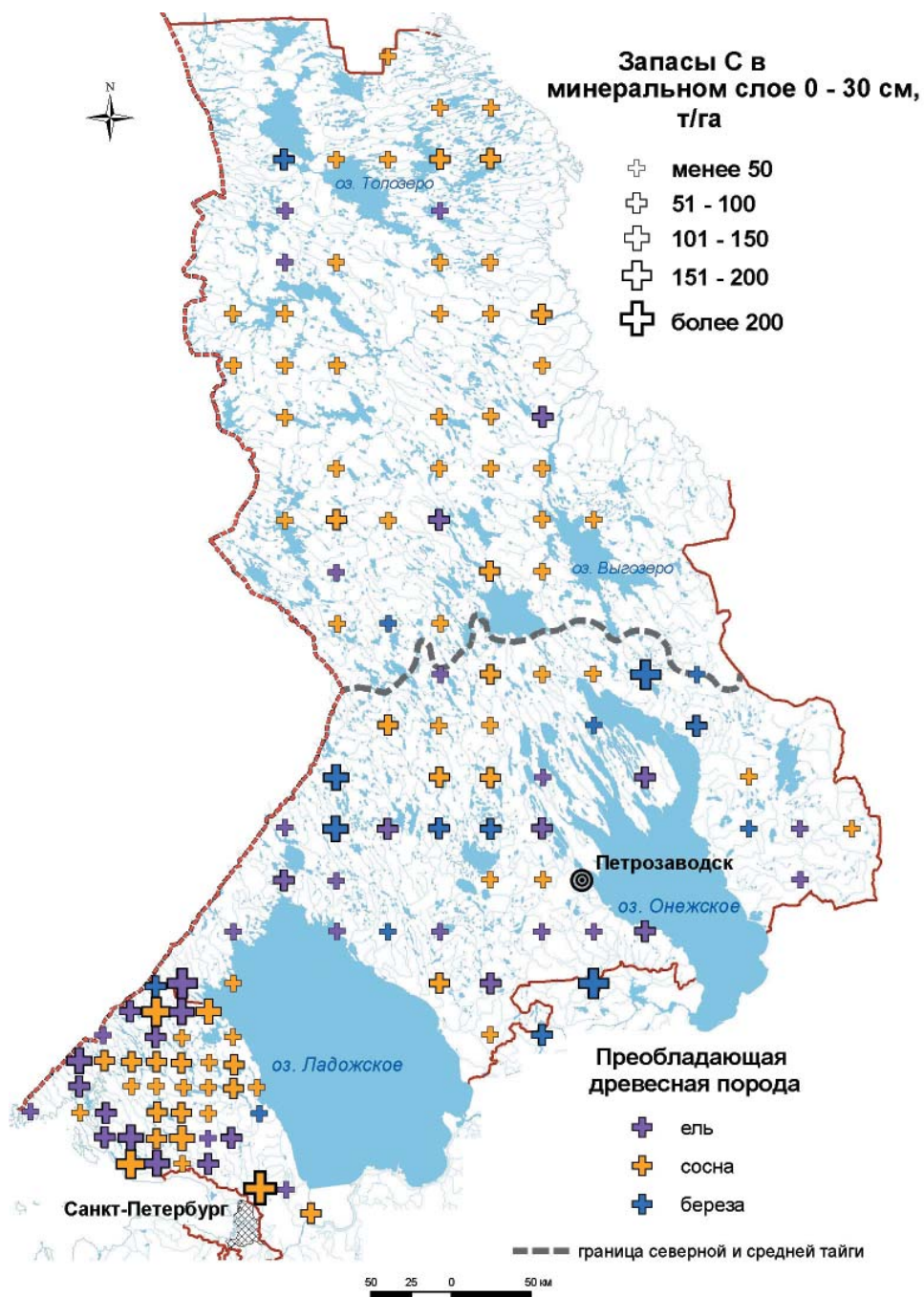


Рисунок 3.3.6. Запасы углерода в минеральном слое 0–30 см, т/га.

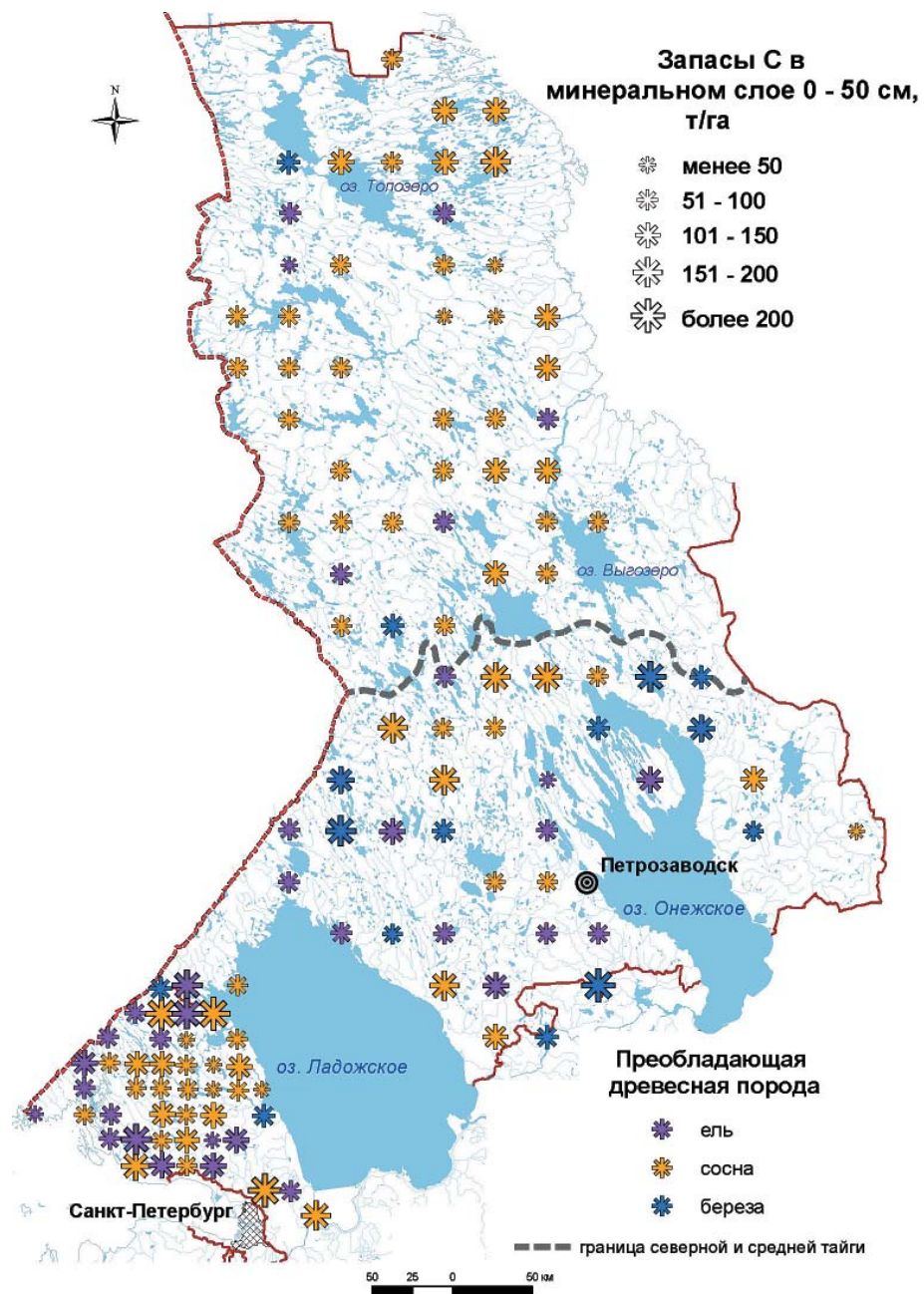


Рисунок 3.3.7. Запасы углерода в минеральном слое 0–50 см, т/га. Здесь и на рис.3.3.8 не представлены данные по 8 ППН, поскольку мощность почвенного профиля была меньше 30 см.

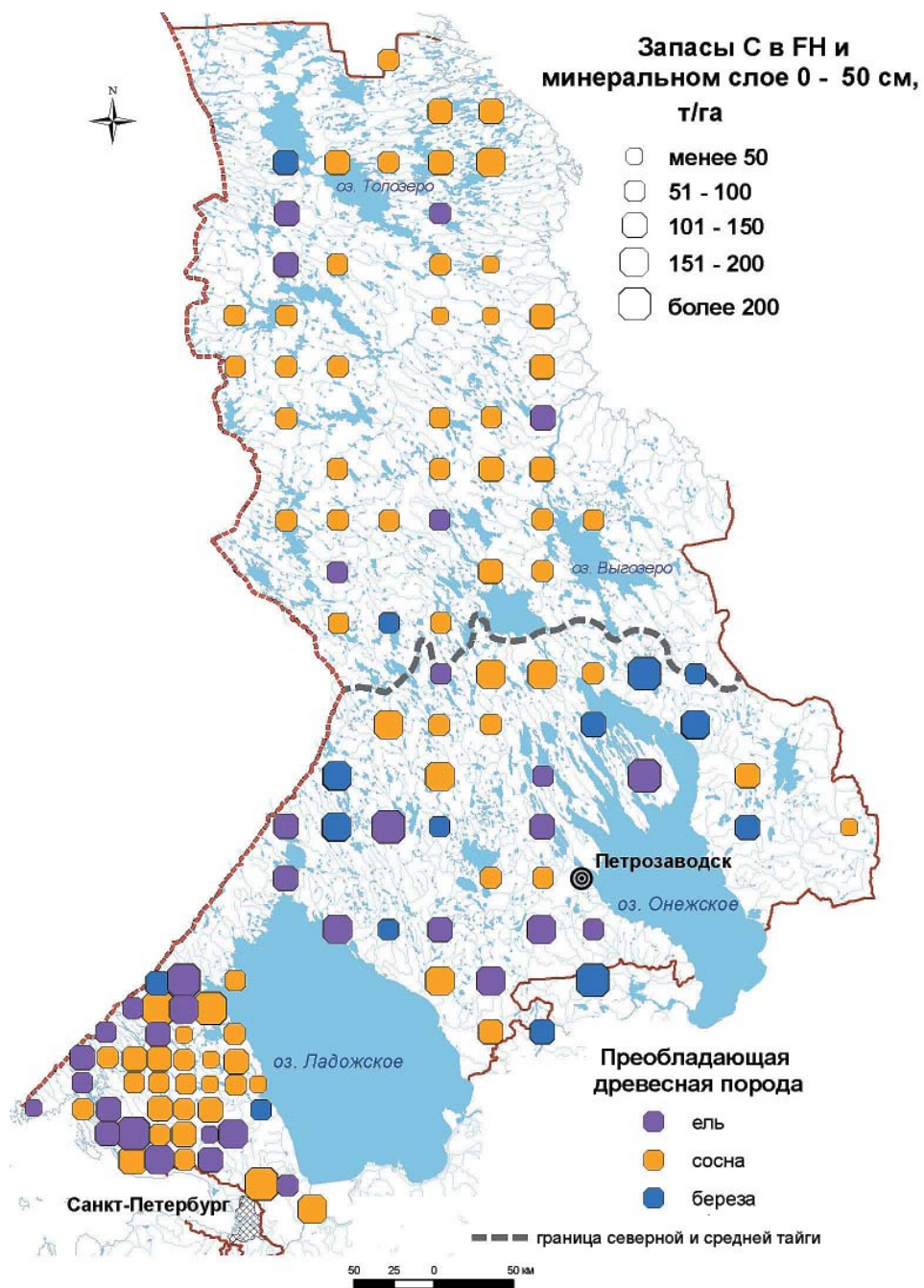


Рисунок 3.3.8. Запасы углерода в горизонте FH и минеральном слое 0–50 см, т/га.