

РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

*Центрально-Лесной государственный природный
биосферный заповедник*

**Сукцессионные процессы в заповедниках России и
проблемы сохранения биологического разнообразия**

Санкт-Петербург

1999

УДК 504.7.006 (470)+630*182.21+574.4+504.73+504.74 ББК 28.088

Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия / Под ред. О.В.Смирновой, Е.С.Шапошникова - СПб.: РБО, 1999. - 549 с.

В рукописи представлены результаты многолетних совместных исследований сотрудников восьми российских заповедников и специалистов академических учреждений и вузов страны. Основополагающей идеей, объединяющей эти работы, стала необходимость оценить статус лесов европейской части России, определить степень потери биологического разнообразия и дать в связи с этим научно обоснованные рекомендации по восстановлению естественного хода процессов, сохранению уникальных лесных экосистем и щадящему их использованию на эксплуатируемых территориях. Многолетние уникальные наблюдения на охраняемых территориях были обобщены при финансировании в рамках федеральных программ «Экологическая безопасность России», «Биологическое разнообразие», и при поддержке других фондов: фонда Дж.Сороса по программе «Биоразнообразие» 1995-96, программы НИОКР № I з – 98 от 20.02. 1998 г. программ I™ЭФ (соглашение № II – В/12 – 98 от 22.12.1997 г., соглашение № II В/25-99 от 23.04.1999 г.). Публикуется значительный материал, представляющий огромную ценность для регионального и федерального планирования природопользования. Результаты исследований в естественных эталонных экосистемах вызовут несомненный интерес за рубежом. Обширные резюме и подписи к рисункам, графикам и таблицам на английском языке делают материал доступным для понимания зарубежным ученым.

Рукопись подготовлена к печати благодаря финансовой поддержке АБ ИНКОМБАНК.

Ответственные редакторы

О.В.Смирнова, Е.С.Шапошников

Минаева Т.Ю.

Редакция

Понадков Р.В., Заугольнова Л.Б.,

Коротков В.Н.

Рецензенты

Л.М.Носова, Ю.Н.Нешатаев

Секретарь

Минаева Т.Ю.

Forest successions in protected areas of Russia and problems of biodiversity conservation / Eds. O.V.Smirnova, E.S.Shaposhnikov – St-Petersburg: Russian Botanical Society, 1999. - 549 c.

The book presents results of long term joint investigations of the research staff of eight Russian Nature Reserves (zapovedniks), Institutes of Russian Academy of Science and Universities. The main idea that joined the investigations was to evaluate the forest succession status in the European part of Russia and define the level of losses in the biological diversity. And thus to provide scientifically proved recommendations for the restoration of natural processes, conservation of unique forest ecosystems and their sustainable using. The long term investigations on the protected areas were summarized and generalized within two federal programs "Ecological Security of Russia" and "Biological Diversity" and with the financial support of several foundations: «Biodiversity» program of Sores Foundation 1995-96, NIOCR program № I з – 98 from 20.02. 1998 г. Global Ecological Foundation program (agreement № II – В/12 – 98 from 22.12.1997 г., agreement № II В/25-99 from 23.04.1999 г.) Significant material of great value for the federal and regional land using planning is published. The results of investigations of the natural ecosystems are supposed to be of interest for the foreign scientists. English resume at the end of each chapter and translation of captures and signs in tables and figures should help to get better understanding of the given data.

The publication was prepared with the financial support of AB "INKOMBANK"

Editors:

O.V.Smirnova, E.S.Shaposhnikov

Editorial board:

R.V.Popadyuk, L.B.Zaugolnova,

Korotkov V.N.

Reviewed by:

L. M.Nosova

©Русское Ботаническое Общество, 1999

©Нелидовская типография, 1999

Y.N.Neshatayev

Secretary:

T.Y.Minayeva

©Russian Botanical Society, 1999

©Nelidovo Press, 1999

ISBN 5-86871-030-4

СУКЦЕССИОННЫЕ ПРОЦЕССЫ В ЗАПОВЕДНИКАХ РОССИИ И ПРОБЛЕМЫ СОХРАНЕНИЯ БИОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ

Ответственные редакторы Смирнова О.В., Шапошников Е.С.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ. Смирнова О.В., Шапошников Е.С.	11
ГЛАВА 1. ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ СТРУКТУРЫ И ДИНАМИКИ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ И МЕТОДЫ ИХ ИЗУЧЕНИЯ.	14
1.1. Концепция иерархического континуума как основа для анализа сукцессионных процессов и разработки методов сохранения биоразнообразия. Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Попадюк Р.В.	14
1.1.1. Истоки и современный этап развития концепции иерархического континуума.	14
1.1.2. Популяционная организация биогеоценотического покрова лесных территорий.	17
1.3. Мозаики автотрофов (фитогенные популяционные мозаики).	18
1.1.4. Мозаики гетеротрофов (зоогенные и микогенные популяционные мозаики).	20
1.1.5. Заключение.	25
1.2. Методические подходы и методы оценки изменений биоразнообразия в ходе сукцессий. Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Попадюк Р.В.	26
1.2.1. Реконструкция биогеоценотического покрова доагрикультурного облика.	26
1.2.2. Историко-архивный анализ растительности в связи с антропогенной деятельностью в историческое время.	27
1.2.3. Оценка экологического потенциала местообитаний по свойствам экотона и экологическим амплитудам растений.	27
1.2.4. Оценка структурного и типологического разнообразия современной растительности.	28
1.2.5. Оценка сукцессионных трендов и потерь биоразнообразия на основе сравнения современного и реконструированного состояния лесов.	30
1.3. Методические подходы к анализу сукцессионных процессов в почвенном покрове. Пономаренко Е.В.	34
1.3.1. Комплексы морфологических признаков, формируемых некоторыми локальными факторами почвообразования и видами природопользования.	35
1.3.2. Критерии сукцессивности в почвенном покрове.	52
1.3.3. Определение направлений сукцессионных изменений почвенного покрова.	54
1.3.4. Заключение.	56
ГЛАВА 2. ЗАПОВЕДНИК «КАЛУЖСКИЕ ЗАСЕКИ». Попадюк Р.В., Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Ханина Л.Г., Бобровский М.В., Яницкая Т.Ю.	58
2.1. Краткая характеристика природных условий.	58
2.2. Типы хозяйственного использования лесных земель заповедника.	59
2.3. Методика исследований.	62
2.4. Основные биотопы заповедника и его охранной зоны.	64
2.5. Ординация групп сообществ по степени нарушенности онтогенетической структуры популяций.	69
2.6. Комплексная оценка сукцессионного состояния групп сообществ.	75
2.7. Заключение.	90
Приложение к главе 2. Видовой состав эколого-ценотических групп в исследованных биотопах.	91
Resume.	105
Глава 3. ПРИРОДНО-ИСТОРИЧЕСКИЙ ЗАПОВЕДНИК-ЛЕСПАРКХОЗ «ГОРКИ». Корогков В.Н.	106
3.1. Краткая характеристика природных условий.	106

3.2. История хозяйственного использования территории.....	107
3.3. Таксационная характеристика лесов с разной историей природопользования (с использованием совмещенной автоматизированной поисковой системы). Коротков В.Н., Паленова М.М., Полядюк Р.В.	112
3.4. Оценка сукцессионного состояния лесов с с разной историей хозяйственного использования.....	118
3.4.1. Флористический состав лесов.....	118
3.4.2. Оценка экологических условий по экологическим шкалам.....	118
3.4.3. Флористическая классификация лесной растительности.....	119
3.4.4. Оценка признаков сукцессионного состояния лесных биотопов.....	125
3.5. Современное состояние и прогноз развития островных лесных массивов на основе популяционного анализа. Коротков В.Н., Евстигнеев О.И.	131
3.6. Эксперименты по восстановлению разновозрастных полидоминантных лесов.....	142
3.7. Рекомендации по восстановлению лесных массивов.....	146
Resume.....	149
ГЛАВА 4. ЗАПОВЕДНИК “БРЯНСКИЙ ЛЕС”	151
4.1. Объект и методика исследования. Евстигнеев О.И.	151
4.2. История природопользования на территории Неруссо-Деснянского Полесья. Беляева Т.В.	152
4.2.1. Археологическое прошлое региона и перечень исторических источников.....	152
4.2.2. Неруссо-Деснянское Полесье в XVIII - XIX веках.....	154
4.3. Классификация лесной растительности заповедника “Брянский лес”. Морозова О.В.	161
4.3.1. Класс бореальных лесов <i>Vaccinio-Piceetea</i>	161
4.3.2. Неморальные леса класса <i>Quercio-Fagetea</i>	163
4.3.3. Затопленные леса класса <i>Alnetea glutinosae</i>	166
4.4. Ландшафтная структура и современная растительность Неруссо-Деснянского Полесья. Евстигнеев О.И., Федотов Ю.П.	168
4.4.1. Долинный комплекс.....	169
4.4.2. Полесский комплекс.....	172
4.4.3. Предполесский комплекс.....	174
4.4.4. Заключение.....	174
4.5. Механизмы и направления демулационных смен лесной растительности Неруссо-Деснянского Полесья.....	190
4.5.1. Демулационные смены лесной растительности задровых местностей. Евстигнеев О.И., Беляева Т.В., Романовский А.М., Косенко С.М., Коротков В.Н.	190
4.5.2. Демулационные смены лесной растительности моренно-задровых местностей. Евстигнеев О.И., Романовский А. М.	197
4.6. Сукцессионные процессы в растительном покрове малых рек. Евстигнеев О.И., Беляков К.В.	200
4.7. Экологический анализ флоры пойменных местностей Неруссо-Деснянского Полесья на примере поймы реки Неруссы. Браславская Т.Ю.	218
4.7.1. Общая характеристика поймы и классификация территориальных выделов.....	219
4.7.2. Методика сбора и обработки материала.....	221
4.7.3. Экологические группы видов в пойме.....	222
4.7.4. Типология, синтаксономическая характеристика и иерархия парциальных флор поймы.....	229
4.8. Заключение. Евстигнеев О.И.	234
Resume.....	234
Глава 5. ПРИОКСКО-ТЕРРАСНЫЙ ЗАПОВЕДНИК	236
5.1. Краткая характеристика природных условий и методика исследований. Смирнова О.В.	236
5.2. История природопользования на территории Приокско-Террасного государственного заповедника.....	237
5.2.1. Анализ археологических данных и архивных документов. Офман Г.Ю.	237
5.2.2 Реконструкция истории природопользования и динамики экосистем по почвенно-	

морфологическим признакам (метод «Археологии экосистем»). Пономаренко Е.В., Пономаренко С.В., Офман Г.Ю., Беляева Г.В.	244
5.3. Экологический и демографический анализ растительных сообществ заповедника. Смирнова О.В., Понадиок Р.В.	254
5.4. Экологическая и сукцессионная дифференциация лесной растительности (на примере бассейна реки Таденки) Заугольнова Л.Б.	264
5.5. Биоэкологическая и демографическая характеристика территориальных контуров растительности. Смирнова О.В., Понадиок Р.В., Ханнина Л.Г., Бобровский М.В., Глухова Е.М.	271
5.6. Заключение. Смирнова О.В.	294
Resume	294
ГЛАВА 6. ЦЕНТРАЛЬНО-ЛЕСНОЙ БИОСФЕРНЫЙ ЗАПОВЕДНИК	296
6.1 Характеристика региона и природные условия территории заповедника. Минаева Т.Ю., Шапошников Е.С.	296
6.2 Использование земель и воздействие на природу Центрально-Лесного заповедника (конец 16 - начало 20 вв.). Каримов А.Э., Носова М.Б.	299
6.3 Структурное, видовое и типологическое разнообразие лесных сообществ ЦЛГЗ	311
6.3.1. Условия формирования флоры и растительности ЦЛГЗ Минаева Т.Ю., Шапошников Е.С.	311
6.3.2. Типологическая структура и флористическое разнообразие сообществ Кураева Е.Н., Минаева Т.Ю., Шапошников Е.С.	314
6.3.3 Синтаксономический анализ растительности еловых лесов ЦЛГЗ Кураева Е.Н., Минаева Т.Ю., Морозова О.В.	317
6.4 Типы и формы динамики лесов заповедного массива	323
6.4.1 Типизация форм динамики и принципы организации исследований сукцессионных процессов в лесах заповедника Пугачевский А.В., Шапошников Е.С.	323
6.4.2 Возрастная динамика древостоев и развитие лесных сообществ Пугачевский А.В., Шапошников Е.С.	325
6.4.3 Циклическая динамика сообществ еловых лесов в связи с единичными и групповыми вывалами Бобров А.А., Гончарук Н.Ю., Желтухина В.И., Коробов Е.Д., Минаева Т.Ю., Трофимов С.Я., Чередищченко О.В.	333
6.4.4 Посткатастрофическая естественная динамика компонентов экосистем еловых лесов заповедника	354
а) Массовое усыхание древостоев ели Минаева Т.Ю., Шапошников Е.С.	354
б) Процессы заболачивания еловых лесов Бобров А.А., Гончарук Н.Ю., Желтухина В.И., Коробов Е.Д., Минаева Т.Ю., Меньших Т.Б., Стародубцева О.А., Трофимов С.Я.	361
в) Демутационные процессы в нарушенных сплошными ветровалами еловых лесах Карпачевский Л.О., Кураева Е.Н., Минаева Т.Ю., Шапошников Е.С.	380
г) Пирогенные сукцессии в еловых лесах Гончарук Н.Ю., Казакевич А.А., Трофимов С.Я., Шапошников Е.С.	387
6.4.5 Формы антропогенной динамики южнотасжских лесных сообществ Гончарук Н.Ю., Желтухина В.И., Карпачевский Л.О., Коробов Е.Д., Минаева Т.Ю., Шапошников Е.С., Трофимов С.Я., Тюлин С.Я.	396

6.5. Заключение. Карначевский Л.О., Шапошников Е.С.	417
Resumе	418
ГЛАВА 7. ЗАПОВЕДНЫЙ ЛЕСНОЙ УЧАСТОК «САБАРСКИЙ». Понадиок Р.В., Прудников Е.А., Морозов А.Ю., Смирнова О.В., Самохина Т.Ю., Агафонова А.А., Красильников Е.А.	420
7.1. Природные условия	420
7.2. История освоения лесов региона	420
7.3. Объекты и методы исследований	424
7.4. Флористическое разнообразие территории	429
7.5. Структурное и демографическое разнообразие популяций древесных эдификаторов	445
7.6. Восстановительные тенденции в сообществах с разным уровнем антропогенного преобразования	458
7.7. Заключение	467
Resumе	468
ГЛАВА 8. ЗАПОВЕДНИК «БАСЕГИ». Ярошенко А.Ю., Морозов А.С., Захарова Н.В.	469
8.1. Географическое положение заповедника «Басеги», природные условия и естественная растительность	469
8.2. История хозяйственного освоения и использования лесов заповедника «Басеги» и его окрестностей	473
8.3. Методика и объем работ	478
8.4. Малонарушенные елово-пихтовые леса заповедника	480
8.5. Влияние лесохозяйственной деятельности на смену пород и структуру древесного яруса лесов	483
8.6. Долгосрочные изменения флористического разнообразия на вырубках и их связь с различными элементами лесозаготовительных технологий	488
8.7. Заключение	494
Resumе	496
Глава 9. ЗАПОВЕДНИК «КОСТОМУКШСКИЙ»	498
9.1. Краткая характеристика природных условий. Коротков В.Н.	498
9.2. Материалы и методика. Коротков В.Н., Поганова Н.А.	500
9.3. Флористическая классификация лесной растительности Костомукшского заповедника. Морозова О.В.	500
9.4. Влияние пожаров на лесные сообщества. Коротков В.Н., Поганова Н.А.	504
9.5. Послепожарные сукцессии растительности. Евстигнеев О.И., Коротков В.Н.	507
9.6. Послепожарные деградации населения почвенных беспозвоночных. Поганова Н.А.	519
9.7. Заключение. Коротков В.Н., Евстигнеев О.И.	527
Resumе	529
ЗАКЛЮЧЕНИЕ. Шапошников Е.С.	531
ЛИТЕРАТУРА	532

Forest successions in protected areas of Russia and problems of biodiversity conservation
 Editors: O.V.Smirnova, E.S.Shaposhnikov

CONTENTS

Introduction. O.V.Smirnova, E.S.Shaposhnikov	11
Chapter 1. General regularities of forest ecosystems structure and dynamics and methods of their investigations	
1.1 Conception of the hierarchical continuum as a basis for analyzing of succession processes and working out of biodiversity conservation methods. O.V.Smirnova, L.B.Zaugolnova, R.V.Popadyuk.....	14
1.1.1 Sources and present stage of development of hierarchical continuum conception.....	14
1.1.2 Organization biogeocoenotic cover on the population level.....	17
1.1.3 Aftotrophic mosaics (phytogenic population mosaics).....	18
1.1.4. Geterotrophic mosaics (zoogenic and mycogenic populations mosaics).....	20
1.1.5 Conclusion.....	25
1.2 Methodical approaches and methods of biodiversity changes evaluation during succession. O.V.Smirnova, L.B.Zaugolnova, R.V.Popadyuk.....	26
1.2.1 Reconstruction of biogeocoenotic cover of preagriculture appearance.....	26
1.2.2 Historical analysis of vegetation in connection with the anthropogenic activity in the historical time	27
1.2.3 Evaluation of ecological potential of the habitats according to ecotope properties and ecological amplitudes of plants	27
1.2.4 Evaluation of structural and typological diversity of present vegetation.....	28
1.2.5 Evaluation of succession trends and biodiversity losses on the basis of the comparison between actual and reconstructed state of forests.....	30
1.3 Methodological approaches to the analysis of the succession process in soil cover. E.V.Ponomarenko.....	34
1.3.1 Complexes of the morphological features formed by certain local soil forming factors and types of land using.....	35
1.3.2 Criteria of succession in soil cover.....	52
1.3.3 Definition of the succession direction in soil cover.....	54
1.3.4 Conclusion.....	56
Chapter 2. "Kaluzhskije Zaseki" Nature Reserve. R.V.Popadyuk, O.V.Smirnova, L.B.Zaugolnova, L.G.Khanina, M.V.Bobrovsky, T.Y.Yanitskaya.....	58
2.1 Brief characteristics of the nature conditions.....	58
2.2 Types of land using of forested lands in the Nature Reserve.....	59
2.3 Methods of investigations.....	62
2.4 Main biotopes of Nature Reserve and its buffer zone.....	64
2.5 Ordination of the communities groups according to the level of disturbance of population structure	69
2.6 The complex evaluation of the succession state of communities groups.....	75
2.7 Conclusion.....	90
Appendix to Chapter 2. Species composition of the ecological-coenotic groups in biotopes under survey.....	91
Resume.....	105
Chapter 3. Nature and Historical Forest Park "Gorky". V.N.Korotkov.....	106
3.1 Brief characteristics of nature conditions.....	106
3.2 History of land using in the territory.....	107
3.3 Taxation characteristics of the forests with the different type of land using (by the automatic matching search system) V.N.Korotkov, M.M.Palenova, R.V.Popadyuk.....	112
3.4 Evaluation of the succession status of the forests with the different type of land using.....	118
3.4.1 Floristic composition of forests.....	118

3.4.2	Evaluation of ecotope conditions according to ecological scales.....	118
3.4.3	Floristic classification of forest vegetation.....	119
3.4.4	Evaluation of the features of the succession status of the forest biotopes.....	125
3.5	Present status and development prognosis for isolated forested areas on the basis of the population analysis. V.N.Korotkov, O.I.Yevstigneev.....	131
3.6	Experiments on the restoration of uneven age polydominant forests	142
3.7	Recommendations on forest areas restoration.....	146
	Resume	149
Chapter 4. "Bryansky Les" Nature Reserve		151
4.1	Objects and methods of investigations. O.I.YEVSTIGNEEV.....	151
4.2	History of land using on the territory of the Nerusso-Dresnyansk Polesye. T.V.Belyaeva.....	152
4.2.1	Archaeological past of the region and the list of the historical sources.....	152
4.2.2	Nerusso-Dresnyansk Polesye in XVIII-XIX centuries.....	154
4.3	Forest vegetation classification of the "Bryansky Les" Nature Reserve	161
4.3.1	Boreal forests of class <i>Vaccinio-Piceetea</i>	161
4.3.2	Nemoral forests of class <i>Querco-Fagetea</i>	163
4.3.3	Damp forests of the class <i>Alnetea-Glutinosae</i>	166
4.4	Landscape structure and present vegetation of Nerusso-Dresnyansk Polesye. O.I.Yevstigneev, Y.P.Fedotov.....	168
4.4.1	The valley complex.....	169
4.4.2	The "polesye" complex.....	172
4.4.3	The "prepolesye" complex.....	174
4.4.4	Conclusion.....	174
4.5	Mechanisms and directions of demutation changes in the forest vegetation of Nerusso-Dresnyansk Polesye.....	190
4.5.1	Demutation changes of forest vegetation of the zandr landscape. O.I.Yevstigneev, T.V.Belyaeva, A.M.Romanovsky, S.M.Kosenko, V.N.Korotkov.....	190
4.5.2	Demutation changes of forest vegetation on the moraine-zandr landscape. O.I.Yevstigneev, A. M. Romanovsky.....	197
4.6	Succession process in the vegetation cover of small rivers. O.I.Yevstigneev, K.V.Bjelyakov.....	200
4.7	Ecological analysis of valley flora of Nerusso-Dresnyansk Polesye based on Nerussa valley. T.Y.Braslavskaya.....	218
4.7.1	General characteristic of the valley and classification of territorial units.....	219
4.7.2	Methods of sampling and processing of the primary materials.....	221
4.7.3	Ecological groups of species in the valley.....	222
4.7.4	Typology, syntaxonomy and hierarchy of the valley parcel floras.....	229
4.8	Conclusion. O.I.Yevstigneev.....	234
	Resume.....	234
Chapter 5. "Prioksko-Terrasny" Nature Reserve		236
5.1	Brief characteristic of the nature conditions and methods of investigations. O.V.Smirnova.....	236
5.2	History of land using on the territory of "Prioksko-Terrasnyj" Nature Reserve	237
5.2.1	Analysis of the archaeological data and archive documents. G.Y.Offman.....	237
5.2.2	Reconstruction of the types of land using and ecosystems dynamics based on soil-morphological properties (method of ecosystem archaeology). E.V.Ponomarenko, S.V.Ponomarenko, G.Y.Offman, T.V.Belyaeva.....	244
5.3	Ecological and demographic analyzing of plant communities in the Nature Reserve. O.V.Smirnova, R.V.Popadyuk.....	254

5.4	Ecological and succession differentiation of forest vegetation (based on the study of Tadenka river basin). L.B.Zaugolnova.....	264
5.5	Bioecological and demographic characteristics of the territorial contours of vegetation. O.V.Smirnova, R.V.Popadyuk, L.G.Khanina, M.V.Bobrovsky, E.M.Glukhova.....	271
5.6	Conclusion. O.V.Smirnova.....	294
	Resume.....	294
Chapter 6. Tsentral'no-Lesnoy Biosphere Nature Reserve.....		296
6.1	Characteristic of the region and nature conditions of the Nature Reserve territory. T.Y.Minayeva, E.S.Shaposhnikov.....	296
6.2	Land using and its influence on the nature of the Tsentral'no-Lesnoy Nature Reserve (the end of XVI – the beginning of XX centuries). A.E.Karimov, M.B.Nosova.....	299
6.3	Structural, typological and species diversity of forest communities of Tsentral'no-Lesnoy Nature Reserve.....	311
6.3.1	Conditions of flora and vegetation development in Tsentral'no-Lesnoy Nature Reserve T.Y.Minayeva, E.S.Shaposhnikov.....	311
6.3.2	Typological structure and floristic diversity of forest communities. E.N.Kurayeva, T.Y.Minayeva, E.S.Shaposhnikov.....	314
6.3.3	Syntaxonomy analysis of spruce forests vegetation of Tsentral'no-Lesnoj Nature Reserve. E.N.Kurayeva, T.Y.Minayeva, O.V.Morozova.....	323
6.4	Types and forms of forest dynamics in protected forests.....	323
6.4.1	Typology of the vegetation dynamic forms and principles of investigations of succession processes in the protected forests. A.V.Pugatchevsky, E.S.Shaposhnikov.....	325
6.4.2	Forest dynamics caused by stand age and development of forest communities. A.V.Pugatchevsky, E.S.Shaposhnikov.....	325
6.4.3	Forest communities cyclic dynamics in the connection with the single and group windfalls. A.A.Bobrov, N.Y.Goncharouk, V.I.Zheltukhina, E.D.Korobov, T.Y.Minayeva, S.Y.Trofimov, O.V.Cherednitchenko.....	333
6.4.4	Postcatastrophical natural dynamic of the protected spruce forests ecosystems.....	354
a)	Drying of the extensive spruce stands. T.Y.Minayeva, E.S.Shaposhnikov.....	354
b)	Bogging up of spruce forests processes. A.A.Bobrov, N.Y.Goncharouk, V.I.Zheltukhina, E.D.Korobov, T.B.Myenshikh, T.Y.Minayeva, O.A.Starodubtseva, S.Y.Trofimov.....	361
c)	Regeneration processes in the spruce forests disturbed by extensive windfalls. L.O.Karpachevsky, E.N.Kurayeva, T.Y.Minayeva, E.S.Shaposhnikov.....	380
d)	Pyrogenic successions in the spruce forests. N.Y.Goncharouk, A.A.Kozakycvitch, S.Y.Trofimov, E.S.Shaposhnikov.....	387
6.4.5	Anthropogenic dynamics forms of southern taiga spruce forests. N.Y.Goncharouk, V.I.Zheltukhina, L.O.Karpachevsky, E.D.Korobov, T.Y.Minayeva, E.S.Shaposhnikov, S.Y.Trofimov, S.Y.Tulin.....	396
6.5	Conclusion. L.O.Karpachevsky, E.S.Shaposhnikov.....	417
	Resume.....	418
Chapter 7. "Sabarskij" protected forest. R.V.Popadyuk, E.A.Prudnikov, A.Y.Morozov, O.V.Smirnova, T.Y.Samokhina, A.A.Agafonova, E.A.Krasilnikov.....		420
7.1	Nature conditions.....	420
7.2	History of forest using in the area.....	420
7.3	Objects and methods of investigations.....	424
7.4	Floristic diversity of the area.....	429
7.5	Structural and demographic diversity of forest edificators' populations.....	445

7.6	Regeneration tendencies in the communities with different level of anthropogenic transformation.....	458
7.7	Conclusion.....	467
	Resume.....	468
Chapter 8. "Basegi" Nature Reserve. A.Y.Yaroshenko, A.S.Morozov, N.V.Zakharova.....		469
8.1	Geographical position of "Basegi" Nature Reserve, nature conditions and natural vegetation.....	469
8.2	History of land cultivation and forest using.....	473
8.3	Methods and materials.....	478
8.4	Virgin spruce and fir protected forests.....	480
8.5	Influence of forest using on tree species composition and structure of tree layer.....	483
8.6	Connection of long term changes of floristic diversity on the cuttings with different timber production technologies.....	494
8.7	Conclusion.....	496
	Resume.....	496
Chapter 9. "Kostomukhsky" Nature Reserve		498
9.1	Brief characteristic of nature conditions. V.N.Korotkov.....	498
9.2	Materials and methods. V.N.Korotkov, N.A.Potapova.....	500
9.3	Floristic classification of forest vegetation in Kostomukhsky Nature Reserve O.V.Morozova	500
9.4	The influence of fires on the forest communities. V.N.Korotkov, N.A.Potapova.....	504
9.5	Postfire vegetation successions. O.I.Yevstigneev, V.N.Korotkov.....	507
9.6	Postfire demutation in the soil invertebrates populations. N.A.Potapova.....	519
9.7	Conclusion. V.N.Korotkov, O.I.Yevstigneev.....	527
	Resume.....	529
Conclusion. E.S.Shaposhnikov.....		531
References.....		532

Введение.

В современном мире индустриальный образ жизни изменил потребности большинства населения в основных ресурсах. Качество среды обитания приобрело равноценное значение наряду с такими показателями как уровень потребления энергии, продуктов питания, обеспеченность жильем и другими традиционными для человека ценностями. Такая переориентация запросов вызывает повышенный интерес к сохранению разнообразия животных и растений во всех регионах планеты. Широкую популярность получил лозунг: чем больше видов обитает рядом с нами, тем выше качество нашей среды обитания.

Эволюция научных представлений в области изучения биоразнообразия уже прошла несколько стадий. Первоначальный интерес к инвентаризации редких видов сменился интенсивным изучением разнообразия сообществ и экосистем (Whittaker, 1972; Zonneveld, 1988; Franklin, 1993). В настоящее время уже накоплен достаточный опыт для следующего шага: изучения разнообразия территориальных комплексов разного масштаба. Пока наибольшее количество работ посвящено локальным проблемам, но есть попытки интеграции конкретных участков в системы взаимосвязанных ландшафтов регионального масштаба (Landscape..., 1992; Everett, Lehmkuhl, 1996). Интеграция локальных данных может быть эффективной для территорий заповедников, которые обычно занимают площади достаточные для анализа природных комплексов и способны поддерживать максимальное разнообразие видов и экосистем. Чем шире сеть заповедников и чем полнее представлены природные особенности каждого региона, тем выше вероятность сохранить высокое качество жизни человека.

На современном этапе изучения биоразнообразия используются две основные концепции: (1) мозаично-циклической организации устойчиво существующих природных экосистем (The mosaic-cycle..., 1991), (2) иерархической организации природных комплексов разного пространственно-временного масштаба (Allen, Starr, 1982). Эти концепции возникли на основе изучения природы малонарушенных территорий, развивающихся в спонтанном режиме. Сопряженное изучение динамики популяций организмов разных систематических групп, ритмов и масштабов природных нарушений, уровней неоднородности местообитаний позволяет разрабатывать способы реконструкции устойчивой структуры природных комплексов разного масштаба.

При реконструкции первичного облика ландшафтов и потенциального биоразнообразия обширных территорий, преобразованных человеком, значительно возрастает значимость заповедников. Именно в заповедниках существуют идеальные условия для сравнения процессов спонтанной динамики сообществ и их комплексов с процессами демутиаций (восстановительных сукцессий после тех или иных антропогенных воздействий). Это, с одной стороны, дает возможность оценить роль и место заповедников в поддержании биологического разнообразия в самом широком смысле: от сохранения генофонда видов до поддержания синтаксономического разнообразия территорий. С другой стороны, позволяет выработать стратегию и тактику природопользования и ориентации его на сохранение максимально высокого уровня биоразнообразия при условии экономически целесообразной эксплуатации ресурсов различных регионов.

Вместе с тем, многие заповедники в Европейской России, в Европе в целом были созданы на преобразованных человеком землях, и часть заповедных экосистем далека от своего потенциального состояния. Для оценки степени трансформированности ландшафтов заповедников и понимания современных динамических процессов спонтанного развития необходимо, чтобы программа исследований в заповедниках включала в себя работы по: (1) историко-археологическому описанию территории, (2) ареалогическому анализу основных видов, (3) изучению экологических амплитуд потенциальных ценозообразователей, (4) выявлению потенциальных свойств экотопов и режимов природных нарушений, (5) популяционно-биологическому анализу эдификаторных и редких видов. Этот комплекс исследований важно дополнить сравнительным изучением спонтанной динамики лесных экосистем как в заповедниках, так и на территориях, где происходит современная трансформация природных ландшафтов.

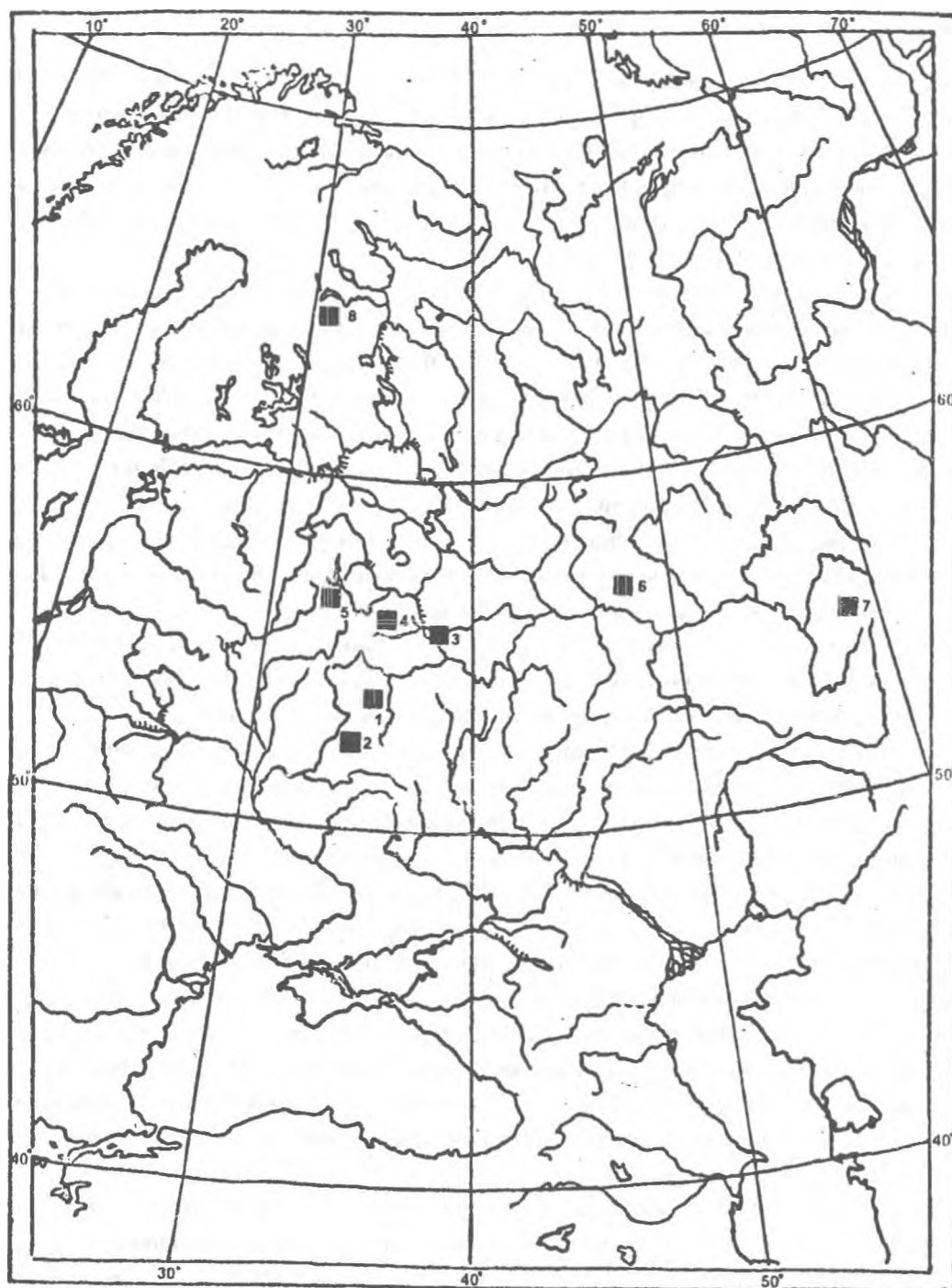


Рис. 1.1. Схема размещения объектов

1 - Природный заповедник «Калужские засеки»; 2 - Природный заповедник «Брянский лес»; 3 - Природно-исторический заповедник-леспаркхоз «Горки»; 4 - Природный заповедник «Приокско-Тerrasный»; 5 - Природный заповедник «Центрально-Лесной»; 6 - Природный заповедник «Басеги»; 7 - заказник «Сабарский»; 8 - Природный заповедник «Костомукшский».

Fig. 1.1 The distribution of the objects

1 - Nature Reserve "Kaluzhskije Zaseki"; 2 - Nature Reserve "Bryanskij les"; 3 - National Historical and Natural Park "Gorky"; 4 - Nature Reserve "Prioksko-Terrasnyj"; 5 - Nature Reserve "Central Forest"; 6 - Nature Reserve "Basegi"; 7 - Zakaznik "Sabarskij"; 8 - Nature Reserve "Kostomukshskij"

Каждый из перечисленных блоков исследований дает возможность выявить один или несколько аспектов преобразований природы, которые отражают: степень, масштаб, интенсивность и форму преобразования исходных природных комплексов. Лишь в совокупности такие данные характеризуют возможности восстановления и поддержания устойчивых природных объектов разного масштаба: от популяций и биоценозов до региональных биот. В этом контексте роль заповедников как эталонов спонтанного развития и процессов восстановительной динамики особенно велика.

Познание закономерностей сукцессионной динамики лесной растительности заповедников важно в чисто прикладном отношении:

- для научного обоснования мероприятий по сохранению биологического разнообразия при ведении лесного хозяйства и других форм природопользования на лесных территориях;
- для получения информации о возможных последствиях применения альтернативных стратегий ведения лесного хозяйства с применением несплошных рубок главного пользования;
- разработки научных основ формирования региональных и федеральной систем особо охраняемых природных территорий, их зонирования и принципов ведения хозяйственной деятельности;
- нормирования допустимых антропогенных нагрузок на лесные экосистемы;
- разработки и идентификации математических моделей функционирования и динамики лесных экосистем при различных сценариях внешнего, в том числе антропогенного, воздействия;
- выяснения возможности позитивного или негативного влияния биотических компонентов заповедных экосистем на окружающие территории в результате развития сукцессионных процессов и сопряженных с ним колебаний численности животного населения.

В данной работе представлены результаты исследований сукцессионной динамики лесного покрова в заповедниках «Калужские засеки», «Брянский лес», «Приокско-Террасный», «Центрально-Лесной», «Басеги», «Костомукшский», заказнике «Сабарский» и Природно-историческом заповеднике-лесопарке «Горки», представляющих обширный регион Европейской России (Рис. 1.1). Все эти работы объединяет методологическая близость изучения лесов с позиций концепций мозаичности и иерархичности биосистем разного ранга. Различия же проявляются во множестве субъективных и объективных причин. Каждый исследовательский объект имеет свою историю антропогенного освоения, отражает специфику природно-климатических условий, был заповедан в разное время. К этим объективным причинам добавляется различный уровень изученности объектов как коллективами заповедников, так и в ходе экспедиционных работ различными научными учреждениями. К сожалению не удалось нарисовать равноценную во всех деталях картину состояния природных комплексов всех заповедников, но цель работы будем считать достигнутой, если изложенные принципы анализа состояния лесного покрова и сохранности биоразнообразия станут понятны и доступны для проведения на других объектах ныне расширяющейся сети охраняемых территорий.

В данной работе представлены результаты исследований, выполненных в том числе в рамках Государственной программы «Экологическая безопасность России» в 1993–1995 г. г.

Публикация данной книги оказалась возможной благодаря финансовой поддержке АБ «ИНКОМБАНК».

Глава 1. Общие закономерности структуры и динамики лесных экосистем и методы их изучения

1.1. Концепция иерархического континуума как основа для анализа сукцессионных процессов и разработки методов сохранения биоразнообразия

1.1.1. Истоки и современный этап развития концепции иерархического континуума

В настоящее время теоретической основой изучения биогеоценотического покрова можно считать концепцию иерархического континуума (Allen, Starr, 1982; O'Neil et al., 1986; Acker, 1990; Austin, Gaywood, 1994). Становление этой концепции происходило благодаря взаимному обмену идеями в таких разделах как ботаническая география, ландшафтоведение, фитоценология, почвоведение, биогеоценология, популяционная экология растений и животных (The mosaic-cycle..., 1991; Collins et al., 1993; Andel, 1994; Василевич, 1983; Смирнова, 1987; Восточноевропейские..., 1994; Заугольнова, 1994; Заугольнова и др., 1995). Истоки формирования концепции иерархического континуума становятся понятными при рассмотрении истории представлений о структуре и динамике биогеоценотического покрова и, в первую очередь, его относительно стабильной основы - растительного покрова. Можно выделить следующие этапы развития этих представлений:

1 этап: растительный (и биогеоценотический) покров рассматривается как множество дискретных единиц - фитоценозов (биогеоценозов).

Формирование представлений о структуре и динамике биогеоценозов и их комплексов напрямую связано с развитием фитоценологии и лесоведения (Морозов, 1970; Сукачев, 1975; Дылис, 1978). На начальном этапе развития фито- и биогеоценологии в биологии господствовала парадигма организмизма (Миркин, 1985). Под влиянием этой парадигмы возникли представления о дискретности фито- и биогеоценозов, о наличии хорошо выраженных границ между ними, о совпадении биотических и абиотических границ и о достаточно жестко детерминированных связях в сообществах, обусловленных средопреобразующей функцией эдификатора. Наиболее четко концепция организации растительного покрова как системы дискретных единиц была разработана на примерах растительности лесных территорий умеренного пояса Евразии (см. Александрова, 1969; Ниценко, 1971; Сукачев, 1975 и др.). Теоретические представления концепции организмизма получили в этих работах хорошее подтверждение, поскольку исследователи работали в антропогенно преобразованных лесах с упрощенным составом и структурой и четкими границами, возникшими в результате хозяйственной деятельности. Динамические представления в этой системе взглядов носили в достаточной степени формальный характер, в первую очередь в связи с отсутствием представлений о популяционных механизмах смен в сообществах.

2 этап: растительный покров рассматривается как топографический континуум распределений обилий видов по градиентам экологических факторов.

На этом этапе основные исследования были посвящены выяснению закономерностей организации растительного покрова, хотя некоторые авторы подчеркивали значимость полученных выводов для животного населения и для биогеоценотического покрова в целом (см. Уиттекер, 1980; Бигон и др., 1989).

Представления о континуальности растительного покрова (Раменский, 1971) возникли почти одновременно с представлениями об его дискретности, но они долго оставались нереализованными (Миркин, 1985; 1990). Однако, накопление сведений о составе, структуре и границах растительных сообществ, с одной стороны, крупные успехи экологии растений, развитие методов градиентного анализа и широкое распространение статистических методов, с другой стороны, привели к представлению о том, что коренным свойством растительности является ее континуальность.

На первых этапах формирования концепции иерархического континуума (Allen, Starr, 1982; O'Neill et al., 1986; Acker, 1990) представления о непрерывности растительного покрова основывались на экологической индивидуальности видов (концепция Раменского-Глизна, см. Миркин, Розенберг, 1983). В многочисленных работах 60-70-х годов было показано, что видовые популяции распределяются в пространстве соответственно градиенту факторов среды и что кривые толерантности довольно часто носят одновершинный характер (Раменский, 1935; Уиттекер, 1980). На этой основе были разработаны региональные экологические шкалы (Раменский и др., 1956; Ellenberg, 1974; Landolt, 1977; Цыганов, 1983) и методы ординации условно выделяемых скоплений видов (растительных сообществ) по градиентам факторов среды (Whittaker, 1967; Austin, Gaywood, 1994). Эти представления в настоящее время дополнены концепцией «ядро-саттелиты» (Collins et al., 1993), которая связывает характер распределения видов с их экологической валентностью и спецификой создаваемых микроусловий ("safe-sites" по Harper, 1977).

Одним из путей членения континуального растительного покрова стал эколого-флористический анализ растительности - выявление экологически сопряженных групп видов. В пределах этих групп выделяются диагностические виды как экологические маркеры пригодности местообитаний для успешного существования того или иного набора видов. На этой основе были разработаны принципы иерархического эколого-флористического членения растительного покрова и созданы региональные классификации растительности (Braun-Blanquet, 1964; Ellenberg, 1974; Миркин, Розенберг, 1983; Миркин, 1989; Korotkov et al., 1991).

3 этап: растительный (и биогеоценотический) покров представляет собой хронологический и хронологический континуум популяционных мозаик.

Концепция иерархии популяционных узоров вобрала в себя практически все представления популяционной биологии и ключевые моменты фитоценологии (Whittaker, 1953; Whittaker, Levin, 1977; Forest Succession, 1981). Основа этих представлений - наличие в растительном покрове разноразмерных элементов, повторяющихся в пространстве и включенных друг в друга, что отражается в разном масштабе пространственного членения растительности (Allen, Starr, 1982; O'Neill et al., 1986; Acker, 1990; Collins et al., 1993) и ведет к поиску некоторых элементарных единиц растительности, поддерживающих такую иерархию (Василевич, 1983; van der Maarel et al., 1993; Смирнова и др., 1993). Популяционная биология послужила связующим звеном между представлениями биогеоценологии и фитоценологии о структуре сообществ, и синэкологии - об их функционировании (Смирнова, 1987; Ценопопуляции растений, 1988). Развитие демографических подходов в популяционной биологии растений перенесло акцент с экологической специфичности видов на биологические особенности пространственно-временной организации их популяций. При этом подчеркивалось, что положение каждого вида в сообществе определяется не только его экологической толерантностью, но и типом популяционного поведения, что нашло отражение в концепции биологической индивидуальности видов (Раменский, 1935) и типов стратегий (Работнов, 1975; Grime, 1979; Миркин, 1985; Смирнова, 1987; Ценопопуляции растений, 1988; Заугольнова, 1994). Одновременно, в популяционной биологии животных разрабатывались и продолжают разрабатываться представления о популяции как территориально целостной структурно-функциональной единице вида (Шварц, 1960, 1967; Наумов, 1970; Шилов, 1988).

Разносторонние исследования в популяционной биологии видов разных трофических групп и поиск минимальных популяционных единиц, в которых возможен устойчивый оборот поколений в конкретных экотопических условиях (Жизнеспособность популяций, 1989; 1992; Смирнова и др., 1988; 1989; 1990; 1993; Заугольнова и др., 1992), обеспечили необходимый для решения биогеоценотических задач уровень интеграции основных представлений популяционной биологии в целом. Ведущим в популяционной биологии постепенно становится представление о том, что каждая элементарная популяционная единица представляет собой поток поколений в конкретном пространстве.

С этой точки зрения биогеоценотический покров предлагается рассматривать как множество сосуществующих

элементарных популяционных единиц. Каждая такая единица, в свою очередь, состоит из множества особей одного вида, необходимого и достаточного для устойчивого потока поколений в минимально возможном пространстве. Эти элементарные популяционные единицы могут быть охарактеризованы следующими признаками: 1) временем жизни одного поколения (T); 2) минимальным пространством, необходимым для устойчивого потока поколений (S); 3) специфическим уровнем плотности (N). В демографии растений эти единицы получили название элементарных демографических единиц (ЭДЕ), в популяционной экологии животных подобные единицы были названы минимальными жизнеспособными популяциями (МЖП) (Жизнеспособность популяций, 1989; Заугольнова и др., 1992; Смирнова и др., 1993).

Представление об организующей роли потоков поколений в биогеоценотическом покрове подчеркивает единство структурно-функциональной организации систем ценотического уровня и подталкивает исследователей к более тесному сближению понятий “биогеоценоз” и “экосистема” (Реймерс, 1990).

Пространственная реализация потоков поколений приводит к формированию видоспецифичных популяционных узоров. Хорологическая и хронологическая континуальность биогеоценотического покрова связана с совмещением популяционных узоров разных видов, имеющих разные времена циклов оборота поколений и разные минимальные площади устойчивого самоподдержания популяций. Из-за различий этих параметров на конкретном участке территории формируется разномасштабная мозаика фито-, зоо- и микогенного происхождения, часто определяющая саму возможность поддержания видового разнообразия и создающая неоднородность биогенной среды.

Существенным достижением популяционной биологии (помимо представлений об ЭДЕ и МЖП), дающим возможность в какой-то степени разрешить дилемму дискретности и континуальности живого покрова, является представление о разной ценотической (точнее, о разной ценозообразующей) роли популяций разных видов. Вначале эти представления возникли в фитоценологии и развиваются в этой науке до сих пор. Это представления о ведущих видах: об эдификаторах (Braun-Blanquet, Pavillard, 1926; Сукачев, 1936), о виолентах (Раменский, 1935), о средопреобразователях (Мирошниченко, 1975), о ключевых видах (key species) (The mosaic-cycle..., 1991). Затем эти же представления возникли в популяционной биологии в виде учения о стратегии жизни видов (Работнов, 1975; Grime, 1979; Уиттекер, 1980; Пианка, 1981; Миркин, 1985; Смирнова, 1987; Бигон и др., 1989). Обобщение этих представлений позволяет дать следующее определение ведущих видов. Средопреобразователь, эдификатор, К-стратег, key species - это вид (или группа видов), имеющий наиболее крупные и длительно существующие популяционные мозаики, включающие в цикл оборота поколений наибольшую порцию энергии и вещества и производящие наибольшие преобразования в экотопе в результате своей жизнедеятельности.

4 этап: биогеоценотический покров - это множество сочетаний популяционных мозаик видов, объединенных популяционными потоками средопреобразователей (ключевых видов).

Параллельно с развитием представлений о значимости популяционных узоров в организации биогеоценотического покрова формировались представления о мозаичности природных экосистем, возникающей как в процессе жизнедеятельности организмов разных трофических групп, так и вследствие особенностей экотопов, катастрофических природных и антропогенных воздействий. Наиболее концентрированным выражением роли мозаик в организации биогеоценотического покрова является мозаично-циклическая концепция организации экосистем, рассматриваемых в данном контексте как синоним биогеоценозов (The mosaic-cycle..., 1991). Суть ее заключается в следующем: устойчивое существование сообществ достигается за счет сопряженного развития биоценотических мозаик, имеющих разное пространственное и временное выражение. Оформление этих представлений - очередной этап развития концепции иерархического континуума.

В мозаично-циклической концепции организации экосистем популяционные представления в явном виде не присутствуют и в этом отношении она находится ближе всего к концепции парцеллярной организации биогеоценотического покрова (Сукачев, 1964; Дылис, 1978), правда менее разработанной. Однако, даже вне

популяционной парадигмы, концепция мозаично-циклической организации экосистем и особенно концепция *gap-mosaics*, послужившая для нее основой, широко применяются в мировой литературе при решении не только теоретических, но и прикладных задач использования природных ресурсов (Everett, Lehmkuhl, 1996).

Дальнейшее развитие концепции мозаично-циклической организации экосистем возможно путем введения в нее представлений популяционной биологии для познания механизмов взаимосвязи мозаик и их смен во времени и пространстве. Эти представления только начинают формироваться (Восточноевропейские..., 1994; Смирнова, Заугольнова, 1997).

С этих позиций биогеоценотический покров можно рассматривать как множество условно выделяемых единиц - биогеоценозов, представляющих собой совокупность совмещенных разноразмерных популяционных мозаик, объединенных наиболее крупными мозаиками основных средообразователей (ключевых видов - *key-species*). Континуальность биогеоценотического покрова связана с разноразмерностью популяционных мозаик, а относительная дискретность условно выделяемых единиц (биогеоценозов) обусловлена тем, что мозаики подчиненных видов могут иметь близкие экологические и пространственно-временные характеристики и проявляются как агрегации, включенные в мозаики средообразователей. В связи с тем, что в разных вариантах биогеоценотического покрова мозаики ключевых видов образуют растения, животные, грибы или представители других царств, невозможно выяснить механизмы устойчивого существования биогеоценозов и причин происходящих в них смен без анализа популяционной организации основных средообразователей (Смирнова и др., 1993). Размеры элементарных популяционных единиц средообразователей разных трофических групп могут отличаться на порядок (и более) величин. В связи с этим, в биогеоценотическом покрове целесообразно выделять ряды ценотических единиц, обусловленные иерархией мозаик ключевых видов.

Отсутствие представлений о собственных временах и площадях выявления популяционных мозаик ключевых видов было причиной широко распространенных ранее заключений о сокращении видового разнообразия в климаксовых сообществах. Так, на примере лесных территорий многие экологи (см. Уиттекер, 1980) отмечали, что по мере прохождения сукцессии видовое разнообразие растений (или растений и животных) сначала увеличивается, а затем падает. Анализ этих материалов показывает, что падение видового разнообразия, регистрируемое авторами, обычно совпадает с максимальным развитием взрослых растений первого поколения позднесукцессионных или климаксовых древесных видов (обычно теневыносливых или образующих сомкнутый затеняющий полог). Однако этот начальный этап восстановительных сукцессий еще не приводит к формированию устойчивых популяционных мозаик ключевых видов, определяющих возможность существования многих подчиненных видов. В связи с этим становится понятным так долго обсуждавшийся в лесной экологии парадокс падения видового разнообразия при достижении "климакса" (Andel, 1994).

Таким образом, насыщение мозаично-циклической концепции организации экосистем популяционными представлениями приводит к осознанию механизмов сукцессионных процессов в биогеоценотическом покрове. Однако дальнейшие шаги в этом направлении сдерживаются в связи с отсутствием детальных исследований популяционных мозаик средообразователей и выяснения особенностей их взаимодействия, а также их соотношений с экотопогенными мозаиками разного масштаба.

Концепцию мозаично-циклической организации экосистем можно рассматривать как теоретическую основу решения проблем сохранения таксономического и структурного биоразнообразия. Исходя из этой концепции, можно заключить, что устойчивое поддержание максимального биоразнообразия той или иной территории возможно, если в спонтанном режиме, последовательно сменяя друг друга во времени и пространстве, будут возникать местообитания (*safe-sites*) разного ранга, соответствующие экологическим потребностям наибольшего числа видов растений, животных и представителей других царств, способных обитать на данной территории.

1.1.2. Популяционная организация биогеоценотического покрова лесных территорий

Современное разнообразие биогеоценозов, их пространственная мозаика и направления смен, в значительной степени определяется длительной историей использования, существенно изменившей облик

природных ландшафтов за последние тысячелетия (Lepart, Debusshe, 1992; Восточноевропейские..., 1994). Одни средообразователи были полностью уничтожены, и подчиненные виды, существовавшие ранее благодаря наличию их популяционных мозаик, частично встроились в антропогенно регулируемые сообщества. Другие средообразователи существуют в настоящее время или благодаря только антропогенному поддержанию их популяционных потоков, или вследствие сочетания антропогенных и природных механизмов поддержания популяций.

Сильно трансформированное состояние многих современных ландшафтов и образующих их биоценозов скрывает многие черты ненарушенных лесов, а потому существует необходимость реконструировать их исходный облик. Глубина ретроспективы должна быть такова, чтобы понять, какие естественные мозаики средообразователей вмещали популяционные мозаики подчиненных видов, поддерживаемые сейчас только антропогенно. В качестве примера успешно выполненной реконструкции можно привести степные биоценозы, для которых показана связь популяционных мозаик многих растений с популяционными мозаиками диких копытных и роющих позвоночных (Гиляров, 1951; Абатуров, 1979, 1986). Это положение в полной мере относится и к восточноевропейским лесным ландшафтам, где большая часть светобливых видов существует в настоящее время в антропогенно поддерживаемых сообществах (Восточноевропейские..., 1994; Popaduyk et al., 1995; Smirnova et al., 1995; Смирнова и др., 1997).

Возможность реконструкции исходного облика лесных ландшафтов определяется степенью изученности популяционных мозаик основных средообразователей. Ниже рассматриваются основные подходы к реконструкции популяционных мозаик средообразователей разных трофических групп и некоторых подчиненных видов лесного покрова.

В связи с большей степенью изученности мозаик автотрофов в данном разделе рассмотрены лишь наиболее общие их характеристики и приведены основные сводки по этому вопросу. Более подробно обсуждаются мозаики гетеротрофов, поскольку обобщающих работ по мозаикам гетеротрофов в настоящее время не имеется.

1.1.3. Мозаики автотрофов (фитогенные популяционные мозаики)

Анализируя популяционные мозаики обитателей лесных территорий, многие исследователи рассматривают леса как экосистемы детритного типа, в которых основными средообразователями являются виды деревьев (Одум, 1975; Bormann, Likens, 1979; The mosaic cycle..., 1991). Однако представления о средообразующей роли популяционных мозаик древесных видов оказываются весьма результативными лишь в тех случаях, когда все лесные сообщества в пределах лесных зон рассматриваются как автономные образования.

Как уже отмечалось, при разработке концепции мозаично-циклической организации экосистем в качестве основы использовалась "gap mosaics concept" (концепция мозаики окон возобновления). Она возникла при исследовании лесов, не испытывавших воздействий, нарушающих естественную смену поколений древесных видов, т.е. развивающихся в спонтанном режиме (Watt, 1925; Ричардс, 1961; Вальтер, 1968; Дыренков и др., 1970; Aubreville, 1971; Колесников, 1974; Дылис, 1978; Дыренков, 1984; Турков, 1985). Такие леса многими исследователями относятся к климаксовым (девственным, ненарушенным). Подробный обзор "gap mosaics concept" проведен в ряде работ (Tropical Trees..., 1978; The ecology of natural disturbance..., 1985; Коротков, 1991; Восточноевропейские..., 1994). Ниже изложены основные положения этой концепции.

Вне зависимости от географического положения и флористического состава естественные (климаксовые) леса представляют множество несинхронно развивающихся элементов мозаично-ярусной структуры. Эти элементы выделяются по скоплениям согласованно развивающихся особей (популяционным локусам) древесных видов. Популяционные локусы формируются в естественных лесах после эндогенных нарушений (естественная смерть старых деревьев, локальные повреждения древесных видов животными, грибами и др.), приводящих к образованию прорывов (gaps, «окон») в сплошном пологом леса.

Ведущее значение в поддержании мозаичности естественных лесов имеет онтогенез древесных видов-

эдификаторов, включающий стадии молодости, зрелости, старения и смерти. Размеры прорывов в пологе леса (gaps) определяют видовой состав успешно возобновляющихся древесных видов и их количественные сочетания, а также популяционную мозаику видов подчиненных синузий автотрофов и в некоторой степени - гетеротрофов. Устойчивое существование лесного массива возможно лишь при наличии элементов мозаично-ярусной структуры, находящихся на разных стадиях развития.

Концепция дискретного описания онтогенеза, предложенная Т.А. Работновым (1950) и развитая А.А. Урановым (1975) и его учениками (Ценопопуляции растений, 1976; 1977; 1988; Gatzuk et al., 1980; Диагнозы и ключи возрастных состояний..., 1987; 1989; Plant population ecology, 1988; Восточноевропейские..., 1994) составила необходимую основу для прогнозирования развития популяционных мозаик растений разной ценотической значимости и, в первую очередь, основных средообразователей - древесных видов. Детальные исследования популяционной биологии древесных видов позволили количественно оценить не только минимальные площади, на которых полностью реализуются потоки поколений, но и размеры площадей популяционных локусов молодых (имматурных, виргинильных) и взрослых (генеративных) деревьев, характеризующих успешное прохождение той или иной стадии. Так, в восточноевропейских широколиственных лесах (Восточноевропейские..., 1994) ни у одного вида деревьев не возможен переход молодых особей к плодоношению в малых окнах площадью до 200 м², соизмеримых с проекциями крон 1-2 деревьев. Даже наиболее теневыносливые из них (*Fagus sylvatica*, *Acer campestre*), поселяясь в таких окнах, длительно задерживаются в прегенеративном состоянии. Полный онтогенез теневыносливых деревьев (*Fagus sylvatica*, виды рода *Acer*, *Tilia cordata*) возможен в окнах среднего размера (200-600 м²), а светолюбивых (*Quercus robur*, *Fraxinus excelsior*, *Betula pendula*, *Populus tremula*) - только в больших окнах размером не менее 1500-2500 м². Вместе со светолюбивыми видами в больших окнах все онтогенетические этапы могут пройти и менее требовательные к свету виды, поэтому формирующиеся в них микрогруппировки деревьев, как правило, полидоминантны. Большое разнообразие экологических условий в окнах больших размеров определяет возможность одновременного существования и развития видов разной экологии и разных типов стратегий. В окнах более 2500 м² условия лесной среды заметно различаются в разных их частях. Такие окна чаще всего возникают в результате экзогенных по отношению к популяционной жизни деревьев воздействий.

Продолжительность периодически повторяющихся циклов развития окон соизмерима с длительностью онтогенеза наиболее крупного по размерам и самого долговечного средообразователя: дуба черешчатого в восточноевропейских широколиственных лесах (Чистякова, 1986; 1987; 1991; Восточноевропейские..., 1994), ели европейской или сибирской - в восточноевропейских хвойно-широколиственных лесах (см. Главы 4, 7) и др.

Поскольку нормальное развитие и молодых, и старых деревьев происходит только в окнах (gaps), то к важнейшим параметрам, характеризующим структуру и динамику естественных мозаичных лесов, относятся: пространственное распределение окон (gaps), частота их появления (число окон, образующихся в единицу времени), площади и размеры окон, возникающих в результате нарушений, время оборота окон и др.

Более мелким элементом фитогенной мозаики в лесах со спонтанным оборотом поколений древесных видов выступает мозаика ветровально-почвенных комплексов (Whitaker, Lewin, 1977; Hartshorn, 1978; Карпачевский, Строганова, 1981; Скворцова и др., 1983; Brokaw, 1985; 1989; Schaetzl et al., 1989 a,b; Коротков, 1992; Васенов, Таргульян, 1995). В результате падения взрослого или старого дерева, сопровождающегося выворотом корневой системы, возникают несколько новых микроместообитаний (microsites). Обычно это вывальная яма, вывальный бугор и ствол (валежина), иногда как отдельное микроместообитание выделяют место падения кроны.

Микроместообитания, возникающие в результате вывалов крупных деревьев, усиливают дифференциацию почвенного покрова (Скворцова и др., 1983; Восточноевропейские..., 1994; Васенов, Таргульян, 1995 и др.) и определяют возможность успешного сосуществования в сообществах видов разных эколого-ценотических групп: неморальных и нитрофильных в широколиственных лесах (см. Главу 2), бореальных, неморальных, нитрофильных и высокотравных в хвойно-широколиственных лесах (см. Главу 7) и т.п.

Исследования популяционных мозаик как средообразователей (деревьев), так и подчиненных видов (кустарников и трав) привели к представлениям, что разновозрастный многовидовой фитоценоз функционирует как система мозаичных сукцессий разного ранга. Однако следует подчеркнуть, что разнообразие фитогенных мозаик лесных растений разных размеров и длительности жизни объединяется ходом онтогенеза одного или нескольких средообразователей (эдификаторов). Наличие постоянно протекающих смен в спонтанно развивающемся лесном сообществе значительно повышает общее разнообразие видов вследствие увеличения разнообразия микросайгов.

Исследование и реконструкция фитогенных мозаик позволяет более обоснованно подойти к вопросам определения площади выявления фитоценоза и оценки его сукцессионного статуса. В климаксовом состоянии площадь выявления фитоценоза может быть рассчитана, исходя из эндогенно обусловленных размеров популяционных мозаик ключевых видов (Смирнова и др., 1990; Восточноевропейские..., 1994). Природные катастрофы и деятельность человека существенно изменяют размеры и характер эндогенно обусловленных климаксовых мозаик. В настоящее время элементы антропогенных мозаик в лесных ландшафтах значительно крупнее, чем элементы эндогенных мозаик в климаксе, поскольку вырубка, выпас, распашка и пр. занимают пространства, превосходящие по площади крупные популяционные мозаики. Некоторые примеры различий фитогенных и послерубочных мозаик приведены в книге «Восточноевропейские широколиственные леса» (1994).

Рассмотренные элементы мозаики, возникающие в результате жизни и смерти крупных растений (деревьев и кустарников), т.е. окна разных размеров и возраста, а также элементы ветровально-почвенных комплексов, оказывают существенное влияние на жизнь гетеротрофов (Симкин, 1974; Falinski, 1978; Thompson, Willson, 1978; Levey, 1988; Schaezel et al., 1989a,b; Schowalter, 1985; 1989). Изменение ресурсов в сукцессионной мозаике окон (Sprugel, 1985; Vitousek, Denslow, 1986; Mladenoff, 1987) сказывается на распределении птиц и других животных по мозаикам разного ранга (Фридман, 1995), включая разные структурные элементы кроны дерева (Хлебосолов, 1995), на стратификации животного населения в окнах и в сомкнутом пологом (Даймонд, 1983; Фостер, 1983).

1.1.4. Мозаики гетеротрофов (зоогенные и микогенные популяционные мозаики)

Несмотря на крупные достижения “gap mosaics concept”, выше рассмотренных представлений о фитогенных мозаиках оказалось недостаточно для реконструкции биогеоценотического покрова лесных территорий в целом. В рамках “gap mosaics concept” гетеротрофы рассматривались как пассивная часть биогеоценоза, использующая фитогенные мозаики, но активно не создающая собственные мозаики, особенно эдификаторного типа. В то же время рассмотрение биогеоценотического покрова как множества популяционных мозаик видов разных трофических групп заставляет заново пересмотреть представления о лесах как экосистемах, где эдификационная функция принадлежит исключительно деревьям.

Необходимость пересмотра основных положений становится очевидной, если встают задачи оценки возможностей сохранения биоразнообразия не только собственно лесных сообществ, но лесных ландшафтов в целом (включая нелесные сообщества) как на заповедных, так и хозяйственно используемых территориях. Так, анализ изменения флористического разнообразия лесных заповедников европейской России показал, что введение заповедного режима приводит к повсеместной инвазии лесных видов, а аборигенная светолюбивая флора открытых местообитаний (луговая, опушечная и т.п.), в настоящее время поддерживаемая только антропогенным использованием, исчезает при заповедании (см. Главу 2).

В связи с этим, актуальной является реконструкция природных мозаик гетеротрофов, ответственных за поддержание светолюбивой флоры и фауны подчиненных видов в доагрикультурный период. Анализ литературы показывает, что в течение большей части голоцена в европейских лесах умеренного пояса наиболее крупные мозаики создавались (и отчасти могут быть обнаружены в настоящее время) двумя группами животных: крупными копытными (тарпаны, туры, зубры и др.), а также бобрами.

Поскольку в восточноевропейских лесах крупные фитофаги почти полностью уничтожены (Кириков, 1960; 1979; Цалкин, 1961; Алексеева, 1977 и др.) возможна только реконструкция их ареалов (по археологическим и палеозоологическим данным) и популяционных мозаик (по результатам реинтродукции в отдельных заповедниках лесной зоны). В настоящее время наиболее полная информация собрана о зубре (*Bison bonasus L.*). В позднем голоцене ареал зубра охватывал западную, центральную и восточную Европу и Кавказ. На севере восточной Европы ареал его доходил до Балтийского моря, на юге - до Черного и Азовского морей (Кириков, 1960; Гептнер и др., 1961; Соколов, Темботов, 1993). До XVI-XVIII веков зубры были обычными обитателями лиственных лесов от Прибалтики до Кавказа и во множестве уничтожались во время охот. История уничтожения и реинтродукции этого вида подробно изучена (Рудзский, 1898; Кулагин, 1918; Башкиров, 1940; Заблочкий, 1948; 1960; Корочкина, 1958; Кириков, 1960; Зубр, 1979; Krasinski, Bunevich, Krasinska, 1994), что делает достаточно обоснованным заключение о повсеместном распространении этого мощного средообразователя в лесах умеренного пояса и о его первостепенном значении в создании крупных мозаик в лесных ландшафтах.

Для создания зоогенных мозаик наиболее значимыми являются следующие поведенческие особенности этих стадных животных: привычки следовать друг за другом, валяться на земле, уплотнять почву в местах отдыха, чесаться об одни и те же деревья, что, в сочетании с большим весом, приводят к заметному изменению почвы и растительности мест обитания. Пространственный консерватизм этих животных (Калугин, 1958; Корочкина, 1973), в частности, постоянство мест отдыха и путей перемещения стад, приводит к набиванию троп, последние соединяют наиболее часто посещаемые места, а также участки, используемые в отдельные сезоны. Хорошо набитые тропы ведут к регулярно посещаемым солонцам. Лес служит зубрам местом пастбы, укрытия и отдыха. После кормежки зубры ложатся или стоят под деревьями, переступая ногами они выбивают почву, образуя "стойла" - места абсолютно лишенные растительности. Летом они устраивают лежки в тени или в хорошо продуваемом возвышенном месте. Для мест обитания зубров весьма характерно наличие участков, где они валяются и утрамбовывают почву. Такие места ("каталки") обычно располагаются на склонах и лишены растительности. Если места "каталок" располагаются на песчаных субстратах, то довольно быстро начинается эрозия почв (Зубр, 1979; Соколов, Темботов, 1993).

Как показывают опыты по реинтродукции зубров в разных частях ареала широколиственных и хвойно-широколиственных лесов (заповедники: Беловежская пуща, Хоперский, Приокско-террасный, Центральнокавказский), в местах стоянок этих стадных животных, на водопоях и тропах, вследствие уничтожения древесной растительности (Корочкина, 1969, 1971, 1972, 1974; Киселева, 1974) возникают сообщества с доминированием лугово-опушечных и лугово-степных видов. Размеры таких зоогенных полей с луговой флорой составляют от 0,1 до 3-5 га. Использование стоянок в течение одного двух десятилетий приводит к сильному уплотнению почвы и развитию дерновинных злаков. Одновременно повреждение крупных деревьев и использование подростка в качестве корма вызывает гибель деревьев и кустарников. Появляются крупные прогалины в лесах, которые соединяются широкими тропами к местам водопоя и к кормовым участкам (Буневич, 1977; Буневич, Кочко, 1988).

Таким образом, постоянное присутствие зубров в лесных ландшафтах определяло в доагркультурный период принципиально иную структуру биогеоценотического покрова лесных территорий: собственно лесные участки со свойственной им мозаикой окон возобновления, ВПК и пр. чередовались с зоогенными полянами и экотонными сообществами. Каналами миграции для светолюбивой флоры и фауны служили тропы этих животных.

Рассматривая восточноевропейскую часть ареала зубра, В. Г. Гептнер с соавторами (1961) отмечает, что нормальной обстановкой жизни этого зверя до того, как он был вытеснен человеком, были разреженные лиственные леса с полянами и открытыми пространствами, лесостепь и степь с умеренными и водораздельными лесами. В дополнение к этим сведениям, следует подчеркнуть, что все упомянутые ранее

работы свидетельствуют об активной роли зубров и подобных им крупных средопреобразователей (туров, тарпанов) в создании открытых участков в пределах лесного (в широком смысле, включая лесостепь) пояса.

В рационе зубров травяной корм преобладает над древесным (Заблоцкая, 1957; Калугин, 1958; Александров, 1958; Александров, Голгофская, 1965; Корочкина, 1969; 1971; 1972; Жесткова, 1988; Казьмин, Смирнов, 1992). Среди трав в кормовом рационе зубров господствуют луговые виды, а среди них: злаки, сложноцветные и бобовые. Анализ списков кормовых растений зубров из "Беловежской пущи" и Приокско-террасного заповедника (Корочкина, 1969; 1971; Заблоцкая, 1957) и сравнение их с современной флорой луговых сенокосных полей и пастбищ домашних животных выявил их значительное экологическое и эколого-ценотическое сходство (Смирнова и др., 1994; 1997).

Данные о размерах площадей, необходимых для устойчивого существования наименьших популяционных единиц этого вида, сильно варьируют. Так, по данным разных авторов в равнинных условиях стадо зубров, включающее от 5 до 15 особей, имеет стационарный участок от 500 до 1 000 га, в то же время отдельные особи кочуют на большие расстояния - несколько десятков километров. Предварительные вычисления показывают, что площадь выявления элементарных популяционных единиц этого вида в восточноевропейских лесах и на Кавказе значительно превышает площадь выявления ЭДЕ крупных деревьев и составляет десятки - сотни км² (Зубр, 1979; Корочкина, 1973; 1974; Корочкина, Кочко, 1983; Вейнберг, 1986; Жесткова, 1988).

Места обитания зубров охватывают разные элементы катен: от мест стоянок на хорошо прогреваемых водоразделах и верхних частях склонов до водопойных приречных полей. Кочевки зубров в течение дня по протяженности могут составлять несколько километров. В результате лес пронизывается сетью дорог и полей, которые служат каналами миграции луговой и опушечной флоры и фауны. Сходное распространение и близкие кормовые предпочтения, видимо, были свойственны и другим крупным стадным фитофагам, в первую очередь турам, тарпанам.

Полное истребление зубров и других мощных фитофагов - средопреобразователей привело к очень серьезным биогеоценотическим последствиям в Восточной Европе. К XVI-XIX векам в лесных ландшафтах исчезли крупные зоогенные мозаики; древесная растительность теневоего типа начала доминировать в одних местах, а светолюбивая флора и фауна (включая многих беспозвоночных) были вытеснены на другие - антропогенно созданные местообитания: опушки, сенокосы, пастбища, обочины дорог и пр. В результате некогда единый биогеоценотический покров лесных территорий распался на фрагменты (лесные, луговые и пр. сообщества), которые в настоящее время практически всеми исследователями рассматриваются как самостоятельные образования биогеоценотического уровня.

Сохранившиеся в настоящее время в лесах копытные (лоси, косули, олени и пр.), в связи с меньшими размерами и предпочтением древесных кормов, не выступают такими мощными средопреобразователями как зубры и подобные им виды (Пучков, 1991; 1992; 1993), хотя и они вносят в древесный полог определенную мозаичность (Динесман, 1961; Бородин, Потапов, 1986; Гусев, 1983; 1984; 1988).

В современных лесах один из массовых видов копытных - кабан - образует небольшие (размером несколько м²), но многочисленные мозаики: лежки, порои и тропы, которые сильно изменяют видовой состав трав и уменьшают численность почвенных беспозвоночных. Наиболее активно уничтожаются кабанами разные виды дождевых червей (Любченко, 1973; Гусев, 1988).

Анализ литературы, посвященной средообразующей деятельности сохранившихся до настоящего времени копытных (Средообразующая деятельность..., 1970; Млекопитающие в наземных..., 1985; Растительоядные животные..., 1986; Экологическая оценка..., 1987; Экология, морфология..., 1989 и др.), позволяет выделить практически непрерывные размерные ряды зоогенных мозаик. Однако, мозаики копытных обитателей современных лесов малы, по сравнению с таковыми у зубров (и подобных им средопреобразователей), и не способны обеспечивать благоприятные условия для произрастания

большинства видов светолюбивой флоры. Отсутствие природных механизмов поддержания светолюбивой флоры в преобразованных лесах (особенно широколиственных) приводит к тому, что многие лесные заповедники, организованные с целью сохранения биоразнообразия, теряют значительную часть флоры быстрее, чем территории с традиционным природопользованием.

Мозаики бобров

Видимо самым мощным средообразователем в европейских и азиатских доисторических лесах был бобр (*Castor fiber L.*). Анализ литературы показывает, что виды этого рода были наиболее мощными средообразователями в умеренных лесах Америки (Naiman et al., 1994) и большей части Евразии. Ареал этого вида в позднем голоцене на севере Восточной Европы доходил до Белого и Балтийского моря, на юге - до Черного и Азовского морей.

На отдельных участках в лесных областях Восточной Европы бобры сохранялись (Скалон, 1951; Данилов, 1970; Дьяков, 1975; Лавров, 1981; Дежкин и др., 1986) на протяжении последнего тысячелетия, а в середине XX века они были реинтродуцированы на большей части доисторического ареала. Средообразующая деятельность этих животных так велика, что места их массового обитания получили название «бобровый ландшафт». Из всех средообразующих воздействий бобров наибольшее значение имеет мелиоративная активность. Их плотины на ручьях и малых реках существенно преобразуют гидрологический режим территории, где они живут (Данилов, 1970). Жизнедеятельность бобров обуславливает появление и длительное существование, в пределах лесных массивов, низинных болот. Особый режим береговой полосы формируется вдоль рек и ручьев, где бобры валят деревья в первую очередь. До 80 % бобровых погрызов обычно сосредоточено в 10-метровой полосе от уреза воды. Кроме того, на высокой части берега они формируют прирусловые поляны размером примерно 25х300 м. Здесь растительность остепняется, на ней начинают преобладать лугово-опушечные виды трав (Дворникова, Коробейникова, 1983).

Вследствие избирательной поедаемости кормов изменяется соотношение древесных видов на освоенной бобрами территории (Барабаш-Никифоров, 1950; Воронин, 1970; Данилов, 1970; Дежкин, 1970; Феклистов, 1984; Каньшиев, 1986, 1987). Довольно часто берега, подрываемые ходами бобров, оседают и проваливаются, образуя сплавины, русло реки делится на протоки. Все это отражается на жизни растений и животного населения. Каналы, вырытые бобрами, и их дорожки на воде используются как транспортные магистрали сухопутными, околотовными и водными животными. Бобровые пруды во время засухи служат водопоями для птиц и зверей. Поляны с поваленными деревьями и околованные деревья дают дополнительный корм диким копытным, зайцам, мышевидным грызунам; зимой некоторые млекопитающие концентрируются вокруг бобровых «лесосек».

Созданный деятельностью бобров особый «бобровый ландшафт» (Фадеев, 1981) осваивают птицы, ранее здесь не жившие: чирки, крохали, кряквы. Мелководье и пруды на водоразделах - полезные компоненты ландшафта - обеспечивают отличные условия для нереста рыб и земноводных (Балодис, 1990). Домики (хатки) и многочисленные ходы и норы бобров используются как постоянное жилье или временное убежище от врагов и неблагоприятных условий множеством других животных. Обычные обитатели покинутых бобрами нор, ходов и хаток - землеройка, выхухоль, норка, кутора, гадюка, веретеница, лесной хорек, медянка, болотная черепаха, комары (Барабаш-Никифоров, 1950; Дежкин и др., 1970).

Детально роль бобров в создании мозаик растений разного масштаба и в организации сукцессионных процессов в растительном покрове малых рек рассмотрена в Главе 4.

Мозаики листо- и хвоегрызущих насекомых и грибов

Другой крупной группой видов, ответственной за организацию мозаик в лесах, являются хвое- и листогрызущие насекомые. Так, при массовых вспышках численности зеленой дубовой листовертки (*Tortrix viridana L.*) в широколиственных лесах деревья подвергаются столь сильным повреждениям, что это отражается на

изменении абиотического режима и на продукционных процессах. Недаром считается, что очаги вспышек - это особые случаи функционирования биоценозов, имеющие последствия на уровне групп урочищ (или мезогеохор) (Домников, 1979а,б). Консортия *Quercus robur* в пределах европейской части России является около 100 видов насекомых. Естественно, что растения должны были адаптироваться к ним. Действительно, несмотря на то, что огромная фитомасса листьев (иногда до 100%) съедается насекомыми, оказывается, что действие листогрызов, во-первых, относительно кратковременно, во-вторых, начиная с того момента, когда отторгается 20% зеленой фитомассы и более, деятельность этих листогрызов стимулирует вторичную вегетацию растений, причем прирост биомассы листьев идет пропорционально ее потерям (Домников, 1979б). Так, несмотря на то, что «вредность» листогрызущих насекомых очевидна, их подлинная роль в ценозах еще не оценена.

Таблица 1.1. Примеры фито- и зоогенных мозаик в восточноевропейских широколиственных лесах

Examples of the plant and animal mosaics in the East-European broadleaved forests

варианты мозаик	размеры мозаик	время существования мозаик	изменения экотопа	диагностирующие группы растений
организменный уровень				
кстовины	дц кв.	годы	почвенные пертурбации, улучшение аэрации и влагоемкости почв	сорные одно-, малолетники
"лежки" кабанов	м кв.	годы	уплотнение почв, ухудшение аэрации, уменьшение влагоемкости	дерновинные травы
элемент ВПК: бугры	м кв.	десятки - сотни лет	вынос иллювиального горизонта, почв улучшение аэрации и влагоемкости	сорные одно-, малолетники, всходы деревьев и кустарников рудеральной стратегии
элемент ВПК: ямы	м кв.	десятки - сотни лет	ухудшение аэрации, уменьшение влагоемкости, развитие оглеения	мезогигрофитные травы
элемент ВПК: валеж	десятки м кв.	сотни лет	появление нового хорошо гумусированного, влагоемкого субстрата	всходы деревьев, кустарников травя рудеральной стратегии
стойла зубров	сотни м кв.	десятки лет	уплотнение почв, ухудшение аэрации, уменьшение влагоемкости	дерновинные травы
"каталки" зубров	тысячи м кв.	десятки лет	уплотнение почв, ухудшение аэрации, уменьшение влагоемкости	семенные и вегетативные одно-, малолетники
популяционный уровень				
окна распада древостоя	сотни - тысячи м кв.	десятки - сотни лет	обогащение почвы опадом, увеличение влажности, повышение температуры почвы и воздуха	светлюбивые нитрофильные травы, подрост деревьев и кустарников
стоянки стад зубров	тысячи м кв.	десятки лет	уплотнение почв, ухудшение аэрации, уменьшение влагоемкости	дерновинные травы и травы с прижатыми побегами
бобровые поляны	сотни м кв.	десятки лет	уменьшение древесного опада, увеличение влажности, повышение температуры почвы и воздуха	светлюбивые мезоксерофитные травы
бобровые водоемы	тысячи - дес. тыс. м кв.	десятки - сотни лет	развитие застойного увлажнения, оглеение, ухудшение аэрации	гигро- и гидрофитные травы
очаги листогрызущих насекомых	сотни - тысячи м	десятки - сотни лет	обогащение почвы азотом, улучшение аэрации, увеличение влажности, повышение температуры почвы и воздуха	светлюбивые нитрофильные травы

Зоогенная дефолиация и последующее изменение режима и интенсивности биогеоценологических процессов проявляются в изменении состава, ритма развития, продуктивности травяного покрова (Злотин 1970а,б; 1986). В результате в окнах, возникающих в результате дефолиации, возрастает видовое разнообразие в основном за счет светлюбивых и нитрофильных видов, изменяется состав содоминантов (Средообразующая деятельность..., 1970).

В связи с большой нарушенностью современных лесов достаточно трудно оценить размеры мозаик листо- и хвоегрызущих насекомых в доисторических лесах. Вероятно, их размеры были сравнимы с

размерами окон, возникающих вследствие естественной смерти старых деревьев. Локальное размножение листогрызущих видов само служило причиной образования окон. В нарушенных лесах с выровненной структурой верхнего полога размеры мозаик, возникающих в результате размножения насекомых, в первую очередь, определяются размерами антропогенно преобразованных участков леса.

Мозанку, подобную рассмотренной ранее, образуют древоразрушающие грибы (Стороженко, 1992). Исследования на Среднем Урале (заказник Сабарский) позволили получить данные о размерах и роли грибных мозаик в спонтанном развитии разновозрастных хвойно-широколиственных лесов. Здесь основными возбудителями корневых гнилей являются опенок осенний (*Armillariella mellea* (Vahl.: Fr.) Kunt.) и корневая губка (*Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref.), образующие комплексные очаги совместно со стволовыми насекомыми-ксилофагами. В результате, в массивах разновозрастных хвойно-широколиственных лесов можно наблюдать достаточно сложную мозаику пятен, сопоставимых по размерам с окнами возобновления, и интерпретируемых как различные стадии развития и угасания очагов возбудителей корневых гнилей (см. Главу 7 настоящего сборника).

Мозаики мелких роющих позвоночных

Среди еще не рассмотренных видов большое значение в образовании мозаик в лесах имеют роющие животные (Абатуров, 1966, 1968, 1973). Выделяются следующие формы воздействия роющих животных на почвы: норы разрыхляют почвы, улучшают аэрацию, способствуют более глубокому увлажнению, защищают почвенную влагу от непродуктивного испарения, осуществляют вынос на поверхность материалов глубинных горизонтов. Деятельность их в какой-то степени можно сопоставлять с образованием вывалов. В качестве примеров приведем некоторые проявления средообразующей деятельности кротов (*Talpa europea* L.) и барсуков (*Meles meles* L.): изменение микрорельефа, увеличение площади соприкосновения почвы с воздухом, появление обнаженных пятен грунта (Абатуров, 1966, 1968; Пахомов и др., 1987). Несмотря на небольшие размеры порою, они способствуют приживанию подроста некоторых деревьев, кустарников и проникновению в сомкнутый покров лугово-опушечных видов (Наумов, 1955). Наличие разных микроместообитаний, связанных с жизнедеятельностью этих животных, приводит к развитию на них не только обычных для данного биотопа лесных растений, но и рудеральных и зоохорных видов (Бородин, 1983).

1.1.5. Заключение

Концепция популяционной организации биогеоценотического покрова позволяет заново подойти к решению наиболее существенных теоретических и практических вопросов биогеоценологии (экологии экосистем).

На основании исследований популяционной биологии основных средообразователей (или их биологических аналогов) становится возможным реконструировать исходную (потенциальную) структуру биогеоценотического покрова любых территорий.

Представление биогеоценотического покрова как разномасштабной, иерархически структурированной мозаики популяционно-видовых сочетаний привело к уточнению представлений о климаксе и сукцессиях. Климаксовое сообщество рассматривается как множество мозаик ключевых видов и связанных с ними мозаик подчиненных видов, циклически развивающихся в спонтанном режиме. Сильные экзогенные воздействия (антропогенные или природные катастрофы), уничтожая отдельные элементы мозаик (или мозаику в целом), разрывают циклы оборотов поколений ключевых видов и, до восстановления естественной мозаики, развитие становится односторонним - сукцессионным. Представления о популяционной организации биогеоценозов и количественная оценка популяционных параметров основных ценообразователей даст возможность реконструировать потенциальную структуру биогеоценотического покрова модельных территорий, количественно оценить степень нарушенности

конкретных сообществ и их комплексов и упорядочить существующие сукцессионные системы.

Понимание климакса как иерархии устойчиво существующих популяционных мозаик дает возможность выявить взаимосвязь между структурным и таксономическим разнообразием: максимальное таксономическое разнообразие проявляется в климаксе за счет структурного разнообразия популяционных мозаик всех членов биогеоценоза и их пространственно-временной гетерогенности. Устойчивое поддержание всего потенциального видового разнообразия той или иной территории возможно только в том случае, если в спонтанном режиме, последовательно сменяя друг друга во времени и пространстве, будут возникать местообитания разного ранга (safe-sites), соответствующие экологическим потребностям наибольшего числа видов растений, животных и представителей других царств на данной территории. Популяционная концепция в биогеоценологии может быть использована для разработки систем природопользования, ориентированных на получение продукции при сохранении необходимого уровня биоразнообразия.

1.2. Методические подходы и методы оценки изменения биоразнообразия в ходе сукцессий

Определение возможностей сохранения существующего биоразнообразия в заповедниках основывается на сравнении доагрикультурного разнообразия, которое поддерживалось на данной территории в спонтанном режиме и современного разнообразия, возникшего в результате сложного сочетания природных и антропогенных процессов.

Основные методические подходы к оценке сукцессионного статуса лесов включают в себя следующие позиции:

- Реконструкция биогеоценотического покрова доагрикультурного облика.
- Историко-архивный анализ растительности в связи с антропогенной деятельностью в историческое время.
- Оценка экологического потенциала местообитаний по свойствам экотопа и экологическим амплитудам растений.
- Оценка структурного и типологического разнообразия современной растительности.
- Оценка сукцессионных трендов и потерь биоразнообразия на основе сравнения современного и реконструированного состояния лесов.

Перечисленный набор методических подходов характеризует достаточно полный вариант оценки сукцессионных процессов. В статьях настоящего сборника он реализуется с разной полнотой.

1.2.1. Реконструкция биогеоценотического покрова доагрикультурного облика

Восстановление доагрикультурного облика лесного покрова включает как реконструкцию состава биоты того времени, так и выявление структурно-функциональных связей в былых сообществах. Такая реконструкция подразумевает использование палеоботанических и палеозоологических данных о наличии и обилии видов в прошлом (по споропыльцевым диаграммам и макроостаткам организмов). По этим данным восстанавливаются ареалы ныне исчезнувших с данной территории видов. Дополнительные сведения о доагрикультурном распространении растений и животных содержат многочисленные археологические памятники, которые достаточно точно датируют события первых тысячелетий освоения лесных земель Европейской России. Желательно проведение флорогенетического и фауногенетического анализа, с помощью которого устанавливаются группы взаимосвязанных видов (исторические свиты), обитавших в одинаковых эколого-ценотических условиях. Наличие в конкретном месте отдельных представителей таких групп позволяет предположить, что данное местообитание потенциально пригодно для обитания остальных видов данной группы.

Реконструкция собственно структуры биогеоценотического покрова является задачей, которая должна решаться на зональном и региональном уровнях. Она необходима для нахождения “точки отсчета”, представления облика сообщества, климаксового для данной территории, в сравнении с которым возможно оценить произошедшие за длительный срок структурные пертурбации и таксономические потери. До сих пор, к сожалению, практически отсутствуют работы, в которых производилась бы такая реконструкция на достаточно глубокую временную перспективу.

1.2.2. Историко-архивный анализ растительности в связи с антропогенной деятельностью в историческое время

Данные о разнообразии сообществ и видовом составе лесов в относительно недалеком прошлом можно получить из исторических источников и архивных документов. Достаточно полная информация по характеру использования лесов в центральной России датируется началом XVIII века (Арнольд, 1880; Рудзский, 1899; Фалеев, 1912).

Сведения о прошлом использовании лесов на территориях заповедников можно получить из Карт генерального межевания и Экономических примечаний к ним, а также из экономических обзоров и карт губерний, которые хранятся в Российском государственном военно-историческом архиве, Российском государственном архиве древних актов, Российском историческом архиве и многих областных архивах. Здесь же содержатся богатейшие сведения о пространственной структуре и степени антропогенной трансформации растительного покрова по каждому конкретному участку (даче) большинства областей европейской части России. Как своеобразный экологический эксперимент можно рассматривать сопоставление сведений о площади и составе лесов, о пространственном распределении лесных и нелесных угодий в конце XVIII века с аналогичными сведениями для этих же территорий в последующие времена.

1.2.3. Оценка экологического потенциала местообитаний по свойствам экотопа и экологическим амплитудам растений

Освоение лесных ландшафтов привело к изменению не только состава биоты, но и к преобразованию экотопов (изменению почвенного покрова, режимов увлажнения и др.). В связи с этим важным элементом реконструкции лесного покрова выступает метод оценки экологического потенциала местообитаний. Наиболее легко оценить потенции местообитания можно в тех случаях, когда в пределах изучаемой территории в различных экотопах сохранились участки с малонарушенной растительностью и почвами. Экологический анализ видовых списков таких эталонных участков с использованием широко распространенных экологических шкал (Раменский и др., 1956; Ellenberg, 1974; Landolt, 1977; Цыганов, 1983) выявляет диапазоны основных экологических факторов в этих экотопах. Проводя такой анализ мы предполагаем, что отсутствие некоторых видов, исчезнувших с данной территории, слабо искажает общую экологическую оценку местообитания, полученную по наложению диапазонов толерантности большого числа видов. Подробное описание метода расчета экологических свойств экотопов с использованием экологических шкал приведено в методическом пособии “Информационно-аналитическая система...” (см. Заугольнова и др., 1995). Полученные характеристики эталонных участков экстраполируются на соответствующие им по положению в рельефе и почвообразующим породам участки в пределах изученной территории.

Результаты косвенного экологического анализа с использованием шкал, целесообразно дополнять данными прямого инструментального измерения освещенности, влажности, содержания питательных веществ в почвах и т.п. Для этих целей можно использовать стандартные методики измерений (Программа и методика биогеоценологических исследований, 1966; 1974; Алексеев, 1975;).

Более сложно оценить потенции местообитаний на территориях, сильно нарушенных вследствие деградации почв, изменения гидрологического режима и др. Здесь экологическая оценка регистрирует

современное состояние экотопа, но не отражает его прежних свойств (до нарушений), что не позволяет корректно рассчитать состав потенциальной флоры ненарушенных экотопов. В таких случаях целесообразно использовать метод аналогов, исследуя экотопически сходные, но менее нарушенные участки биогеоценотического покрова в регионе, где находится заповедник.

1.2.4. Оценка структурного и типологического разнообразия современной растительности

Оценка структурного разнообразия лесной растительности предполагает выделение иерархии структур. На каждом уровне иерархии структурное разнообразие оценивается по наличию и степени выраженности элементов мозаики.

В качестве эталона для выделения структурных элементов целесообразно рассматривать наименее нарушенные участки растительного покрова. Минимальными структурными элементами здесь выступают микросайты или микроместообитания. В современных разновозрастных лесах основная часть микросайтов связана с жизнью и отмиранием деревьев. Обычно, это подкроновые пространства, вывальные бугры и западины, крупный валеж. Кроме перечисленных микросайтов, в лесах существует мозаика микросайтов зоогенной природы: порои копытных, выбросы кротов и барсуков, норы и пр. Для некоторых регионов характерна экотопическая неоднородность, связанная с крупными валунами, карстовыми воронками, бессточными понижениями. Размер такого рода микросайтов изменяется от нескольких десятков квадратных дециметров до нескольких квадратных метров.

Структурные единицы следующего уровня (мезосайты) имеют размеры, сопоставимые с размерами групп взрослых деревьев и занимают площадь до сотен квадратных метров. Это могут быть окна распада, группы подроста, куртины кустарников или группы молодых генеративных деревьев и т.д. (все они составляют отдельные стадии в динамике gap-mosaics). Натурные данные о размерах и продолжительности существования фитогенных мозаик в широколиственных лесах описаны в книге "Восточноевропейские широколиственные леса" (1994), в хвойно-широколиственных лесах - в разделах 6 и 7, а также в брошюрах "Current state..." (Popadyuk et al., 1995; Smirnova et al., 1995). Структурные неоднородности сходного масштаба возникают и в результате жизнедеятельности многих позвоночных (солонцовые и приводопойные поляны, осветленные участки леса вокруг бобровых поселений и др.) и беспозвоночных животных (очаги размножения листо- и древогрызущих насекомых). В отличие от фитогенных мозаик, поляны и окна, создаваемые фитофагами, имеют более сложную динамику из-за комплексного взаимодействия между растениями, животными и элементами экотопа.

Еще более крупная мозаика существует на уровне лесных сообществ. В малонарушенных лесных ландшафтах площади сообществ могут достигать многих сотен - тысяч гектаров. Это связано с тем, что разновозрастные древостой, существующие длительное время, формируют свою внутривидовую среду с очень широкими диапазонами изменчивости по всем экологическим факторам. Здесь четко проявляется световая мозаика, мозаика переувлажненных вывальных ям и осушенных вывальных бугров, мозаика из высоко гумусированных прикомлевых участков и минерализованных отсыпок на вывалах, зоогенная и микогенная мозаика. Различия условий микро- и мезоместообитаний для произрастания растений в пределах одного ценоза оказываются настолько большими, что они перекрывают различия между участками разновозрастных лесов на плакорных и склоновых позициях в рельефе, на почвах суглинистого и супесчаного механического состава и т.п. Площади малонарушенных сообществ являются достаточными для поддержания устойчивой структуры популяций даже самых крупных эдификаторов среди растений и животных.

Пространственная неоднородность и временная динамика структур ценозического уровня в современных лесах сильно изменчива из-за принципиальных различий между антропогенными и ненарушенными сообществами. Площади производных лесов разных типов варьируют в широких пределах и зависят от способов хозяйственного использования территории. В некоторых случаях воздействия на лесной покров приводят к появлению мелкоконтурной мозаики одновозрастных

олигодоминантных древостоев, а в других - к формированию не менее обедненных древостоев, но распространенных на больших площадях. И в тех, и в других случаях большинство микро- и мезомозаик редуцируется или исчезает, и производные леса характеризуются сильной выравненностью внутриценотических и микроэкологических условий. При нивелировании микро- и мезоразличий местообитаний ведущим фактором, определяющим разнообразие и обилие видов в производных лесах, выступают ранее несущественные различия экотопов по составу почвообразующих пород, положению в рельефе и т.п.

Следует также отметить, что длительное хозяйственное воздействие на лесные территории привело к появлению набора производных экотопов с характерной для них растительностью, состав и структура которой отражает созданную человеком мозаичность местообитаний.

Оценка типологического разнообразия растительности производится на уровне сообществ - с помощью различных классификаций растительности. Наиболее распространенными классификациями являются доминантная и эколого-флористическая (Александрова, 1969; Миркин, 1989; Коротков и др., 1991). Целесообразность применения той или иной классификации зависит от степени нарушенности растительного покрова и задач исследования. Особо необходимо подчеркнуть значимость различий между ненарушенными и производными сообществами при классифицировании растительности. Так, вследствие микро- и мезомозаичности ненарушенного лесного покрова и плавного "перетекания" его отдельных фрагментов доминирование разных видов не может служить надежным критерием для выделения сообществ. В таких ситуациях удобнее пользоваться критериями эколого-флористической классификации (Миркин, 1989) и ранжировать сообщества синтаксономическими категориями на уровне ассоциации или ее вариантов.

Антропогенно обусловленное доминирование видов в древесном и подчиненных ярусах выступает на первый план в производных сообществах - в связи с редукцией природной микро- и мезомозаичности. Из-за этого доминантная классификация оказывается удобной для сравнения материалов разных исследований в маловидовых разновозрастных лесах. Однако для работы с сукцессионными рядами сообществ она мало пригодна, так как доминанты в них меняются в течение жизни одного поколения деревьев.

При изучении нарушенной растительности целесообразно сначала отдельные физиономически одинаковые участки лесного покрова (часто соответствующие выделам в лесной таксации) именовать по принципам доминантной классификации, а затем, используя полные видовые списки производных сообществ, определять к каким ассоциациям или синтаксонам более высокого ранга в эколого-флористической классификации относятся те или иные сообщества, выделенные по доминантному принципу. Это дает возможность выявить общую сукцессионную направленность изменений сообществ при широком варьировании состава доминантов.

Следующим элементом в иерархии малонарушенного лесного покрова выступает совокупность пространственно сопряженных сообществ в пределах ландшафтных подразделений разного ранга (Анненская и др., 1963; Исаченко, 1976, 1980; Сочава, 1978). Одним из вариантов ландшафтных подразделений локального уровня, охватывающих наибольшее разнообразие экологических условий на территориях заповедников, является речной бассейн высокого порядка. Площадь такого бассейна может составлять несколько квадратных километров. На этой территории могут быть обнаружены все элементы зональной биоты, достаточно полно представлена региональная флора и фауна и могут устойчиво существовать локальные популяции наиболее крупных фитофагов. В том случае, если территория заповедника очень мала и не включает полного набора ландшафтных подразделений, типичных для региона, целесообразно распространить исследования за пределы заповедника и составить представление о всем разнообразии современных сообществ в пределах речного бассейна высокого порядка.

Однако, бывают ситуации, когда для объединения сообществ в группы невозможно использовать

ландшафтный подход ввиду малой площади заповедника, либо крайне сильной деградации экотопов. В таком случае для выяснения сукцессионных трендов можно группировать сообщества в пространственно целостные контуры с одинаковыми сукцессионными трендами в популяциях зональных эдификаторов.

1.2.5. Оценка сукцессионных трендов и потерь биоразнообразия на основе сравнения современного и реконструированного состояния лесов

В настоящее время существует множество методов оценки сукцессионных процессов. Все они в своей основе используют признаки состояния растительных сообществ, а остальные компоненты экосистем рассматриваются как дополнительные характеристики.

Для решения этой задачи необходимо проведение натурных изысканий, включающих в себя учет флоры и геоботаническое описание растительности заповедника (на постоянных и временных пробных площадях, при маршрутных учетах). Учет флоры и описание растительности следует проводить, ориентируясь на результаты оценки структурного и типологического разнообразия современной растительности - инвентаризация производится в связи с выделенными сообществами (биотопами). Достаточным для характеристики сообщества числом описаний можно считать такое, при котором кривая кумуляты числа видов выходит на плато. Достаточное количество описаний не является константной величиной и его нужно определять для каждого конкретного типа сообществ.

Для оценки изменений биоразнообразия в ходе сукцессий разумно использовать представление о потенциальной флоре. Потенциальную флору целесообразно определять для группы ассоциаций или формации в доминантной классификации при изучении нарушенных лесов; или для ассоциации во флористической классификации при исследовании растительности малонарушенных лесов. В обоих случаях пространственным объектом изучения является биотоп. Более крупной единицей должна быть группа биотопов, достаточно полно характеризующая биоразнообразие всего массива заповедника. Сравнение флоры этих элементов растительности заповедника с региональной флорой позволит оценить потери разнообразия. Хорошо, если набор биотопов будет представлять естественный ландшафтный комплекс - в таком случае гармоничная компоновка материала сделает его сравнимым с информацией по другим регионам.

Для оценки потерь биоразнообразия проводится экологическая диагностика сообществ и их групп с помощью балловых экологических шкал. Такая диагностика является достаточно традиционной в отечественной фитоценологии и широко применялись как в луговодстве (Раменский и др., 1956), так и в лесоводстве (Воробьев, 1953). Более поздние варианты экологических шкал (Цыганов, 1983) содержат информацию по большему числу видов флоры исследованных заповедников и большему числу экологических факторов (увлажнению, трофности, обеспеченности азотом, кислотности почв, освещенности и т.п.). Кроме того, шкалы Д.Н.Цыганова являются диапозонными (т.е. оценивают пределы толерантности по каждому фактору) и за счет этого они более удобны для решения означенных задач по сравнению с европейскими аналогами (Ellenberg, 1974; Landolt, 1977).

После оценки экологических свойств сообществ формируется их расчетная флора, которая рассматривается как потенциальная. В расчетную флору включаются те виды регионального списка, которые по экологическим свойствам соответствуют условиям обитания этих сообществ. Затем список видов расчетной флоры сравнивается с реальной флорой и вычисляется процент потерь флористического разнообразия.

Следует заметить, что расчет потерь потенциальной флоры имеет смысл проводить для территории, включающей достаточно полный набор растительных сообществ, характерных для региона. Площадь такой территории должна составлять, по предварительным оценкам, десятки - сотни тысяч гектар (Юрцев, 1982; Малышев, 1994).

Для выяснения причин и механизмов флористических потерь целесообразно рассмотреть различия сообществ по участию в их составе разных эколого-ценотических групп. В связи с тем, что флора подчиненных ярусов достаточно консервативна, присутствие группы с крайне малым числом видов трав, кустарничков и мхов может свидетельствовать о былом состоянии сообщества - в том случае, если древесные

виды этой группы выпали из сообщества. Поскольку как общий список видов заповедника, так и соотношение эколого-ценотических групп в ненарушенных сообществах имеют региональный характер, вопросы выделения таких групп и их представленность в ненарушенной растительности необходимо решать самостоятельно. В качестве вспомогательных сводок целесообразно использовать работы А.А.Ниценко (1969), Г.М.Зозулина (1970) и др.

Расхождение между реальной и потенциальной флорами в сообществах определяется различиями идущих сукцессий. Наиболее удобна оценка сукцессионных трендов в лесных заповедниках по состоянию древесной синузии, поскольку популяционная жизнь древесных эдификаторов формирует структуру и состав всего сообщества. Если процесс смен поколений в популяциях деревьев протекает непрерывно и в таких количественных соотношениях, которые обеспечивают постоянство видового состава древостоя и подлеска, то это должно выражаться в виде демографически (онтогенетически) сбалансированной структуры популяций.

Полноценность онтогенетического (возрастного) состава всех ценозообразователей - достаточно просто определяемый индикаторный признак ненарушенного (климаксового) ценоза (Whittaker, 1975; Дыренков, 1984; Манько, 1987; Восточноевропейские..., 1994). Основой для оценки состояния популяций древесных видов является определение онтогенетической структуры конкретных популяций и сравнение ее с демографически устойчивой структурой, которая характерна для популяций деревьев в ненарушенных лесах данного региона.

Построение онтогенетических спектров основывается на подразделении онтогенеза в соответствии с этапами развития: молодостью, зрелостью, старостью и смертью (Ценопопуляции растений, 1976; 1988). Перечисленные этапы развития маркируют изменения биологического возраста особи. Использование одной и той же классификации онтогенетических состояний для построения онтогенетических спектров дает возможность получить сравнимые результаты и на этой основе сделать заключение о состоянии вида в сообществе. Сопоставимые данные невозможно получить, если использовать подразделения онтогенеза по абсолютному возрасту. Однако сведения об абсолютном возрасте растений разных онтогенетических групп и уровней жизненности (см. ниже) представляют собой чрезвычайно ценную дополнительную информацию, позволяющую решать вопросы устойчивости и периодичности смены поколений.

В онтогенезе деревьев выделяют 4 возрастных периода и 9 онтогенетических состояний (в предыдущих публикациях использовался термин "возрастные состояния"; который заменен в связи со слабым отличием от термина "возрастные группы"):

I. Латентный период:

- 1) покоящиеся семена (s).

II. Прегенеративный период:

- 2) проростки (всходы) (pl);
- 3) ювенильное состояние (j);
- 4) имматурное (полувзрослое) состояние (im);
- 5) виргинильное (взрослое вегетативное) состояние (v).

III. Генеративный период:

- 6) молодое генеративное состояние (g_1);
- 7) средневозрастное генеративное состояние (g_2);
- 8) старое генеративное состояние (g_3).

IV. Постгенеративный (сенильный) период:

- 9) сенильное состояние (s).

Описания онтогенетических состояний у деревьев приведены в справочном пособии "Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники" (1989), книге "Восточноевропейские широколиственные леса" (1994) и др.

В связи с разными темпами развития длительность пребывания особей в одном онтогенетическом состоянии колеблется в значительных пределах (Восточноевропейские..., 1994). Подробный анализ онтогенеза деревьев показал, что в каждом онтогенетическом состоянии можно выделить растения разных

уровней жизненности (Ценопопуляции растений, 1976, 1988; Воронцова и др., 1986; Махатков, 1991). Наиболее часто при исследованиях онтогенеза деревьев выделяют три уровня жизненности: 1) нормальная жизненность; 2) пониженная жизненность; 3) низкая жизненность.

Для построения онтогенетических спектров деревьев в каждом анализируемом сообществе желательно обследовать площадь не менее 0,25 - 2,0 га или несколько более мелких площадок, составляющих в сумме такую же площадь. На этой площади для каждого дерева определяется онтогенетическое состояние, начиная с виргинильного, и уровень жизненности. Определение этих параметров для растений ранних онтогенетических состояний проводится на небольших площадках (1 - 10 м²). Такие площади целесообразно использовать для организации исследований по популяционному и ценотическому мониторингу.

Онтогенетический спектр, который обеспечивает устойчивое существование популяции, ранее был назван базовым (Восточноевропейские..., 1994). Форма такого спектра определяется следующими биологическими свойствами вида: 1) общей продолжительностью онтогенеза и отдельных состояний, 2) темпами развития особей, 3) способами самоподдержания, 4) интенсивностью и периодичностью инспермации, 5) почвенным запасом диаспор, 6) размерами площади поглощения ресурсов особями разных онтогенетических состояний (синоним - площади питания).

Базовые спектры деревьев с разным популяционным поведением (с разным типом стратегии) должны быть различными, так как темпы онтогенеза и плотность возрастных локусов видоспецифичны. Количественные базовые спектры для некоторых видов деревьев приведены в книге "Восточноевропейские широколиственные леса" (1994).

Для определения степени сукцессионного отклонения конкретного сообщества от климаксового состояния по признаку полночленности популяционной структуры древесной синузиды производится сравнение онтогенетического спектра каждой конкретной популяции с базовым спектром. Все множество конкретных спектров может быть объединено в несколько вариантов, соответствующих тому или иному состоянию популяции:

- 1) инвазионное состояние - в спектре представлены лишь прегенеративные (иногда и молодые генеративные) растения;
- 2) нормальное состояние:
 - а) полночленный спектр, в котором представлены все или почти все онтогенетические группы растений (семенного и/или вегетативного происхождения);
 - б) вегетативно полночленный спектр, где представлены растения только вегетативного происхождения;
 - б) прерывистый спектр, где представлена большая часть онтогенетических групп;
- 3) регрессивное состояние - представлены лишь постгенеративные растения.
- 4) состояние, при котором представлены лишь некоторые (часто одна) онтогенетические группы - фрагментарный онтогенетический спектр.

Диагностика состояния популяций, основанная на указанных признаках, позволяет осуществить прогноз дальнейшего развития популяций деревьев. Инвазионные популяции находятся в стадии становления и, в зависимости от онтогенетического состава и численности особей, с одной стороны, и эколого-ценотических условий - с другой, имеют более или менее вероятные перспективы превращения в нормальные. Последние полностью способны к спонтанному самоподдержанию семенным и/или вегетативным путем. Отсутствие отдельных онтогенетических групп в спектре нормальных популяций может быть связано с периодичностью плодоношения и, как правило, не является свидетельством неустойчивого состояния вида в сообществе. Регрессивные популяции формируются в тех случаях, когда старые растения прекращают плодоношение, либо условия в ценозе препятствуют развитию подроста. Помимо перечисленных вариантов в нарушенных лесных сообществах популяции могут быть представлены отдельными особями некоторых возрастных состояний (фрагменты популяций). Обычно это свидетельствует об эпизодическом приживании при крайне низком уровне численности и свойственно популяциям видов-ассектаторов. Перспективы развития таких популяций оценить очень трудно.

Если возможность провести полноценные демографические исследования популяций деревьев отсутствует, то в качестве предварительной оценки их состояния в сообществе можно сопоставить балловые оценки древесных видов по ярусам. Устойчиво существующие виды с нормальными популяциями будут иметь сходные оценки во всех ярусах. В то время как виды, популяции которых являются инвазионными или регрессивными, будут присутствовать, соответственно, только в подросте или только в древостое.

После определения онтогенетической структуры популяций всех древесных видов в сообществе желательно оценить соотношение популяций видов разных типов стратегий (конкурентной - С-виды, стресс-толерантной - ST-виды, рудеральной - R-виды по Grime, 1979). В ненарушенных лесных сообществах доминируют виды конкурентной стратегии, виды стресс-толерантной стратегии являются содоминантами, а виды реактивной стратегии - ассектаторами. Классификация видов деревьев по типам стратегий приведена в книге "Восточноевропейские широколиственные леса" (1994). В нарушенных лесных сообществах чаще всего доминируют рудеральные или стресс-толерантные виды - в зависимости от характера нарушений.

Еще одним признаком, характеризующим древесную синузию в ненарушенных лесах, является ее полидоминантность. Длительно существующие в спонтанном режиме лесные сообщества имеют в своем составе все древесные виды данной региональной флоры, которые способны произрастать в данных экотопических условиях.

Итак, оценка сукцессий может проводиться по изменению видового состава, степени доминирования тех или иных видов, структуре сообществ. Обычно эти оценки ведутся по одной из перечисленных групп признаков. В связи с этим перспективными являются разработки комплексных балловых оценок, интегрирующих качественно различные характеристики сообществ. Конкретные разработки балловых оценок сукцессионного статуса растительных сообществ приведены в главах 2 и 5.

Для облегчения работ по сортировке и первичному анализу описаний целесообразно использовать компьютерные программы. Для выполнения исследований по некоторым заповедникам, растительность которых описана в данном сборнике, были использованы существующие и созданы специальные программные продукты (Заугольнова и др., 1995):

1. Базы первичных данных: геоботанические описания и демографические таблицы.
2. Справочные базы данных: диапазонные экологические шкалы Д.Н.Цыганова для 2000 видов по 10 шкалам, списки видов исторических свит Г.М.Зозулина - около 1000 видов, списки видов эколого-ценотических свит А.А.Ниценко - около 400 видов; списки видов растений по типам стратегий - 600 видов.
3. Компьютерная программа для сортировки описаний растительности по степени их флористического сходства (Syntaxon).
4. Компьютерная программа для определения экологических характеристик сообществ и их совокупностей по балловым экологическим шкалам (ECOSCALE).
5. Процедура определения расчетной (потенциальной) флоры групп сообществ разного ранга и ее сравнение с реальной (автор Л.Г.Ханина).
6. Система процедур, позволяющая определять долевое участие вида в группе сообществ и его встречаемость (автор Л.Г.Ханина).
7. Процедура формирования реальной флоры групп сообществ с учетом синузального разделения видов (автор Л.Г.Ханина).

Помимо флористических и фаунистических данных, геоботанических описаний, демографических обследований растительности и др., большое значение для оценки сукцессионных трендов в растительном покрове заповедников имеет анализ количественных таксационных (лесоустроительных) данных сопряженных с планами насаждений. Эти материалы, в отличие от данных научных исследований, характеризуют всю территорию заповедника без исключения. В связи с этим, все полевые исследования в лесных заповедниках должны быть максимально точно привязаны к конкретному таксационному выделу или его части на планах лесонасаждений. Еще большую ценность приобретают данные государственной инвентаризации лесов, если они привязаны к той же топографической основе, что и карты разного целевого

назначения: подстилающих пород, ландшафтов, типов леса, растительных ассоциаций и т.п. Удобным инструментом для сравнения таких пространственно распределенных данных являются современные компьютерные ГИС-технологии. Примеры их использования приведены при изложении результатов исследований в некоторых заповедниках (см. главы 3 и 5).

Изложенные выше методические приемы были реализованы в разных заповедниках с разной степенью подробности. Специальные методы исследований, использованные в отдельных заповедниках, рассмотрены в соответствующих разделах.

1.3. Методические подходы к анализу сукцессионных процессов в почвенном покрове

В предыдущих разделах были изложены основные теоретические представления о структуре и динамике растительности и методические подходы к анализу сукцессионных процессов в растительности. Не менее важным компонентом лесных экосистем являются почвы, которые как и растительность не остаются неизменными во времени. Динамичность почвенного покрова столь же имманентный признак как и динамичность биотических систем (Карпачевский, 1981; Александровский, 1983).

В настоящее время разработан комплекс методов, позволяющих по морфологическим почвенным свойствам реконструировать наличие в прошлом тех или иных воздействий на лесные экосистемы и сделать выводы об устойчивости или об изменении облика экосистем во времени, а также о направленности этих изменений (Офман и др., 1995; Пономаренко и др., 1995).

Как показывает анализ исторических документов, археологических данных, опросов старожилов и т.п., большинство заповедных экосистем перед установлением заповедного режима в те или иные периоды испытывало антропогенные воздействия. Если же такие воздействия не имели места или не были зафиксированы документально, то не исключено, что экосистемы изменялись во времени и по каким-то другим причинам. По-видимому, выявление таких изменений в прошлом и их сопоставление с современным состоянием или направлением изменения является одной из основных задач мониторинга охраняемых природных территорий. При всем разнообразии возможных внешних воздействий на лесные экосистемы, можно выделить несколько наиболее обычных и распространенных, приводящих к особенно ярким изменениям в почвенном покрове. Это распахка, выпас (скашивание леса), рубки и пожар. В свою очередь, эти воздействия приводят к целому ряду сопряженных изменений растительности, таких, как послерубочные, послепожарные сукцессии, сукцессии, происходящие при зарастании безлесных угодий и т.п.

Попытки выделить вклад разных воздействий на почвенный покров предпринимались некоторыми исследователями в археологии и археозоологии (Wood, Jonson, 1978; Динесман, 1982 и т.д.). При анализе сукцессионных процессов в лесных экосистемах ранее основное внимание уделялось изменениям, происходящим в почвах под воздействием вывалов (Карпачевский, 1981; Schaetzel, 1989; Васенев, Таргульян, 1995) и кротов (Абатуров, 1982). В данном разделе сделана попытка расширить эти представления и установить соответствие между особенностями почвенной морфологии и основными типами воздействий на лесные экосистемы как на уровне отдельных актов воздействий, так и на уровне основных типов природопользования.

Сначала рассмотрим основные особенности морфологии почв, определяемые спонтанным развитием природных лесных экосистем.

В почвоведении накоплен огромный фактический материал, характеризующий изменения аналитических свойств почв при тех или иных внешних воздействиях (см. Карпачевский, 1977; Розанов, 1992 и др.). Морфологические же характеристики почвенного покрова и их динамика, как правило, рассматриваются генерализовано - на уровне типа профиля или особенностей (цвета, мощности, характера нижней границы) слагающих его горизонтов. Этот подход достаточен для случаев, когда почвенная морфология формируется за счет процессов фронтального течения, и совершенно недостаточен для описания почв, формирующихся при участии педотурбационных процессов. В последнем случае описание почвенного покрова требует привлечения более тонких, "негоризонтных" морфологических характеристик

почвы как совокупности морфонов (Корнблум и др., 1972; Корнблум, 1975). Представление о мозаичности почвенного покрова в пределах относительно небольших участков, соизмеримых с размерами корневых систем деревьев, особенно важно для понимания связей между растительностью и почвой в лесных экосистемах.

Мозаичность почвенного покрова складывается под влиянием локальных факторов почвообразования - таких, как живой или отмерший корень, тот или иной тип хода крота, тот или иной тип вывала, тот или иной тип оборачивания почвы при вспашке и т.п.. Под влиянием совокупности этих локальных воздействий со временем в почве формируются соответствующие характерные морфологические образы. Зная эти соответствия, можно решать обратную задачу - реконструировать историю формирования современной почвы на каждом конкретном участке исследованной территории по известному множеству диагностических морфонов. Удачные попытки построения таких реконструкций предпринимались в археологии и археозоологии (Динесман, 1982; Wood, Johnson, 1978 и др.). Ниже мы попытались систематизировать уже известные в литературе и накопленные авторами сведения о диагностических морфологических характеристиках разнообразных локальных воздействий на лесной биогеоценоз.

В отличие от предшествующих работ, посвященных реконструкции почвообразования, наш подход имеет определенную специфику: процесс изменения морфологии почвы, развивающийся под влиянием педотурбационных процессов, можно условно разделить на два периодически чередующихся этапа - этап педотурбации, сопровождающейся переотложением (отсыпкой) почвенной массы и этап постпедотурбационных преобразований. Первый часто более краток по времени, но более быстро (в определенном смысле одноактно) изменяет морфологию охватываемой актом педотурбации массы. Второй приводит, на наш взгляд, к значительно более медленным преобразованиям в период между последовательными актами педотурбации.

Основное внимание в литературе по педотурбации уделяется именно постпедотурбационным преобразованиям, - изменениям, происходящим в субстрате после его отсыпки, поэтому здесь мы попытались проанализировать более подробно вклад собственно педотурбационного этапа в морфологию почвы.

Полевые исследования проводились в европейской части лесной и лесостепной зон в течение 15 лет на территориях с разной степенью антропогенной измененности, в частности, в заповедниках - в Каневском, Бадхызском, Приокско-Террасном заповедниках, в заповедниках "Приволжская лесостепь" и "Калужские засеки", в музее-заповеднике "Бородинское поле" и т.д. На основании накопленного фактического материала разработаны приведенные в данной работе методы реконструкции воздействий на лесные экосистемы в прошлом и критерии для определения направления изменений облика почвы в настоящее время.

1.3.1. Комплексы морфологических признаков, формируемых некоторыми локальными факторами почвообразования и видами природопользования

1.3.1.1. Следы корневых систем древесных растений

1.3.1.1.1. Естественное отмирание корней

Для процессов естественного отмирания дерева характерен отток пластических веществ из корней в побеговую систему. При этом корень уменьшается в объеме постепенно (на протяжении достаточно длительного времени, составляющего иногда до десятка лет) и более или менее равномерно по всему объему. Часть пространства, занимавшегося ранее корнем и расположенная снаружи (к периферии) от корня, освобождается и может быть заполнена тем или иным материалом. На заполнение полости оказывает важное влияние наличие над поверхностью такого мощного рычага, как ствол дерева — раскачиваясь при ветре, он приводит в движение усыхающие опорные корни и, соответственно, деформирует стенки корневой полости. Поэтому результат заполнения (почвенный морфон) имеет значительно более диффузные, нечеткие и неровные границы, чем первоначальные очертания корня. Характер материала, которым заполняется полость, зависит от связности вмещающего корень субстрата. В связных почвах заполнение идет преимущественно

за счет засыпки комочков и крупных частиц почвы сверху — либо непосредственно с поверхности, на которой в большинстве случаев имеется несвязанный в агрегаты материал, либо со стенок вышележащих участков полости. Поскольку корень усыхает достаточно медленно (и в определенной степени сезонно), полости на исходном месте корня освобождаются и заполняются поэтапно, в несколько приемов. Материал, находящийся на поверхности в несвязном или мобильном состоянии, к моменту формирования следующего участка полости часто успевает несколько измениться (за счет перебива дождем, промораживания, поступления на поверхность порций отсыпки другого материала и т.п.). В результате формируется спиралевидная на горизонтальном срезе мезотекстура. В сыпучих песках полость заполняется материалом из примыкающих к ней сверху или сбоку участков вмещающего субстрата, при этом они несколько разуплотняются и заполненные полости заметны как разрыхления неправильной формы, с нечеткими контурами, выполненные однотипным по составу материалом (рис.1.2).

Аналогичная картина возникает при корчевке шней, но в этом случае всегда остаются в некотором количестве обрывки корней, которые выглядят после переработки как тусклые серые пятна на негумусированном фоне (подробнее см. ниже). В целом, отчетливые следы древесных корней на вертикальной стенке после их естественного отмирания видны только на фоне слоистости вмещающего субстрата (флювиогляциальные и аллювиальные отложения и т.п.).

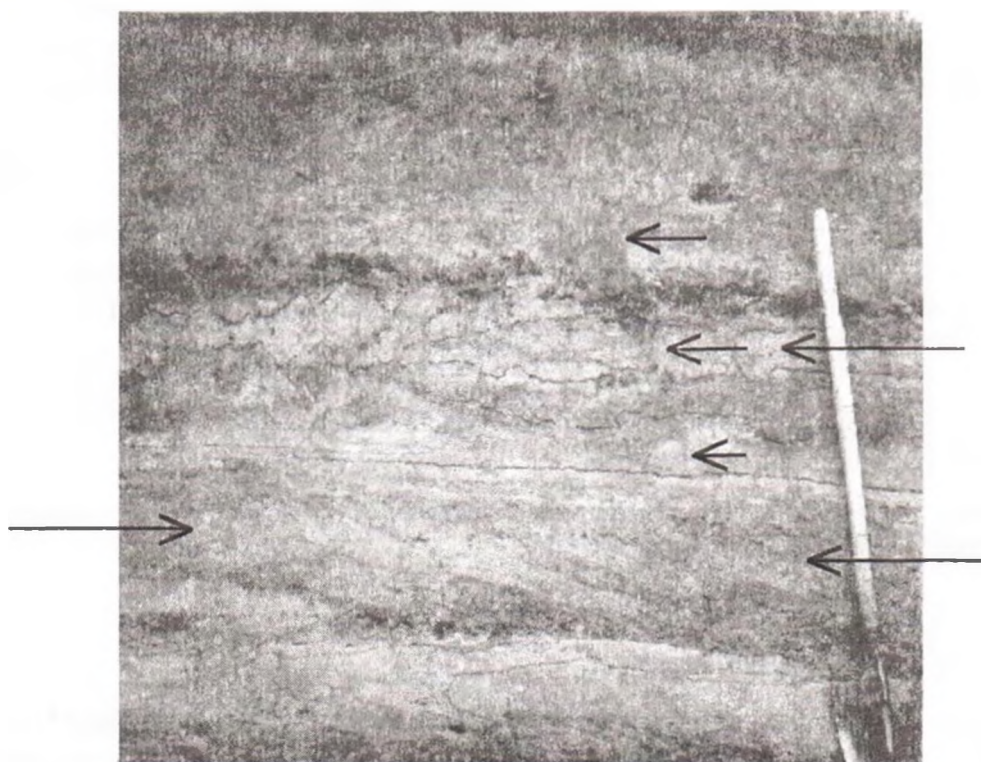


Рис.1.2. Следы отмерших корней в слоистом сыпучем субстрате

Fig.1.2. The remains of the dead roots in the flaky pour substrate

1.3.1.1.2. Отмирание корней после рубки деревьев

В результате рубки в почве остается корень, непосредственно соединенный с поверхностью. Внутренние ткани корня, в отличие от его коры, представляют собой ценный питательный субстрат для целого ряда организмов, которые начинают перерабатывать свежие, сырые органические остатки в те или иные формы органических копролитов сразу после рубки. Длительность этой переработки определяется

характером разлагаемой древесины. Конечные продукты переработки имеют значительно меньший объем, чем объем сырых тканей, и к моменту освобождения пространства внутри коры корня сама она на большем протяжении сохраняется. Поэтому освобождающееся пространство достаточно четко ограничено, отделено от вмещающего субстрата и может быть заполнено исключительно материалом сверху. Четкость ограничения корневого морфона напрямую зависит от соотношения между скоростями переработки тканей древесины и коры. Так, например, у березы кора очень плотная и медленно разлагающаяся, ткани же древесины - мягкие, с высокой исходной влажностью, перерабатываются очень быстро. В результате уже через несколько лет после рубки в почве образуется надежно изолированный чехлом коры канал (полость), заполненный органическими копролитами не более чем на 40%. У дуба ткани древесины из-за наличия дубильных веществ разлагаются очень медленно (на протяжении десятилетий), кроме этого, они исходно содержат меньший процент влаги. Поэтому кора корня разлагается примерно с той же скоростью (а иногда и быстрее), что и внутренние ткани, и в заполняющем материале значительная доля приходится на органические копролиты или другие продукты переработки влажного органогенного материала. Дуб - единственное дерево из распространенных в средней полосе, всегда (вне зависимости от условий на поверхности почвы к моменту рубки) оставляющее в почве после рубки черные, часто с характерным смоляным оттенком, пятна на месте срубленных корней. У сосны, несмотря на медленное разложение корневой древесины, доля органических копролитов в заполнении обычно невелика — по-видимому, из-за преимущественно грибного разложения корневой древесины. После разложения корней сосны в почве остаются полости неправильной формы, заполненные минеральным материалом с поверхности (например, округлые и овальные диффузные пятна со светлым заполнением на более интенсивно окрашенном фоне).

Абсолютное время разложения древесины также важно по следующей причине: рубка в большинстве случаев сопровождается нарушением целостности поверхности - сдвигается подстилка, разбивается приповерхностный минеральный слой и т.п. На фоне элиминирования древесного полога это приводит к интенсивному развитию поверхностных процессов (перемыва и поверхностного отбеливания, перевевания песков и т.п.). При этом на поверхности образуется некоторое количество несвязного, подвижного субстрата, который может легко заполнить корневую полость. После рубки поверхность постепенно экранируется за счет накопления подстилки или дернины и смыкания крон, и здесь прекращается (или, по крайней мере, резко замедляется) продуцирование мобильного бесструктурного материала. Поэтому у пород с медленно разлагающейся корневой древесиной к моменту формирования корневой полости ситуация на поверхности резко отличается от той, что имелаась на момент рубки - теперь над полостью залегает агрегированная масса, несыпучая и с трудом перемещаемая водой. В такой ситуации единственным вариантом заполнения полости является перенос минерального (или органо-минерального) материала в копролитах, причем, поскольку направление переноса идет сверху вниз, привносимый материал всегда в той или иной мере обогащен органическим веществом по сравнению со вмещающей массой. В результате заполнение имеет значительно более темный тон, чем вмещающая масса; на мезоуровне заполнение представляет собой чисто органические копролиты (на начальных этапах заполнения), смесь чисто органических и органоминеральных копролитов (на промежуточных этапах заполнения) или (после заполнения) органоминеральные копролиты. У одной и той же древесной породы процент минерального материала в заполнении корневой полости зависит от времени рубки - при зимних рубках влажность тканей меньше, поэтому они приводят к образованию плотно заполненных органическим материалом морфонов.

Еще одним диагностическим признаком причины отмирания корней является ориентация ходов землероев (кротов или грызунов). Обычно на безлесном месте (например, на лугу, образованном на месте пашни) ход начинает строиться под углом около 45° к поверхности - на вертикальной стенке сечения ходы имеют вид кругов, овалов и линейных фрагментов, не имеющих какой-то преобладающей ориентации

(рис. 1.3). Субвертикальные участки ходов возникают только в том случае, если для строительства хода использовались полости от якорных корней срубленных деревьев. В этом случае на вертикальной стенке видны субвертикально ориентированные линейные морфоны, оканчивающиеся разворотной камерой. При использовании полости в качестве хода она быстро заполняется, и по структуре перестает отличаться от обычных «кротованных» морфонов. Т.о., следы от корней срубленных деревьев выглядят на вертикальной стенке как линейные, округлые или овальные четко ограниченные морфоны, цвет которых, как правило, отличается от цвета вмещающей массы. Это либо морфоны с более темным, гумусированным заполнением (при высокой доле органического материала, или при очень медленном гниении древесины), либо морфоны с преимущественно минеральным заполнением, обычно с большой долей осветленных крупных фракций (рис. 1.3). Последний момент характерен для автоморфных местообитаний, в гидроморфных органические остатки в значительной мере консервируются, а в минеральном заполнении преобладают тонкие фракции, а не остаточные продукты перемыва: на окраску здесь наибольшее влияние оказывают гидроокислы железа и марганца, так что результирующая окраска оказывается бурой, охристой, горчишной или т.п.



Рис. 1.3. Следы ходов землеросв
Fig. 1.3. The remains of burrower's holes

Аналогичное морфологическое выражение имеют следы от корней сломанных деревьев (бурелома). Отличить бурелом от рубки можно только путем анализа достаточно протяженных траншей (захватывающих положение корневых систем нескольких деревьев), основываясь на допущении, что при буреломе не обламываются одновременно несколько соседних деревьев (разного размера или разных пород) и анализируя характер заполнения полостей. Бурелом, в отличие от рубки, не приводит к интенсификации поверхностных процессов.

При корчевке пней возникает картина, в определенном смысле промежуточная между естественным отмиранием и рубкой. На месте выдернутых опорных корней возникают разрыхления, заполненные вмещавшим корни материалом, однако заполнение происходит быстро, и полость на всем протяжении

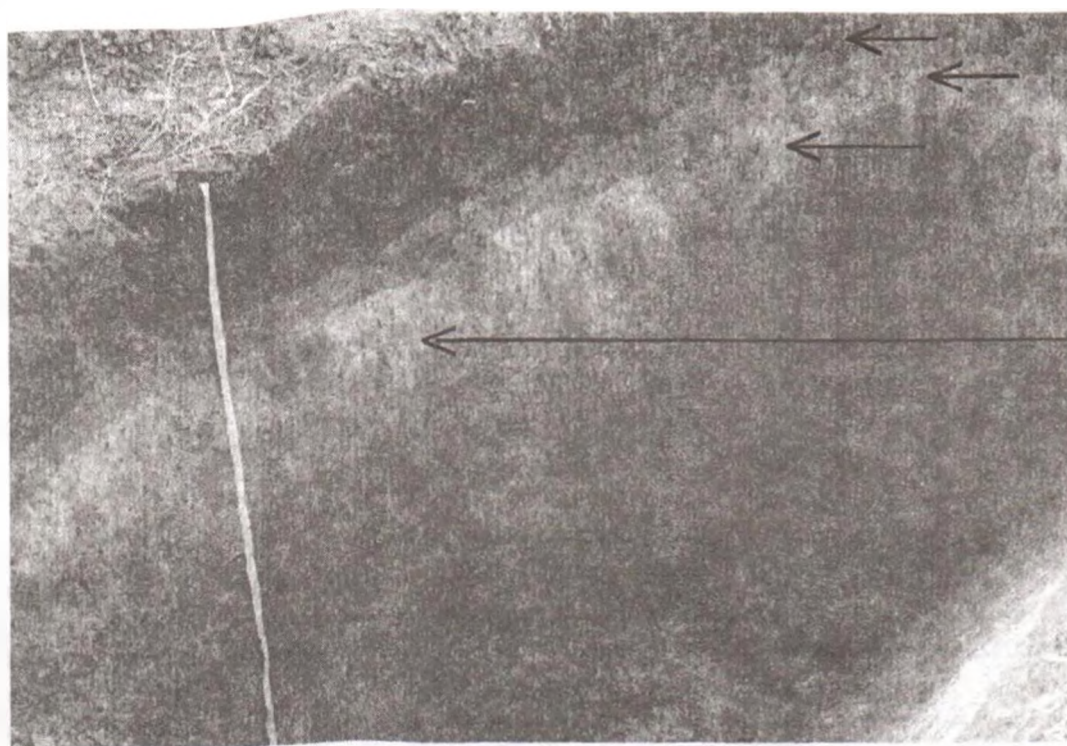


Рис. 1.4. Комлевые остатки деревьев с быстро разлагающейся древесиной (осина) - результат сплошной рубки
Fig. 1.4. Stump remains of fast decaying wood (Aspen) as a result of the clear-cutting

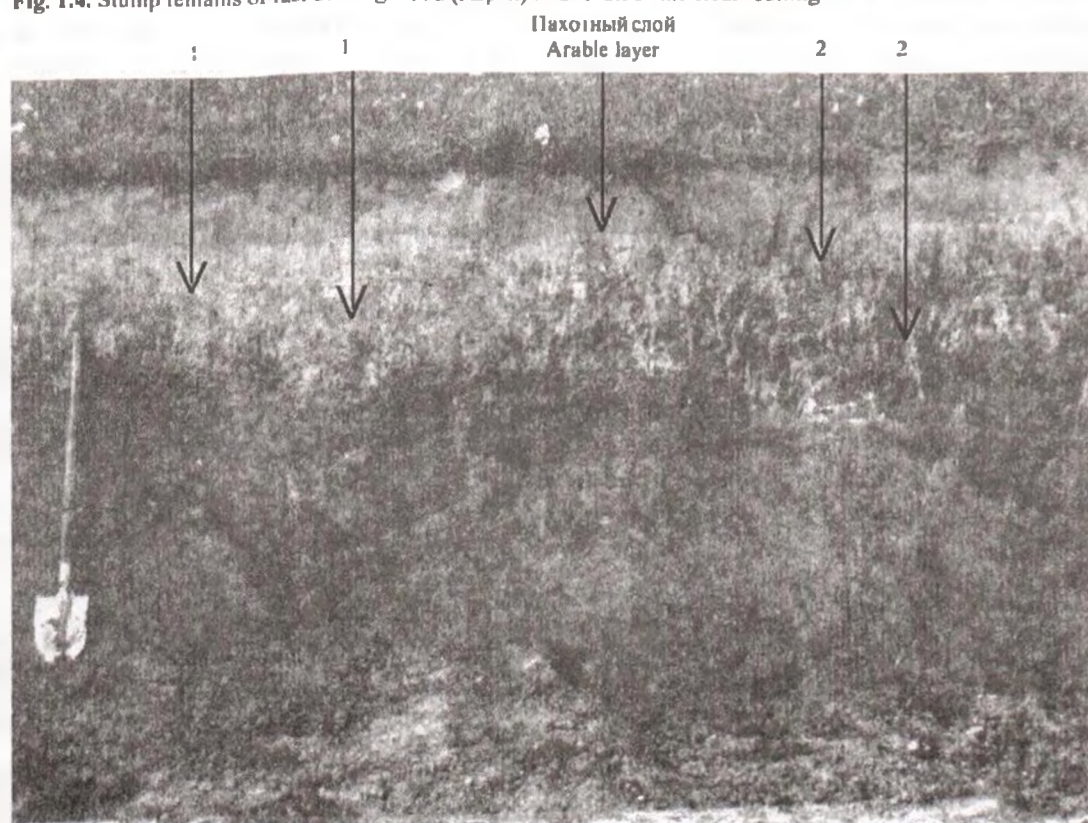


Рис. 1.5. Остатки корней деревьев, перемешанные землероями (1), и свежие корни (2) - результат выборочной рубки
Fig. 1.5. The decayed roots mixed by burrowers with soil and fresh tree roots as a result of the selective cutting

выполнена практически однотипным, не имеющим внутренней упорядоченности (например, спиралевидной структуры), материалом, т.е., протяженность однотипных (и по окраске, и по структуре) фрагментов здесь значительно больше. С другой стороны, при корчевке всегда есть часть корней, которая обрывается и остается в почве. Эти корни преобразуются аналогично срубленным, с той разницей, что здесь отсутствует связь корня (и образующейся корневой полости) с поверхностью, поэтому полость остается заполненной только частично и исключительно продуктами переработки органических остатков. Результат выглядит как сочетание диффузных разрыхлений сублинейной формы, не отличающихся по цвету от вмещающей массы, и примыкающих к ним более четко ограниченных серых морфонов, имеющих линейную или округлую форму.

На протяженных разрезах можно различать следы сплошной и выборочной рубки. В последнем случае корневые остатки, относящиеся к разновременным рубкам, имеют разную сохранность за счет перемешивания землероями после разложения древесины: разную четкость контура и оттенок заполнения, долю минеральной части в заполнении (рис.1.4, 1.5).

1.3.1.1.3. Вывалы

Одним из наиболее распространенных результатов естественного отмирания деревьев в лесной зоне являются вывалы: падение дерева, сопровождающееся отторжением участка корнеобитаемого слоя опорными корнями. Вывалы происходят в ветреную погоду, когда ствол дерева выполняет роль рычага, который стремится повернуть участок почвы, удерживающийся опорными корнями. В том случае, если усилие велико, длина рычага невелика, а корневая система мощная и разветвленная, происходит облом дерева (бурелом). Эта ситуация характерна для юга лесостепной зоны и колючих лесов степной зоны; для деревьев с субвертикальной корневой системой, растущих на щебнистых почвах; для одиночных деревьев, выросших на открытом месте. В остальных случаях - если дерево имеет относительно длинный (порядка 20м) ствол и относительно небольшую мощность корнеобитаемого слоя (как правило, до 1,5 м, реже - до 2м) - более характерны вывалы. Это соотношение определяет и возраст, в котором деревья начинают оборачивать почву вывалами: в автоморфных условиях виды деревьев реактивного типа жизненной стратегии достигают такой высоты примерно в 20-25 лет.

В зависимости от характера корневой системы и мощности дерева, опрокидывающего усилия может быть достаточно для того, чтобы 1) оторвать опорные корни вместе с охватываемой ими почвой и повернуть земляной ком назад в сторону, противоположную направлению падения, или 2) только для того, чтобы оторвать часть опорных корней с земляным комом.

Первый вариант вывала будем называть повернутым, второй - непровернутым вывалом (рис 1.6). Повернутые вывалы характерны для пород с субвертикально ориентированной корневой системой, без хорошо выраженных горизонтальных опорных корней (лиственные деревья за исключением дуба). Такие же вывалы возникают, если по каким-то причинам повреждены опорные корни: например, при заболачивании умеренно увлажненных участков, деревья сосны могут выпадать, образуя повернутые вывалы за счет выгнивания корней. Непровернутые вывалы в сухих условиях характерны для ели, в переувлажненных - для ели и березы. В литературе для горных условий была предложена более подробная классификация вывалов по положению вывального кома относительно ямы (Schaeztl, 1989).

Отсыпка материала с вывального кома происходит не хаотически, а по определенным правилам, соответствующим типу вывала и зоне отсыпки, принимающей материал с определенной части вывального кома. Разные зоны отсыпки принимают материал преимущественно с той или иной глубины; отсыпка материала с разных частей вывального кома приводит к формированию специфических для тех или иных зон отсыпки текстур; наконец, в разных зонах отсыпки отсыпавшийся материал подвергается воздействию разных поверхностных процессов. Можно условно разделить вывал на несколько частей, скорость и направление отсыпки с которых неодинакова (рис.1.6). Это передняя плоскость вывала (1), выпуклая часть кома (2), гребень (3), бахрома корней и подстилки (4), крылья вывала (5), якорная часть (6).

Передняя плоскость вывала (1) - это переориентированная дневная поверхность, на которой обычно

залегают слабосвязный материал: ветки, семена, кладки копролитов, подстилка, опад. Этот материал обычно быстро (в течение 1-3 лет) ссыпается вниз с вертикально ориентированной плоскости.

Выпуклая часть кома (2). В большинстве случаев глубина отрыва почвы вывалом неравномерна. Местам более глубокого отрыва соответствует выпуклая часть кома, которая обычно сходит одновременно или крупными порциями в течение 1-2 лет.

Гребень вывала (3) - это верхняя, нестабильная часть вывального кома, материал которой отсыпается в процессе стабилизации рельефа вывала частично в ту же позицию, что и материал передней плоскости вывала, а частично - в ту же позицию, что и материал задней части кома. Таким образом, состав материала гребня определяет характер примесей в нижних частях соответствующих профилей отсыпки. У асимметричных и уплощенных (непросохавших) вывалов верхняя часть гребня - это материал приповерхностных горизонтов, насыщенных органическим веществом. Соответственно, именно он отсыпается вниз, в яму, в первую очередь. После отсыпки минерального материала с задней части кома нижняя часть профиля отсыпки будет обогащена гумусированными включениями - пятнами, прослойками, или (за счет последующего перемешивания кротами) будет иметь равномерно более серый оттенок. У симметричных вывалов первые же порции отсыпки с гребня - это материал более глубоких, чем в первом случае, слоев (подгумусового или подподстилочного горизонта). При отсыпке такого материала вместе с гумусированным материалом передней плоскости вывала будет формироваться растянутый гумусовый профиль с пятнами или прослойками негумусированного материала (типа A_1A_2 , A_1B и т.п.).

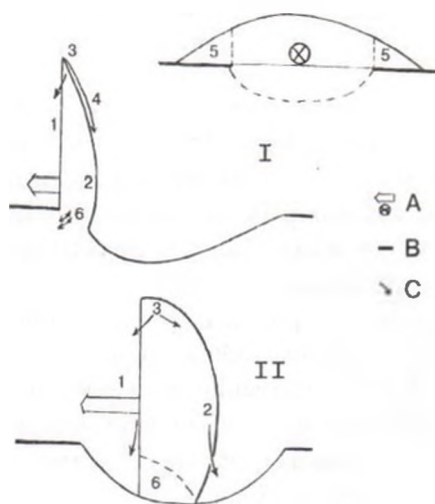


Рис. 1.6. Типы вывалов: I - непровернутый, II - провернутый. Передняя плоскость вывала (1), выпуклая часть кома (2), гребень (3), бахрома корней и подстилки (4), крылья вывала (5), якорная часть (6)
Fig. 1.6. The types of the windfall complexes: I - simple, II - turned through. Explanations are in the text.

Корневая бахрома (4). В начальный момент падения сила, направленная на отрыв почвы, относительно невелика. Поэтому на участке, с которого начинается падение, приповерхностные субгоризонтальные корни не отрываются, а вытягиваются, часто вместе с кусками зажатой между ними подстилки или гумусового горизонта. При этом в почве остаются округлые полые дырки. Длинные, преимущественно вдольповерхностные корни с кусками подстилки, а иногда и мелкими кустиками трав, свисают с гребня вниз, прикрывая выпуклую часть кома, или висят прямо над ямой, если выпуклая часть отсутствует. Комки подстилки и гумусового горизонта часто отрываются с бахромы уже в процессе падения дерева или в момент удара о землю, после чего начинается отсыпка минерального материала с задней части кома, погребаяющая эти комки.

Крылья вывала (5). Крупные субгоризонтальные корни, расположенные перпендикулярно направлению падения вывала, тоже отрывают залегающую на них почву. Как правило, вывал разворачивается именно на этих корнях, поэтому обычно они расположены вплотную к передней плоскости вывала, т.е. спереди и сбоку от основной компактной линии отрыва. Боковыми корнями перемещается приповерхностный материал - подстилка и гумусовый горизонт (или тот, который залегает под подстилкой - палевый, осветленный и т.п.). Этот материал частично отсыпается уже в момент удара дерева о землю, оставшаяся часть обычно ссыпается в первый год. Крылья вывала, как правило, представляют собой зоны отсыпок предшествующих вывалов, использованные корнями данного - более долго живущего - дерева. Т.е., материал крыльев отсыпается, как минимум, по второму разу за время жизни данного поколения деревьев, и поэтому он более рыхлый, бурый (менее контрастно окрашенный) и отсыпается сразу весь или большими порциями. Если отсыпка с предшествующего вывала освоена корнями недавно, и они не успели увеличиться в объеме настолько, чтобы уплотнить отсыпку, сжать межкорневую массу, то периферические корни не отрывают почву, а просто вытягиваются из нее - на крыльях висят лишь клочки подстилки, небольшие фрагменты травяного покрова и др.

Якорная часть (6). У провернутых вывалов не вся оторванная и переориентированная масса материала переотсыпается - некоторая его часть в основании вывального кома после стабилизации рельефа остается на том же месте, куда она была перемещена в результате вывала. Такой оторванный, переориентированный и прижатый к дну ямы в неотсыпанном виде участок вывального кома будем называть якорной частью. Она состоит из материала, залегавшего на глубине 20-30 (40) см, т.е. в дерново-подзолистых почвах это палевый или осветленный материал.

У разных типов вывалов соотношение зон отсыпки различается.

Непровернутые вывалы.

У непровернутых вывалов передняя плоскость вывала расположена вне вывальной ямы. Ком оказывается зависшим, приподнятым над ямой. За счет этого: 1) весь оторванный вывалом материал переотсыпается; 2) вывальный ком плоский, «неприкрытый», поэтому отсыпавшийся материал сильно перемывается и отбеливается на коме и поверхности отсыпки; 3) оторванный по всей площади вывального комплекса материал отсыпается в узко локализованной прикомлевой части, образуя вытянутый бруствер отсыпки, в остальную часть плоской вывальной ямы могут попадать лишь продукты его перемыва; 4) подстилка и комки минерального материала с передней плоскости вывала отсыпаются поверх ненарушенной поверхности почвы, наращивая общую мощность органогенных горизонтов в этом месте. В саму яму попадает материал преимущественно подгумусовых горизонтов, однако для деревьев с субгоризонтальной корневой системой характерно наличие свисающей в яму корневой бахромы с клочьями подстилки, дернины, мха и т.п. Эти комки ссыпаются в первую очередь, они попадают на дно ямы и погребаются последующими отсыпками минерального материала с задней части кома, исходя из залегавшего на большей глубине. В том случае, если отсыпка происходит во время оттепелей, такие комки падают на лед или в стоящую в яме воду, приобретая соответственно линзовидную форму или оплывая и ожелезнясь при потеплении воды. Темноокрашенные пятна линзовидной, округлой или уплощенной формы - характерная маркировка нижней границы вывальных ям у непровернутых вывалов. Степень ожелезненности этих пятен указывает на увлажненность участка в начальный период отсыпки. Отсыпка основной массы материала обычно связана с оползанием при оттепелях или дождях, значительно меньшие порции - с ссыпанием сухого материала и смывом материала с кома. Порция отсыпки, реже несколько порций отсыпки, объединяются общей поверхностью, образуемой в результате дождевого перемыва, замерзания-оттаивания, перестилания опадом с соседних деревьев во время листопада и т.п. При этом формируется характерная полосчатая текстура, в которой полосы с однотипной окраской и сложением соответствуют порциям отсыпки. Размер порций отсыпки в первые годы связан с разветвленностью корневой системы - для деревьев с разветвленной корневой системой характерны небольшие порции отсыпки (расстояние между погребенными поверхностями 0,3 - 1,5 (2) см).



Fig.1.7. The stratigraphy of respreaded material after different types of the windfalls. A - simple, B - turned through.

У провернутых вывалов передняя плоскость кома расположена внутри вывальной ямы. Между передней плоскостью вывала и краем ямы имеется карман («передний клин»), в который ссыпается практически весь материал приповерхностного слоя. Образуется мощный рыхлый горизонт отсыпки, состав которого определяется составом исходных приповерхностных горизонтов. По заполнению переднего клина можно реконструировать световую обстановку, сложившуюся к моменту выпадения дерева.

Теневая рыхлосвязанная, сыпучая подстилка отсыпается мелкими порциями - образующийся горизонт отсыпки сложен небольшими комками или имеет тонкую слоистость. Формируется более или менее однородный черный или бурый (преимущественно органогенный) материал заполнения переднего клина или, по крайней мере, его нижней части (в случае, если количество ссыпавшейся подстилки было невелико), иногда с тонкими ожелезненными или осветленными прослоями, соответствующими стадийным дневным поверхностям отсыпки. Если подстилки было немного, то верхняя часть переднего клина заполняется преимущественно минеральным материалом, сходящим с гребня вывала.

В условиях хорошей освещенности на поверхности почвы формируется дернина. При этом с передней плоскости вывала сходят крупные куски дернины неправильной формы, поэтому в заполнении переднего клина образуются грубые щелевидные поры упаковки. Для таких условий характерно отсутствие выраженной полосчатости (округлая форма пятен неправильной формы), наличие щелевидных пор, органо-минеральный состав заполнения переднего клина вывала.

В том случае, если выпадению дерева предшествовал пожар, в переднем клине может практически отсутствовать подстилка, но присутствуют угли или зола, причем сохранность углей говорит о времени, прошедшем между пожаром и выпадением дерева. Сохранение отдельных углей свидетельствует о том, что вывал произошел вскоре после пожара, наличие деструктурированной углистой массы - о большом временном перерыве между пожаром и вывалом.

Задняя часть кома провернутых вывалов исходно выпуклая, она несколько нависает, прикрывая нижнюю часть кома и поверхность отсыпки. Поэтому здесь не происходит ни сильного отбеливания поверхностей отсыпки, ни выраженного перестилания порций отсыпки листопадными прослоями. Нижняя и центральная части кома не переотсыпаются, а остаются стоять переориентированными, плотными, с зажатými остатками гнилых корней, имеющих вид черных пятен с четкими границами в отличие от корней, переотсыпавшихся вместе с минеральной массой, которые имеют вид диффузных грязно-серых пятен уплощенной формы. Окраска горизонтов отсыпки (переориентации) в центральной части вывального комплекса соответствует цвету исходных переориентированных слоев, при этом границы между контрастно окрашенными слоями имеют субвертикальную ориентацию.

Образование полосчатых текстур - в частности, переходных горизонтов отсыпки, - характерно только для периферических зон отсыпки - зоны переднего клина и задней части вывальной ямы. У древьев с симметричной корневой системой (и, соответственно, округлым комом) гребень частично оползает в бока, при этом ненарушенная поверхность здесь прикрывается отсыпкой с крыльев вывала - образуются фрагменты погребенного гумусированного материала или, при последующем замешивании отсыпки, растянутый гумусовый профиль с более плотной и гумусированной нижней частью.

После окончания отсыпки провернутый вывал выглядит как округлое повышение в рельефе; в зависимости от степени провернутости вывала имеется понижение в зоне переднего клина или, кроме этого, еще в периферической зоне отсыпки (между задней плоскостью вывала и краем ямы).

Набор профилей отсыпки, возникающих при отсыпке исходного профиля типа A_1-A_2-B с провернутого вывала, показаны на рисунке 1.6.

Таким образом, за счет отсыпки материала с вывального кома образуются специфические механические смеси - профили отсыпки, отличающиеся от профилей, образующихся за счет других воздействий (вспашка, кротование и т.п.) по следующим признакам:

- по протяженности участка почвенного покрова с однородным набором профилеобразующих горизонтов: для вывалов в разных сечениях характерна протяженность профилей отсыпки от 10-15 до 150-200 см;
- по форме границ однородного участка: а) боковые границы между разноокрашенными фрагментами субвертикальны или имеют линзовидную форму; б) нижняя граница обычно достаточно четкая и имеет признаки сезонных изменений: ожелезненность, наличие органогенных прослоев - листопадных или образующихся после таяния снега, перемытые дождем отбеленные частицы, солифлюированный материал и т.п.);

- по особенностям чередования профилей отсыпки: характерно чередование профилей с разной глубиной переходных горизонтов; с разной выраженностью горизонтов с контрастной окраской и т.п.;
- по наличию делимости на уплощенные отдельности с гранями, инкрустированными поверхностными образованиями (погребенными поверхностями) на глубине >40см.

Общая особенность профилей отсыпки - наличие «плавающих» в массе горизонта пятен-комков округлой или линзовидной формы, не являющихся корневыми остатками (исчезающих при повторной зачистке стенки). Это могут быть комки гумусированного, или ожезненного материала, или просто отличающегося по окраске или гранулометрическому составу материала из слоя, лежащего ниже или выше чем слой, из которого отсыпана основная масса материала. Этот признак характерен для непровернутых вывалов.

У проехавших вывалов профили, состоящие из слоев, имеющих субгоризонтальное простирание, наблюдаются только в сечениях, проходящих через периферическую зону отсыпки. В остальных сечениях прослой, составляющие профиль отсыпки, залегают в виде чаш, котлов и т.п., соответствующих обычным представлениям об образе вывала в почве. Основные признаки провернутого вывала в почве: 1) наличие переднего клина, 2) чашевидное залегание слоев, 3) субвертикальные границы между соседними морфонами (морфологически однородными элементами почвенного строения) с контрастной окраской (переориентированной и не переотсыпанной массой).

У непроехавших вывалов во всех зонах отсыпки профили состоят из слоев, имеющих субгоризонтальное простирание. Поэтому происхождение профилей за счет отсыпки диагностируется по общим признакам, приведенным выше.

Постледотурбационные изменения вывальных смесей подробно описаны в литературе (Скворцова, Уланова, 1977; Карпачевский, 1977; Карпачевский, 1981; Скворцова, Уланова, Басевич, 1983; Васнев, Таргульян, 1995 и др.).

1.3.1.1.4. Сравливание лесной растительности скотом

Выпас в лесу приводит к тому, что подрост и подлесок быстро вытаптываются, а взрослые деревья сохраняются. При продолжительном выпасе взрослые деревья также начинают выпадать, их вывалы (появляющиеся на них проростки) затаптываются, и возобновление деревьев на выгоне полностью прекращается. Постепенно, по мере выпадения крупных деревьев, все большая площадь оборачивается вывалами. В результате в почве накапливаются следы (образы) изолированных вывалов без вложенных корней более молодых деревьев (рис. 1.8). Поскольку при выпасе повреждаются опорные корни, здесь образуются провернутые вывалы с заполнением переднего клина «световой» подстилкой. Они часто затаптываются скотом, при этом последовательность отложения материала, характерная для провернутых вывалов, несколько нарушается - отсыпка гомогенизируется по цвету и структуре.

Другим характерным признаком выпаса является формирование гумусового горизонта с характерной волнообразной нижней границей и мощностью, отражающей глубину погружения копыт (затаптывания органических остатков вглубь субстрата) - для лесных автоморфных почв эта глубина составляет около 10-12см. В составе общей массы гумусированного слоя присутствуют беспорядочно замешанные, уплотненные неразложившиеся органические остатки. Однако, из-за небольшой характерной глубины этот признак быстро теряется при распашке, залужении и т.п.

Во всех случаях, когда в почве остаются те или иные псевдоморфоны по корневым системам, существует возможность реконструкции приблизительного возраста деревьев на момент их отмирания, т.к. диаметр корневой системы и, соответственно, размеры вывалов являются функцией возраста дерева. Возраст деревьев, определенный таким образом, сам по себе является важным диагностическим признаком, позволяющим уточнить структуру древостоя (соотношение между деревьями разного возраста или разных возрастных состояний) и динамику отмирания деревьев (одновременное или постепенное).

Поверхность
почвы
Surface of the soil
Пахотный слой
Arable layer

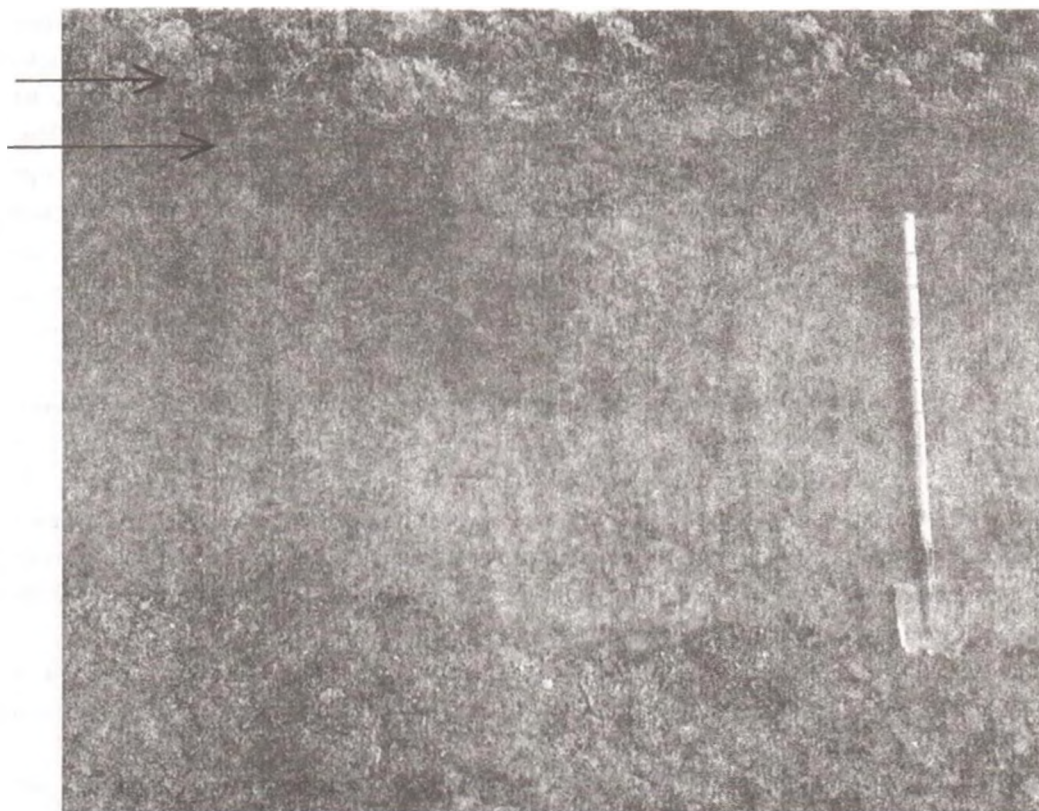


Рис. 1.8. Результат сжигания древесной растительности скотом: следы от срубленных корней между вывалами отсутствуют

Fig. 1.8. The pasture digression of the forest indicated by the absence of the root remains between the windfall uproot soil mixtures

1.3.1.2. Пожары

Лесные пожары характерны для территорий с напочвенным типом накопления органических остатков (торф, мор-гумус или мощная подстилка). При умеренной дренированности территории такие формы гумусонакопления являются естественными лишь в том случае, если в данном регионе отсутствуют дождевые черви.

Напочвенный характер гумусонакопления (или накопление по каким-то причинам мощной непереработанной подстилки на поверхности мор- или мулль-гумусового горизонта) создает возможность быстрого распространения пожара по поверхности и является фактором, обуславливающим высокую пожароопасность. В свою очередь, наличие следов пожара на фоне современного муллевого гумусирования может говорить об изменении типа гумусонакопления.

Общим результатом пожара является выгорание мор-гумусового горизонта и подстилки, приводящее к образованию углей и золы и к оголению минеральной поверхности. Оголение поверхности слабосвязного минерального материала приводит к его поверхностному перемыву и латеральному переносу в понижения при дождях. При этом в понижениях образуются погребенные прослойки углей или не полностью выгоревшей подстилки (торфа), сохраняющиеся в почве до оборачивания участка вывалом. Материал, который кроет погребенную поверхность или погребенный гумусовый горизонт, обычно имеет более светлый тон и одновременно сероватый оттенок, чем материал, подстилающий погребенную поверхность. Это может быть обусловлено его поверхностным перемывом совместно с угольками или и обогащением приповерхностного слоя нерастворимой фракцией золы.

Большая площадь открытой минеральной поверхности приводит на песчаных почвах к распространению на местах пожаров специфических групп насекомых (роющих ос и т.п.), строящих и в вывальном коме (до отсыпки), и в отсыпавшемся субстрате короткие субвертикальные норы, оканчивающиеся округлыми камерами с глинистой выстилкой стенок. Такой характер ходов способствует их быстрому, легкому заполнению мобильным материалом с поверхности. После зарастания, задерновывания поверхности (или формирования моховой подстилки и т.п.) минеральный субстрат становится менее доступным и распространенность этих групп насекомых вновь уменьшается. В отличие от ходов червей и т.п. постоянных обитателей почвы, заполнения камер насекомых однотипны по цвету и характеру материала, так как они практически одновозрастны и расположены с большим разбросом по глубине. Этот процесс приводит к формированию характерной «гороховой» текстуры - более или менее равномерно распределенных по вертикальной стенке (в слое 40-50 см) округлых пятен диаметром 1-1,5 см, среди которых обязательно присутствуют более светлые, чем вмещающая масса (заполненные остаточными продуктами поверхностного перемыва).

Другим важным признаком является отсыпка углей в передний клин у провернутых вывалов или участие углей в периферийных порциях отсыпки у непровернутых вывалов.

У деревьев с субгоризонтально ориентированными опорными корнями при пожаре происходит повреждение корневой системы, приводящее к массовому, практически одновременному (по отношению к скорости отсыпки) выпадению деревьев, сопровождающемуся вывалами. Для них характерны непровернутые вывалы, при которых весь материал вывального кома переотсыпается, соответственно, поверхности порций отсыпки с таких вывалов оказываются перекрытыми. Перемыв поверхностей сочетается с отсыпкой углей, кусков обугленной подстилки или торфа, при этом порции отсыпки обогащаются темно-окрашенными продуктами. В целом, после пожара почва в местах отсыпки оказывается более темно-окрашенной, «смуглой». Выпавшие после пожара деревья могут играть роль топлива для следующего пожара, при этом обгорают корни уже выпавших деревьев, и в яму отсыпается комки материала вместе с многочисленными углями от корней.

Для профилей отсыпки с вывалов ели характерно наличие нескольких углистых поверхностей, сдвинутых в одну сторону друг относительно друга («этажерка»), разделенных 3-5сантиметровыми минеральными прослоями. В порослевых осинниках после пожаров образуются проехавшие вывалы, запахивающие в передний клин большое количество достаточно крупных угольков от веточного опада, характерного для таких древостоев.

В древостоях, сложенных породами с субвертикально-ориентированными опорными корнями, отпада деревьев с образованием массовых вывалов не происходит. Продукты сгорания после низовых пожаров в таких сообществах состоят из относительно небольшого количества углей из отпада, лежавшего на поверхности почвы в момент пожара и золы. Зола состоит из растворимой фракции карбонатов и оксалатов кальция и калия и нерастворимой фракции силикатных фитоцитов. Зола стволовой древесины состоит практически нацело из карбонатов; доля силикатных фитоцитов значительна в листьях и хвое деревьев, и в надземной фитомассе некоторых видов травянистого яруса - в первую очередь, злаков (Парфенова, Ярилова, 1977). Если растворимая фракция золы быстро вымывается в условиях гумидного климата, то нерастворимая фракция золы весьма устойчива (Гольева, 1995).

При регулярных низовых пожарах в сосняках в напочвенном покрове увеличивается доля видов, устойчивых к выжиганию. В том случае, если напочвенный покров представлен злаками, отрастающими после пожаров - например, вейником, молинией, тростником и т.п. (см. главу 5 в этом сборнике), то после каждого пожара за счет выгорания их надземной части продуцируется определенное количество силикатных фитоцитов, имеющих светлую окраску и относящихся по гранулометрическому составу, главным образом, к пылеватой фракции. В отсутствие землероев эти продукты накапливаются в приповерхностном слое, приводя к образованию «пирогенного горизонта A_2 », обычно небольшой мощности (не более 5-7 см). До замешивания землероями зольное происхождение таких пылеватых горизонтов достаточно очевидно, в первую очередь - для почв, развитых на крупно- и среднезернистых кварцевых песках, в составе которых пылеватая фракция исходно отсутствует. Однако большинство

зольных прослоев вскоре после пожаров замешивается с материалом нижележащего слоя за счет кабаньих порохов и т.п. В этих случаях пирогенное происхождение горизонта может быть установлено путем проведения фитолиитного анализа. В литературе описан такой путь образования подзолов для разреженных тропических лиственных лесов со злаковым покровом (бамбук) (Riquez, 1960).

Важным макроморфологическим признаком пирогенного формирования (за время жизни деревьев первого яруса) таких "карликовых подзолов" является пространственное распределение осветленного пылеватого (или насыщенного пылеватой фракцией) слоя. Характерна его хорошая выраженность между деревьями и отсутствие под комлями старых деревьев. Такую ситуацию можно наблюдать в старовозрастных сосняках и дубравах. У сосны в приствольной части за время жизни накапливаются мощные приствольные повышения из частично переработанного опада (хвои). При пожаре эти скопления выгорают в первую очередь, оставляя кольцевые скопления золы, имеющей желтоватый или оранжевый оттенок. На болотах иногда можно видеть несколько таких зольных уровней, разделенных прослоями торфа, накопившимися за время между пожарами. Круговые скопления окрашенной золы образуются также при выгорании хвойных куполов лесных муравейников.

После пожара на поверхности зольного прослоя (или сложной послепожарной смеси) начинает накапливаться подстилка, или торф, или модер-гумусовый горизонт, и формируется профиль типа A_1-A_2 . Нижележащий слой (В-горизонт) в таких почвах - это слой, который залегал на поверхности перед пожаром (или серией пожаров), и его характеристики отражают состояние поверхности накануне пожара, предысторию экосистемы: это может быть темноокрашенный слой с углями от предыдущего верхового пожара, коричневато-бурый уровень прокаленной при предыдущем пожаре органико-минеральной смеси и т.п.

По наличию или отсутствию углей в подкомлевой позиции дерева можно установить, предшествовал ли пожар поселению данного поколения деревьев. Так, наблюдались случаи, когда, при отсутствии крупных, визуально различимых фракций углей в положении между старовозрастными деревьями, угли были найдены под комлями деревьев наиболее старого поколения, что говорит о поселении этого поколения деревьев по гарю. В позициях же между деревьями угли при интенсивном оборачивании за 150-200 лет успевают перетереться в мелкие, трудно различимые комочки или игольчатые фрагменты. Сам характер углей в подкомлевой позиции (размер, окатанность) говорит о времени, прошедшем между пожаром и поселением дерева (а также в некоторой степени о событиях, способствующих видоизменению первоначальной формы углей). В сосняках к моменту выпадения дерева угли, образовавшиеся во время «прижизненных» пожаров за счет сгорания лежавшей на поверхности древесины, успевают большей частью преобразоваться в углистую массу - деформироваться, обесструктурироваться и т.п.

Наконец, мощность мор-гумусового горизонта сама по себе является важным диагностическим признаком пожаров. В лесах на песчаных и щебнистых почвах часто встречаются контуры почв, лишенные мор-гумусового горизонта или имеющих маломощный органический слой. Эти контуры могут примыкать к контурам с существенно отличающейся мощностью мор-гумусового горизонта. Однако мощность органических горизонтов увеличивается на протяжении всей жизни поколения деревьев, и естественная скорость гумусонакопления в таких условиях контролируется в первую очередь уровнем поступления опада на поверхность. Поэтому их отсутствие или резкие различия в мощности между контурами при выровненных значениях в пределах одного контура в длительно существующем лесном массиве не может быть объяснено естественной минерализацией гумуса и говорит о прошедшем пожаре.

О частоте пожаров можно судить и по породному составу лесов. Для возобновления на песчаных и щебнистых почвах видов с горизонтально ориентированной корневой системой - в первую очередь, ели, необходима достаточная мощность напочвенного органического слоя, в котором и развивается их корневая система (фактически, именно он и является потенциально корнеобитаемым слоем для таких деревьев). При пожарах происходит выгорание напочвенного органического слоя, сменяющееся после пожара новым

циклом опадо- и гумусонакопления. Соотношение между скоростью гумусонакопления и частотой пожаров определяет возможность существования ели в данном массиве. Так, если для накопления мор-гумусового горизонта мощностью 20 см требуется около 70 лет, то более частые пожары приведут к выпадению ели из состава древостоя. Для хорошо дренированных участков эта критическая частота меньше, чем для слабо дренированных.

1.3.1.3. Распашка

Условия, возникающие на пашне, имеют ряд общих черт, не зависящих от зональных особенностей почвообразования, которые позволяют говорить о общих особенностях пахотных почв и не рассматривать зональную (или фациальную) специфику, которая выражается в разной реакции субстрата на однотипные акты воздействия в разных климатических условиях.

Общие особенности почвообразования при распашке.

При вспашке происходит отчуждение материала обрабатывающим орудием на определенную глубину; его перенос (детали которого зависят от способа обработки - это может быть только латеральный перенос при обработке ралом или бороной, или также вертикальный при обработке плугом с оборотом пласта и т.п.); дезагрегация и, в результате, формирование агрегатов вспашки, размер которых определяется типом почвообрабатывающего орудия. Контуrom такого оборачивания является граница поля. Человек использует разные системы обработки; параметры оборачивания при этом также различны, тем не менее пашня всегда имеет некоторые общие черты. Это:

Разрушение материала одновременно на большой площади (синхронность оборачивания в противоположность асинхронности при естественном оборачивании). Формирующиеся за счет распашки «агрегаты распашки» - комки того или иного диаметра (от 1-2 см до 1-2 десятков см) - неводопрочны, значительная часть материала пахотного слоя находится в дезагрегированном состоянии. Это приводит к большой мобильности материала - легкости его взмучивания в суспензии под воздействием осадков и высокой миграционной способности.

Разрушение материала происходит на открытой поверхности, не экранированной ни древесным или травяным пологом, ни подстилкой, так что атмосферные осадки попадают непосредственно на дезагрегированный субстрат. Эти два обстоятельства создают исключительно благоприятные условия для развития поверхностных процессов, в частности, перебива материала пахотного слоя: взмучивания материала пахотного слоя во время дождей, его переноса в латеральном и вертикальном (вглубь субстрата) направлении, гравитационной сепарации и поверхностного отбеливания материала (Пономаренко и др., 1993а, б). Продукты перебива двигаются вниз, сначала в пределах пахотного слоя, а затем глубже в подпахотный слой, если там имеются каналы миграции, сформированные почвенными землероями, трещины или т.п. При этом крупные осветленные продукты перебива оседают, главным образом, на поверхности или в пахотном слое, а тонкие илистые окрашенные частицы продвигаются ниже.

Характерным для пашни является нарушение динамического равновесия между выносом с поверхности тонких продуктов перебива (илистые фракции) и их возвращением на поверхность при следующих оборачиваниях, типичного для естественных экосистем. В естественных экосистемах в открытом и дезагрегированном состоянии одновременно находится небольшая доля поверхности. Образование таких оголенных мест связано с деятельностью землероев, вывалами деревьев, иногда - с пожарами. В каждом таком локусе в течение некоторого времени, проходящего до задерновывания поверхности, могут протекать процессы, аналогичные процессам на пашне: поверхностный перебив, сепарация фракций, исходно консолидированных в субстрате, и их гравитационная сортировка. Однако время протекания этих процессов в естественных экосистемах обычно существенно меньше времени использования участка под пашню; размер одновременно нарушаемых локусов несопоставимо меньше размера полей; мощность почвенного слоя, нарушаемого естественным оборачиванием, варьирует как в зависимости от вида оборачивания, так и в разных актах оборачивания. Поскольку естественное оборачивание протекает в

почве асинхронно, его результаты формируют в почве мозаичную картину, в которой процессы потери илистых частиц за счет их вымывания из слоя разрушения с осадками компенсируются возвратом за счет восходящего перемещения почвенной массы в копролитах червей, выбросов землероев, последующих вывалов деревьев и т.п.

На пашне отсутствует большинство естественных оборачивателей почвы (в частности, позвоночные землерои - такие, как крот в лесной зоне, сурки или слепыши в степной зоне и т.п.) (Соколов, 1990; Топачевский, 1969). Из-за меньшего количества органических остатков, поступающих в почву, и более глубокого промерзания почвы на пашне, по сравнению с другими видами угодий, падает количество беспозвоночных землероев (в первую очередь, червей) и, соответственно, интенсивность оборачивания ими почвы и приноса материала из подпахотных слоев в пахотный. В результате на пашне происходит преимущественно однонаправленный процесс выноса ила из пахотного слоя и его накопления в подпахотных слоях или (при латеральном переносе) в понижениях в отличие от мозаичных, асинхронных картин, типичных для процессов зоогенного и фитогенного оборачивания в естественных экосистемах.

Результатом длительной распашки является формирование слоя с четкой, выровненной нижней границей (пахотного горизонта), как правило, отличающегося от нижележащего слоя по одному или нескольким из следующих важнейших показателей: структуре, гранулометрическому составу, содержанию гумуса, содержанию легкорастворимых солей (рис. 1.9).



Рис. 1.9. Следы вспашки в лесной почве

а - современный гумусовый горизонт, б - следы пахотного слоя, использовавшегося с внесением навоза («постоянная пашня»), с - следы пахотного слоя, использовавшегося без внесения навоза («перелог»)

Fig. 1.9. The remains of the tillage in the forest soil

а - the present humus layer, б - the former arable layer after using manure management (permanent field), с - the former arable layer after not using manure management (shifting field)

Зональные особенности трансформации почвенного покрова при распашке.

Рассмотрим кратко, как комплекс процессов, сопряженных с распашкой, протекает в почвах сельскохозяйственно используемых зон России в условиях перелога, т.е. использования земель под пашню без внесения удобрений.

Лесная зона.

В условиях лесной зоны распаханная поверхность подвергается воздействию преимущественно моросящих дождей, часто на протяжении весьма длительного времени (значительной части вегетационного сезона). Это приводит к развитию процесса поверхностного отбеливания - сепарации материала пахотного слоя на крупные фракции, обедненные элементами минерального питания, и тонкие, обогащенные такими элементами, с последующим выносом тонких фракций за пределы пахотного слоя: в подпахотные горизонты или латерально - в понижения на поверхности. Это приводит к потере пахотным слоем основного источника элементов минерального питания растений, буферности по отношению к колебаниям влажности и температуры (пылеватый по гранулометрическому составу пахотный слой быстро и глубоко пересыхает), потере агрономически ценной структуры (агрегаты, сложенные пылевой массой, без участия илестых частиц, неводопрочны и легко теряют форму). Процесс обезыливания протекает достаточно быстро: в среднем, уже через 20-30 лет пахотный слой среднесуглинистых по гранулометрическому составу почв теряет способность к расширенному воспроизводству посеяного материала, в результате чего пашня должна быть заброшена для восстановления плодородия. При этом изменяется облик почвы: на повышениях и в транзитных позициях в почве на месте пахотного слоя формируется осветленный, облегченный по гранулометрическому составу горизонт с ровной нижней границей, под которым залегает более интенсивно окрашенный, обогащенный илестыми частицами слой (в условиях сильно расчлененного рельефа оба горизонта выражены слабее). В том случае, если в почву вносятся навоз (и в ней есть дождевые черви) светлая окраска минеральной основы пахотного слоя маскируется серыми гумусовыми пленками. Как только навоз перестают вносить, пахотный горизонт начинает светлеть.

Процессом, обратным к выносу тонких фракций из пахотного слоя, является зоо- и фитопедотурбация: субвертикальный перенос почвенной массы, приводящий к возврату, привносу илестых фракций в корнеобитаемую сферу. Принятые в средней полосе лесной зоны сроки отдыха почвы в залежи (под лесом) составляют 20-60 лет, т.е. за это время можно рассчитывать, что большая часть илестых частиц, вынесенных из пахотного слоя в подпахотный, будет возвращена назад. Фактически это время зависит от характера корневых систем поселившихся на залежи деревьев, от скорости заселения залежи землероями и т.д. и, конечно, от расчлененности местности. На расчлененном по рельефу поле часть ила будет вынесена с повышенных участков поля в пониженные безвозвратно. В ходе замешивания старопахотного горизонта формируется целый ряд почвенных разностей, характеризующихся разным количественным соотношением между осветленными, контрастноокрашенными и палевыми фрагментами профиля (морфонами), разной формой остаточных осветленных морфонов, разной глубиной нижней границы их распространения. Таксономически почвы такого демутационного послепахотного ряда относятся к дерново-подзолистым, палево-подзолистым, светло-серым лесным почвам.

В лесных почвах северных областей и заболоченных территорий, не имевших гумусового горизонта до распахивания (органические остатки накапливаются в этих условиях преимущественно на поверхности в виде подстилки или торфа), при распахивании изменяется характер гумусонакопления с поверхностного на внутрипочвенное. За счет запахивания органических остатков и их внутрипочвенной гумификации формируется пахотный горизонт, после заброса пашни в залежь диагностирующийся как дерновый. Таким образом, при окультуривании происходит смена подзолистых, глее-подзолистых, болотно-подзолистых, болотных почв на дерново-подзолистые. После заброса пашни происходит уменьшение стока с участка и его повторное заболачивание, в результате которого послепахотный запас гумуса постепенно расходуется на оглеение - формируются демутационные варианты глеевых почв.

Лесостепь / Луговая степь.

Для этой зоны характерно выпадение осадков как в форме ливней, так и в форме моросящих дождей. При моросящих дождях происходит поверхностная сепарация материала пахотного слоя, сопровождающаяся быстрым переносом илестых частиц в понижения и накоплению на поверхности

повышенных и транзитных участков пашни вторичных продуктов перемыва - отбеленного песка и пыли. В отсутствие мезофауны, перфорирующей поверхность почвы норами (в первую очередь, червей) осветленный материал при следующих дождях начинает двигаться не вглубь почвы, а по поверхности в понижения. Осветленный материал накапливается в понижениях сначала на поверхности, а затем припахивается в пахотный слой или стряхивается в подпахотный (если в понижении есть беспозвоночные землерои). Если это задернованные (неприпахиваемые) позиции, то осветленный нанос на задернованную поверхность частично замешивается почвенными землероями, обживается корнями растений, теряя специфическую текстуру наноса и наращая, таким образом, осветленную верхнюю часть в почвенном профиле. В результате в понижениях формируются осветленные почвенные разности - серые лесные почвы, оподзоленные черноземы и солоды.

При наличии беспозвоночных землероев продуцированные на поверхности продукты перемыва первоначально разделяются в пространстве за счет латерального переноса также, как и в описанном выше варианте (тонкие фракции мигрируют в понижения, осветленные крупные фракции остаются на повышениях или в транзитных позициях). Однако длительного перемещения крупных фракций по поверхности в понижения не происходит, так как за счет зоопедотурбации они замешиваются в общую массу полностью (при этом следы сепарации не запечатлеваются в профиле), либо частично (при этом осветленные продукты перемыва накапливаются в подпахотном слое в виде светлой кремнеземистой присыпки на гранях структурных отдельностей или могут образовывать уровни накопления осветленного материала, соответствующие положению камер червей и т.п.). При этом в профиле почв на повышениях возникают признаки оподзоленности, пахотный горизонт почв бессточных понижений утяжеляется по гранулометрическому составу.

При ливнях на пашне происходит перенос частиц без поверхностной сепарации, а часто и без их разрушения - в виде комочков и т.п. Масса одноразово переносимого таким образом материала значительно выше, чем при морозящих дождях, за счет этого происходит водная эрозия поверхности пашни. В зависимости от крутизны склона она может приводить к плоскостному смыву пахотного слоя (при этом постепенно смывается имевшийся изначально гумусированный слой и за счет подпахивания негумусированных подпахотных слоев постепенно пахотный слой становится низкогумусным) или к струйной эрозии - врезке и росту оврагов. Это процесс является основной причиной, вызывающей необходимость заброса пашни.

В отсутствие интенсивной эрозии в этих климатических условиях происходит наиболее медленное падение содержания гумуса при распашке - уровень гумуса поддерживается достаточно высоким за счет гумификации пожнивных остатков. Соответственно, эти почвы могут сохранять плодородие при безавозной распашке в течение более продолжительного времени.

1.3.2. Критерии сукцессивности в почвенном покрове

Из сказанного выше понятно, что большинство наших лесных массивов и, соответствующих им лесных почв - это объекты с нелесной (или не полностью, не всегда лесной) историей. Это относится в полной мере и к нашим лучшим лесам, в том числе к охраняемым природным территориям - заповедникам, заказникам, национальным паркам. Например, Воронежская нагорная дубрава выросла на месте гигантского средневекового могильника, который в свою очередь был устроен на заброшенной (выпаханной, смытой) пашне, которая возникла на степной территории. В Центрально-лесном биосферном заповеднике в начале 19 века располагался крупный пахотный массив, частично заросший, частично засаженный елью после отмены перелого. Участок «Сурские вершины» заповедника «Приволжская лесостепь» и многие участки Приокско-Террасного заповедника представляют собой посадки сосны менее чем 200-летней давности по переувлажненным пескам и гаям.

В этом контексте каждый участок территории, сколь бы «биологически разнообразным», естественным и ненарушенным он ни казался, имеет определенную историю использования, которой он и

обязан своим обликом и длительностью своего существования. И, соответственно, подбор такого режима использования, который мог бы поддерживать тот или иной облик сообщества, должен опираться на анализ характера использования участка. Совершенно не обязательно, что современный тип использования совпадает с тем, который сформировал облик данной экосистемы - очень часто те параметры экосистемы, из-за которых она переводится в ранг охраняемых, формируются на предыдущем шаге (предыдущим актом в сценарии использования). И для того, чтобы прояснить этот вопрос, необходимо приложить усилия к выяснению истории использования данной территории хотя бы в недавнем прошлом.

Возможны три варианта заключений о сукцессионном состоянии почвенного покрова: 1) почвенный покров стабилен (что бывает крайне редко), 2) почвенный покров перестраивается, 3) почвенный покров сейчас не перестраивается, но есть признаки крупных изменений в прошлом. Эти заключения можно сделать на основании набора признаков, приведенных ниже (пункты 1.2.3.1 - 1.2.3.4).

1.3.2.1. Сходство подкомлевого профиля у разных возрастных групп деревьев

В развитии почвенного покрова можно выделить три многократно чередующиеся во времени и пространстве фазы. 1) фазу быстрой структурной перестройки признаков при акте оборачивания (изменение агрегатного состояния при копрогенезе, морфонной организации - при кротовании, типа профиля - при вывалах и т.п.); 2) фазу преобразования продуктов оборачивания (промораживание, перемыв, усадка, заселение корнями и т.п.) и 3) фазу консервации сложившегося габитуса, на которой изменений практически не происходит или они настолько медленные, что не успевают привести к яркому морфологическому результату до наступления следующей фазы. Последняя фаза в лесном биогеоценозе соответствует периоду, в котором почвенный локус находится под комлем (и в прикомлевой позиции) живущего дерева. На протяжении жизни дерева участок почвы под его комлем сохраняет примерно тот облик, который почва имела на момент его поселения, в то время как окружающие участки могут весьма существенно изменяться в результате вывалов, обломов или рубки ранее отмерших деревьев. В том случае, если за время жизни наиболее старых деревьев в данном массиве не происходило направленных изменений облика почвы, характер профиля должен быть одинаковым в подкомлевой позиции у разных поколений деревьев. Различия в окраске и т.п. в этих позициях указывают на трансформацию почвенного покрова, направленную на формирование профиля того типа, который имеется под комлем наиболее молодых деревьев. При этом надо иметь в виду, что почвенный покров в каждой из этих позиций представлен не одним типом профиля, а комбинацией нескольких элементарных типов профилей, связанных, в частности, с тем, что в отдельном разрезе мы попадаем на одно из различающихся по морфологии сечений одного и того же типа вывала. В качестве примеров можно указать вариант поселения деревьев по перелогу, когда осветленный пылеватый горизонт мощностью 15-30 см имеется в подкомлевых позициях деревьев первого яруса и отсутствует или имеет более тусклую окраску и сильно варьирующую нижнюю границу между ними; и вариант учащения низовых пожаров после поселения деревьев с вертикально-ориентированными корневыми системами, когда осветленный пылеватый горизонт небольшой мощности отсутствует под комлями старых деревьев и хорошо выражен между ними.

1.3.2.2. Соответствие типа современных вывалов мощности гумусового горизонта

За время жизни дерева в подкроновом пространстве накапливается опад и (или) продукты его переработки - подстилка и гумусовый горизонт одного из трех типов: муль (переработка опада червями в органоинеральные копролиты), модер (переработка сапротрофами в органические копролиты), мор (микробная переработка). При непровернутых вывалах гумусированный материал стряхивается на поверхность ненарушенной почвы, увеличивая мощность гумусового горизонта в месте отсыпки. При провернутых вывалах гумусированный материал стряхивается преимущественно в щель между передней плоскостью вывала и краем ямы, приводя к существенному заглублению гумусового горизонта. Предельную мощность гумусированной толщи в этом случае определяет глубина вывальных ям.

Для того чтобы определить, насколько мощность сформированного гумусового горизонта соответствует глубине современных вывалов, надо описать типы вывалов, встречающиеся в описываемом

контура, замерить глубину переднего клина и вывальной ямы в целом, определить глубину распространения опорных корней и особенности (форму) корневой системы, измерить мощность гумусового горизонта (и подстилки) в нескольких позициях: под комлем разных поколений деревьев, растущих в описываемом контуре, и в нескольких (3-5) точках между ними - на участках, где нет ни деревьев, ни свежих вывалов. Если разные поколения не выделяются, стоит замерить мощность гумусированной толщ по трансекте - достаточно длинной для того, чтобы пересечь 2-3 вывала (минимум 5-6 м). Кроме этого, следует описать, где в пределах вывального комплекса локализуются проростки деревьев, если они есть (гребень неотсыпавшегося вывала, задняя часть ямы после окончания отсыпки, передний клин после отсыпки, позиция между вывалами - возобновление по подстилке, отпаду или т.п.).

В горных условиях характерны «выскочившие» вывалы, у которых передняя плоскость: а) придвинута к заднему краю вывальной ямы, б) задняя часть вывального кома придвинута к переднему краю вывальной ямы, в) все тело вывала находится за пределами ямы. При таких вывалах большая часть материала отсыпается за пределы ямы, на ненарушенную поверхность почвы, погребая на большую глубину подстилку или гумусовый горизонт. Следы любого (антропогенного) воздействия в этом случае сохраняются в почве очень долго, и на протяженных разрезах можно отыскать морфоны, сформированные весьма давно и погребенные под отсыпками позднейших вывалов. В этом случае «состав» слоя оборачивания все время обновляется за счет перемещения масс по склону даже при стабильности глубины оборачивания (т.е., мощности этого слоя). Поэтому предельные случаи развития почвенного покрова (по крайней мере, предельные глубины гумусирования) здесь не определены, и при анализе следует ориентироваться, напротив, на поиск следов тех или иных воздействий в прошлом и на соответствие типа и глубины современных вывалов вывалам, имевшимся на предыдущих циклах оборачивания, и запечатленным в почве. Отсутствие кардинальных изменений в световой обстановке (связанных обычно с рубкой) можно оценить по характеру заполнения переднего клина вывалов предыдущего поколения.

1.3.2.3. Отсутствие геологических текстур и границ между горизонтами или морфонами в слое опорных корней

При вывалах материал слоя опорных корней неперотсыпается, поэтому наличие унаследованных от породы текстур (обычно это разнообразная слоистость - аллювиальная, флювиогляциальная, эоловая, пролювиальная и т.п.) говорит либо о том, что поселению деревьев предшествовало формирование снежных наносов (это относится к аллювиальным, эоловым и пролювиальным наносам, образующимся и в наше время); либо о смыве почвы перед поселением деревьев (например, в результате распахки) и, соответственно, понижении уровня поверхности; либо об изменении типа корневой системы из-за смены видового состава или гидрологической обстановки (осушение заболоченного участка).

1.3.2.4. Отсутствие субгоризонтальных опорных корней вне гумусового горизонта

Деревья оборачивают вывалами тот слой почвы, в котором расположены их субгоризонтальные опорные корни. При этом накопившиеся на поверхности и в приповерхностном слое продукты переработки опада перераспределяются в оборачиваемом слое. Предельным вариантом развития в этом направлении является гумусирование всего слоя обитания субгоризонтальных опорных корней. Это свидетельствует о стабильном состоянии почвенного покрова.

1.3.3. Определение направлений сукцессионных изменений почвенного покрова

Принцип остаточных форм.

Почва образуется в результате разнообразных актов оборачивания и представляет собой совокупность наложенных друг на друга контуров, возникающих в результате этих оборачиваний. Их количество ограничено для определенных типов экосистем, что позволяет их относительно легко распознать. Образующиеся при их наложении формы подчиняются следующему правилу: контур последнего по времени оборачивания оставляет в почве выпуклую форму (круглые или овальные пятна

при кротовании, чашевидные заполнения при вывалах и т.п.) Чем старше форма, тем сильнее изрезан ее контур - в нем появляется все большее количество вогнутых фрагментов на местах наложения новых нарушений на старый контур оборачивания. Сравнивая материал, заполняющий более молодые и более старые элементы оборачивания, можно установить, 1) происходит ли перестройка почвенного профиля; 2) от какого типа профиля началась перестройка почвенного покрова и 3) на формирование какого типа профиля она направлена. Этот принцип удобен для оценки луговых почв, где не применимы критерии приведенные выше для лесных почв.

Реконструкция прошедших сукцессий

Если по описанным показателям почвенный покров оказывается в настоящее время стабильным, то возникает вопрос, не изменялся ли он в прошлом. Можно привести несколько простейших распространенных признаков таких изменений.

Если ниже слоя современного оборачивания наблюдаются следы вывалов (чашевидные формы) или опорных корней срубленных деревьев (линейные формы в продольном, круглые и овальные - в поперечном сечении), или следы капсул древесных корнеслов, то можно говорить о смене характера растительности в прошлом. Это может быть смена леса на луг, или смена деревьев с разным типом корневой системы - в частности, смена лиственных пород на хвойные. Это характерно и для зарастания или искусственного засаживания открытого угодья - пашни или луга - в сухих (степных) условиях, когда первое поколение деревьев по пашне имеет очень глубокую корневую систему, а последующие - вдольповерхностную.

Если ниже слоя современной оборачивания есть вертикальная оструктуренность, кутаны (глинистые или пылеватые натски) по границам отдельностей, обилие трубчатых пор от отмерших корней травянистых растений, заполненные почвой крупные (более 5-7 см в диаметре) ходы землероев, то можно утверждать, что данной лесной экосистеме некогда предшествовала степная (или остепненный луг).

Для определения причин прошедших сукцессий, и особенно их давности, требуются более тонкие почвенные и архивные исследования. Предельная глубина ретроспективы при почвенных методах реконструкции ограничена временем полного оборачивания почвы. Скорость стирания признаков, соответствующих предшествующим этапам почвообразования, соответствует интенсивности оборачивания почвы в данном цикле (в лесных экосистемах - вывалами или землероями). За время распада одного поколения деревьев большая часть поверхности затрагивается вывалами, в том числе некоторые участки оборачиваются два или даже три раза, но полного стирания признаков при этом не происходит - фрагменты, позволяющие реконструировать предшествующую историю, сохраняются на протяжении жизни примерно трех поколений деревьев.

В абсолютном времени скорость оборачивания оказывается максимальной при регулярных выборочных рубках пород, дающих травматическую (но не пневую) поросль, за счет проходов землероев (кротов) вдоль корней срубленных деревьев (практически полное оборачивание почвы, формирование бурого недифференцированного профиля за 100-150 лет). Наиболее длительно живущие виды деревьев, соответственно, наиболее долго консервируют палеопризнаки - за время их жизни происходит только оборачивание участков между стоящими деревьями - вывалами деревьев второго яруса (подгонных пород и т.п.) или землероями. Минимальная скорость оборачивания в удачных посадках долгоживущих пород, когда самоизреживания культур не происходит. Например, расстояние между дубами в таких посадках в возрасте более 100 лет может составлять около одного метра (ПТЗ, квартал 41а).

К кардинальному стиранию признаков приводит и изменение уровня поверхности за счет перевывания песков при рубках или перевыпасе, водной эрозии при распахке и т.п., но скорости и масштабы стирания при этих процессах определяются только для конкретных условий.

Для увеличения глубины ретроспективы можно использовать почвы на датированных археологических объектах, погребенные в определенное время под искусственными насыпями или культурным слоем. Так, например, изучение почв, погребенных под ванами средневековых городищ (9-

12 веков н.э.) в Шемышейском районе Пензенской области, одном из самых лесистых районов этого региона, занятом сейчас сосново-широколиственными лесами, показало, что в период средневековья здесь существовали обширные остепненные, безлесные пространства с характерной степной фауной крупных землероев. Это показывает, что здесь смена растительных формаций по антропогенным причинам происходила относительно недавно (значительно ближе к нам, чем это предполагается, исходя из климатических соображений). А значит, и время, необходимое для формирования характерного для данной формации спектра видов, может оказываться небольшим (в данном примере не более 600 лет, так как по архивным данным в конце 18 века лес здесь уже существовал).

1.3.4. Заключение

Во всех обследованных нами заповедниках лесной зоны почвенный покров оказался быстро демутирующим, причем везде наблюдаются одни и те же два демутиационных ряда почв (направленных в конечном счете на формирование высокогумусированного, однородноокрашенного корнеобитаемого слоя).

В автоморфных условиях это изменения от контрастно-окрашенных почв с профилиным строением, имеющих осветленный горизонт (типа дерново-подзолистых или светло-серым лесных), к мозаичным контрастно-окрашенным почвам, в которых выраженность горизонтов по простираению не превышает 1-1.5 м (т.е. максимальную протяженность наиболее масштабного в данном типе биогеоценоза акта оборачивания, в лесу - протяженность зоны отсыпки с вывала); затем к палевым почвам с более однородной окраской (неоднородность выражается в неодинаковой гумусированности разных участков корнеобитаемого слоя) и, наконец, к бурым (муль- или модер-гумусовым, в зависимости от состава мезофауны) почвам с выровненной насыщенностью корнеобитаемого слоя переработанными органическими остатками. В гидроморфных условиях изменения происходят в целом в том же направлении. Почвы проходят через те же этапы выравнивания окраски. Но на этапе мозаичных почв здесь формируются морфоны большей протяженности, т.к. на переувлажненных почвах преимущественно происходят провернутые вывалы (не отсыпающие почву небольшими порциями, а переориентирующие существовавшие под комлем горизонты или морфоны в перпендикулярном направлении. при этом сохраняются большие куски однородноокрашенного материала) и, кроме этого, здесь отсутствуют кроты, разбивающие профили отсыпки на более мелкие элементы - морфоны. Отличается и мощность формируемого профиля (здесь она существенно меньше, т.к. опорные корни локализуются в приповерхностном слое), и характер гумусонакопления (мор- и модер-мор-гумус). Важно, что в гидроморфных почвах этап антропогенного воздействия часто (в большинстве случаев) сопряжен с уменьшением увлажненности участка. В частности, за счет улучшения дренированности при распахивке и т.п. Поэтому при повторном зарастании лесом такого переувлажненного участка корни деревьев (по крайней мере, деревьев второго поколения по безлесному участку) захватывают слой, меньший по мощности, чем мощность профиля, сформированного на этапе антропогенного воздействия. Другими словами, глубина оборачивания в этом случае уменьшается. В результате под слоем оборачивания неограниченно долго сохраняются антропогенные признаки, соответствующие предшествующим этапам использования участка.

По этому признаку практически у всех виденных нами автоморфных лесных почв нижняя часть профиля не соответствует современным вывалам: глубина оборачивания почвы современными вывалами (которая определяется характером корневой системы деревьев) достигает 1,5 - 2-х метров, соответственно, при длительном существовании почвы под лесом в пределах этого слоя почва должна иметь выровненные признаки (должны отсутствовать морфоны и горизонты разного цвета и т.п.). Фактически же, в пределах этого слоя (часто уже начиная с глубины 50-70 см) во многих случаях можно видеть даже геологическую текстуру, т.е., ни разу не перемешанную проходом землероя, вывалом или корнем породу, что довольно странно, учитывая несколько тысячелетий лесного прошлого наших ландшафтов (без активной хозяйственной деятельности человека). Объяснение этого феномена для районов со слаборасчлененным моренным рельефом могло бы быть связано с тем, что раньше наш ландшафт был несравненно более влажным, т.е. произошла

«автоморфизация» почвенного покрова за счет увеличения открытости ландшафта при сведении лесов (и, может быть, не в последнюю очередь за счет истребления бобров). При этом улучшилась дренированность, ускорился сток и, соответственно, углубились корневые системы деревьев (это если не говорить о возможной смене пород). Это предположение подтверждается, в частности, тем обстоятельством, что на автоморфных участках заповедников лесной (и лесостепной) зон после заповедания происходит гидроморфизация: прогрессирующее по мере прохождения глубоких вывалов задержание выпадающих осадков и талых вод в вывальных воронках и, как следствие, увеличение заболоченности. Аналогичный процесс наблюдается на заповеданных участках водораздельной степи (участок «Попереченская степь» заповедника «Приволжская лесостепь»): заболачивание за счет застоя атмосферных осадков на поверхности дернины. В этом случае улавливающий микрорельеф создается густой сетью муравьиных кочек.

Скорость демутации почвенного покрова охраняемых природных территорий совершенно определенно выше, чем на интенсивно эксплуатируемых территориях. Это заметно при сравнении подкомлевых участков двух последовательных поколений на этих двух типах объектов: если в заповедном лесу каждое следующее поколение деревьев продвигает почвенный покров в среднем на один шаг в описанном ряду, то в интенсивно эксплуатируемом лесу для аналогичных изменений необходимо непропорционально большее количество поколений, т.к. здесь элиминировано оборачивание вывалами, наиболее быстро перестраивающее облик почвенного покрова (появление и, что особенно важно, приживание - развитие корневой системы и т.п. - подроста в первом случае связано с вывалами, во втором - с рубками, при том, что вывал стирает, а рубка пород, дающих пневую поросль, в значительной мере консервирует сложившийся облик профиля в подкомлевом участке, а не способствует его перестройке).

«Эталонные» лесные почвы, удовлетворяющие перечисленным критериям неизменяемости почвенного покрова, были найдены в лесном массиве, который сейчас получил статус заповедника «Калужские засеки». При попытке выяснить историю этого участка оказалось, что он является частью лесов Засечной Черты Московского государства, которые имели оборонное значение в связи с защитой государства от кочевников в 15-18 вв. и находились поэтому в строгом заповедном режиме весь этот период времени (а многие участки и позже). Почва имела муллевый гумусовый горизонт 50-70-сантиметровой мощности, в котором были локализованы все опорные корни растущих деревьев. Под гумусовым горизонтом отсутствовала оструктуренность и гумусированность материала. Вывалами современных деревьев, соответственно, оборачивается только гумусированный материал. Позже аналогичные почвы были найдены и в других участках Засечной Черты. Во всех остальных обследованных массивах аналогичные почвы имеют локальное распространение (на участках от нескольких десятков до нескольких сотен метров) в различных геоморфологических позициях: форма контуров, в которых они обнаруживаются, непостоянна и имеет характер остаточной формы в пределах распахиваемого с окружающих ее сторон массива.

Приведенные выше результаты показывают, что разработан (существует) комплекс методов, позволяющий по морфологическим почвенным свойствам реконструировать наличие в прошлом тех или иных воздействий на лесные экосистемы и делать выводы об устойчивости или об изменении облика экосистем во времени, а также о направленности этих изменений. Диагностические признаки, используемые для реконструкций, достаточно просты, поэтому могут быть с успехом освоены представителями смежных с почвоведением наук. Это позволяет дополнять и уточнять выводы о происхождении экосистем, делаемые на основании анализа мозаичности растительности.