

СУКЦЕССИОННЫЕ СИСТЕМЫ БОРЕАЛЬНЫХ ЛЕСОВ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

© 2012 О.В. Смирнова, А.А. Алейников

Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, г. Москва

Поступила 15.03.2012

В статье описаны четыре типа сукцессионных лесных систем и проведен анализ некоторых экосистемных функций бореальных лесов.

Ключевые слова: экосистемные функции, бореальные леса, сукцессии, популяции.

В живом покрове Земли природные леса играли существенную роль в реализации экосистемных функций биосферы, в настоящее время большая их часть заменена антропогенными производными. Это определяет необходимость типизации сукцессионных систем с целью разработки единого подхода к оценке экосистемных функций. Алгоритм оценки сукцессионного статуса экосистем разработан в результате переосмысления понятий синэкологии с позиций теории систем и интегральных представлений популяционной биологии. Основа его - представление о *потенциях и позициях экосистем*. *Потенции экосистемы* – свойства, полностью проявляющиеся при спонтанном развитии в оптимальных условиях. Если развитие нарушается внешними воздействиями и/или идет в неоптимальных условиях, экосистема реализует часть свойств, что характеризует ее *позиции* в конкретных условиях. Полная реализация экосистемных функций достигается, когда экосистема реализует все потенции. *Механизм реализации потенций экосистем* – популяционная жизнь основных средообразователей (эдификаторов, “*keystone species*” “*ecosystem engineers*”). В процессе смены поколений они существенно изменяют собственные местообитания, формируя иерархию от микро- до мегауровня. Их средообразующая деятельность изменяет микро-, мезорельеф, строение почвенного покрова и экологические режимы. Гетерогенность местообитаний эдификаторов дает возможность сосуществования подчиненных видов разных трофических групп и экологических потребностей, т.е. максимальной реализации экологических функций. Спонтанное развитие экосистем - процесс аутогенной сукцессии [8] - осуществляется согласно вербальной модели насыщения: каждый внедряющийся в экосистему вид (группа видов) преобразует внутреннюю среду экосистемы, увеличивая ее гетерогенность, и тем самым обеспечивает сосуществование компаний экологически различных видов [10]. При этом усиливаются средообразующие функции биоты экосистемы, увеличивается ее биологическая продукция и возрастает экологическая

емкость местообитания, достигает максимума биологическое разнообразие.

Сукцессионное состояние лесных экосистем мы оцениваем по ведущим индикаторным признакам: 1. полнотности онтогенетических спектров популяций деревьев разных видов; 2. сформированности системы микроместообитаний, развивающихся в процессе жизни и смерти деревьев: подкronовых пространств и элементов ветровально-почвенных комплексов (ВПК): бугров, западин и валежин разных стадий преобразования; 3. полноте представленности региональной биоты. Более детально набор параметров растительного и почвенного покрова, характеризующих разные стадии сукцессий, опубликован [4, 5, 7].

Бореальные леса Европейской России представлены множеством сукцессивных экосистем, которые мы разделили на следующие типы.

Первый тип – по мере развития экосистемы полностью реализуются все названные индикаторные признаки в ходе *полноценной аутогенной сукцессии (первичной или вторичной)*. Это пирогенные и послерубочные сукцессии; их этапы подробно охарактеризованы [4,7].

Второй тип - по мере развития экосистемы полностью реализуются только первые два индикаторных признака. Причина этого - крупные разрывы в ареалах ключевых и подчиненных видов из-за нарушений лесного покрова. В результате по завершению сукцессий региональная биота представлена лишь частично. Обычные ситуации: неполнотность древесной синузидии из-за отсутствия деревьев разных видов, истребленных при хозяйственной деятельности, неполнотность почвенной биоты из-за отсутствия дождевых червей, уничтоженных в массовых пожарах [3, 5]. Тип назван *неполноценной аутогенной сукцессией*. Его необходимо выделять, ибо неполнотность биоты не позволяет полностью реализовать экосистемные функции лесов. Кроме того, выявление полного набора видов, по экологическим свойствам способных существовать на данной территории, но уничтожены предшествующими воздействиями, нужно для определения статуса особо охраняемых природных территорий и моделирования полноценных аутогенных сукцессий.

Многолетние исследования лесов Европейской России показали, что найти рефугиумы, где экоси-

Смирнова Ольга Всеволодовна, д.б.н., проф., зав. лаб. структурно-функциональной организации и устойчивости лесных экосистем, e-mail: ovsinfo@gmail.com; Алейников Алексей Александрович, к.б.н., н.с. лаб. структурно-функциональной организации и устойчивости лесных экосистем. e-mail: aaacastor@gmail.com

стемы спонтанно развиваются в течение нескольких (3-5 и более) поколений деревьев позднесукцессионных видов, очень сложно [4, 7]. Поэтому в отечественной литературе недостаточно полно описаны *аутогенные сукцессии*. Однако значимость таких исследований очевидна; они - необходимая основа разработки методов оценки реализации экосистемных функций лесами разного сукцессионного статуса.

Третий тип – развитие экосистемы периодически возвращается на «исходную» позицию чаще всего после изымания продукции. В лесах это неоднократные рубки, низовые пожары и пр. Перманентное прохождение экосистемой ранних сукцессионных этапов названо *аллогенной сукцессией* [6] или *аллогенным развитием*. Неоднократное «возвращение» экосистем на «начальную стадию развития» обуславливает их деградацию. Наиболее четко это показано в исследованиях, посвященных многократному использованию одних и тех же лесных экосистем в циклах подсеčno-огневого земледелия (обзор см.: [3]). Для оценки полноты реализации экосистемных функций в ходе аллогенного развития необходимы исследования аутогенных сукцессий как эталонных процессов.

Четвертый тип – в ходе развития экосистемы реализуется только первый индикаторный признак. Ситуация возникает, когда предшествующие антропогенные воздействия настолько сильно меняют экотоп и биотоп, что деревья, обитающие на этой территории, не могут осуществлять одну из основных средообразующих функций – формировать гетерогенную среду при образовании ВПК. Из-за поражения грибами ломаются стволы деревьев, формируются пни-обломы и валеж, а педотурбаций не происходит: западины и бугры не образуются.

Важно, что только постоянные педотурбации в лесных экосистемах, непрерывно формируя новые местообитания, дают возможность разным членам биоты, в том числе и деревьям разных видов, поддерживать устойчивые потоки поколений. Отсутствие педотурбаций нарушает согласованность развития древесной синузидии и других членов биоты; часть древесных видов перестает возобновляться или возобновляется эпизодически. Кроме того, значительно сокращается альфа-разнообразие синузидий напочвенного покрова, и тормозятся процессы почвообразования. Такое состояние экосистем мы называем *квазистационарным состоянием*. Длительность его может быть равна длительности жизни многих поколений деревьев, а изменения могут происходить со скоростью, не регистрируемой имеющимися методами.

На основе исследований верховий р. Печоры (Печоро-Илычский заповедник) описаны *разные варианты квазистационарного состояния экосистем* темнохвойных лесов, сформировавшихся после крупных нарушений (верховые пожары, массовые ветровалы) и существующих в спонтанном режиме последние 500 и более лет. Методология и методы исследования, характеристика растительности, почв и некоторых параметров почвенной биоты верховий реки Печоры приведена в серии публикаций [1, 2, 5, 9, 11]. Исследования показали, что квазистационарное состояние характерно для типичных в бореальной полосе *сфагновых и зеленомошных лесов*, и для редких - *крупнопоротниковых лесов*. Сопоставление значений индикаторных признаков разных вариантов квазистационарных экосистем и экосистем высокотравных лесов, где нет следов нарушений, позволило выявить их существенные различия (табл. 1 -3).

Таблица 1. Онтогенетический состав ценопопуляций деревьев разных видов в основных типах растительных сообществ темнохвойных среднетаежных лесов верховий р. Печоры (число особей/га)

Онтогенетические состояния	Пихто-ельники с березой и кедром															
	хвошево-сфагновые				чернично-зеленомошные				крупно-папоротниковые				высокотравные			
	Po	As	Ps	Bp	Po	As	Ps	Bp	Po	As	Ps	Bp	Po	As	Ps	Bp
v1	164	272	12	4	28	16	4		59	88	1	6	28	54	2	8
v2	244	140		32	112	40	4		115	131		21	22	75		7
g1	272	20		60	172	196	4	4	82	116		6	22	79	3	1
g2	116		4	60	96	20	4	176	35	102	3	1	49	46	12	
g3			4	28			4		27	51	12		60	17		2
Всего	796	432	20	184	408	272	20	180	318	488	16	34	181	271	17	18

Примечание: Po - *Picea obovata*, As - *Abies sibirica*, Ps - *Pinus sibirica*, Bp - *Betula pubescens*.

Древостои всех исследованных сообществ абсолютно разновозрастны. Онтогенетические спектры ценопопуляций разных видов деревьев показали устойчивый поток поколений основных средообразователей: *Picea obovata* и *Abies sibirica* во всех сообществах (табл. 1). Регрессивные или фрагментарные ценопопуляции *Betula pubescens* и *Pinus sibirica* говорят о возможности выпадения

этих видов из древостоя. Вероятно, большая длительность генеративного периода дает возможность эпизодически приживаться подросту этих видов при локальных нарушениях. Исследования биологии видов и организации локальных популяций на территории модельного массива в целом позволит более четко прогнозировать развитие ценопопуляций в каждом типе леса.

Бедные и кислые почвы хвощово-сфагновых сообществ с застойным увлажнением и отсутствие педотурбаций обусловили минимальный уровень видового и эколого-ценотического - ЭЦГ разнообразия (табл. 2). Одновременно господство в напочвенном покрове по фитомассе сфагновых мхов, минимальная фитомасса сосудистых растений в целом и минимальная фитомасса опада (табл. 3) определили низкий уровень почвенного богатства экосистем [9]. Отсюда - низкий уровень энергетических процессов и невозможность полной реализации экосистемных функций.

Учитывая огромные площади сфагновых лесов на анализируемой территории и застойное увлажнение, обусловленное уничтожением лесов, мы предполагаем два пути их развития: длительное дальнейшее пребывание в квазистационарном состоянии или превращение в сфагновые болота при усилении застойного увлажнения. Более богатые и относительно хорошо дренированные почвы чернично-зеленомошных сообществ, а также эпизодически возникающие педотурбации определяют более высокий уровень видового и ЭЦГ разнообра-

зия, чем в хвощово-сфагновых сообществах (табл. 2). Одновременно в них на порядок больше, чем в сфагновых сообществах, фитомасса сосудистых растений и в несколько раз – фитомасса мхов; в несколько раз больше фитомасса годичного опада сосудистых растений (табл. 3). Значительное разнообразие чернично-зеленомошных лесов по указанным признакам позволяет предположить три пути их развития. При отсутствии педотурбаций эти леса на протяжении нескольких поколений деревьев будут пребывать в квазистационарном состоянии. В местах контакта со сфагновыми лесами при усилении застойного увлажнения – трансформироваться в сфагновые леса. При усилении педотурбаций в зонах контакта с высокотравными лесами – трансформироваться в высокотравные леса, которые на анализируемой территории отличаются максимальным видовым и ЭЦГ разнообразием сосудистых растений и мхов, максимальной фитомассой сосудистых растений в целом и максимальной фитомассой ежегодного опада, определяющего высокий питательный режим буроземов под высокотравными лесами.

Таблица 2. Альфа-разнообразие в основных типах растительных сообществ темнохвойных среднетаежных лесов верховий р. Печоры

Пихто-ельники с березой и кедром	Сосудистые растения									Мхи		
	ВБ	ВН	доли эколого-ценотических групп, %							ВБ	ВН	
			Br_h	Br_m	Hh	Hfr	Nm	Olg	Wt			Md
хвощово-сфагновые	23	9,5	17,7	49,2			1,3	30,8	1,0		22	6,3
чернично-зеленомошные	56	13,1	30,2	37,3	15,0	3,2	5,3	8,9			37	9,1
крупнопоротниковые	38	11,6	21,0	50,0	7,9	5,3	7,8			7,9	32	6,1
высокотравные	140	29,2	15,3	19,1	33,4	4,4	7,1	4,3	8,6	7,8	84	8,6

Примечание: ВБ (видовое богатство) – общее число видов в сообществе; ВН (видовая насыщенность) – число видов на 100м².

Таблица 3. Фитомасса напочвенного покрова в основных типах растительных сообществ темнохвойных среднетаежных лесов верховий р. Печоры

Пихто-ельники с березой и кедром	Сосудистые растения, кг/га					Мхи, кг/га		
	опад надзем. частей	масса надзем. частей	масса подзем. частей	общая масса	доля опада от общей массы, %	масса надзем. частей	масса подзем. частей	общая масса
хвощово-сфагновые	31	35	70	105	29,5	86	172	258
чернично-зеленомошные	220	694	1320	2014	10,9	624	609	1233
крупнопоротниковые	1314	1440	5432	6872	19,1	248	172	420
высокотравные	1411	1466	2352	3818	36,9	60	63	123

Третий вариант квазистационарного состояния – крупнопоротниковые сообщества – занимают большие по площади дренированные участки в верхних частях склонов. Для них характерно низкое видовое и ЭЦГ разнообразие (табл. 2), которое сочетается с максимальной фитомассой сосудистых растений по сравнению со всеми остальными со-

обществами, с максимальной фитомассой подземных органов (Табл.3). В напочвенном покрове абсолютно доминирует крупный папоротник – *Dryopteris dilatata*, с высотой вай до 100-150 см и покрытием 90-100 %. Возраст корневищ – 190 и более лет. Этот тот вид составляет более 90 % в надземной и подземной фитомассе крупнопорот-

никовых сообществ, что определяет минимальный уровень видового разнообразия крупнопоротниковых сообществ.

Несмотря на наличие педотурбаций, возобновления деревьев на элементах ВПК практически нет: западины и валежины быстро покрываются опадом вайи, который препятствует развитию проростков деревьев, а пересыхающий и осыпавшийся субстрат бугров также не представляет благоприятных условий для подроста. Возобновление осуществляется лишь по периферии крон деревьев, где притенение и опад хвои препятствует мощному развитию *Dryopteris dilatata*. Этим определяется формирование парцеллярной организации сообществ. По мере отмирания в скоплениях старых особей и появления новых площади, очертания и состав парцелл изменяется, поэтому структуру сообщества можно представить как динамическую систему парцелл, образованных деревьями разных видов и крупнопоротниковых полян

Мы рассматриваем полученные результаты как предварительные и планируем выявить причины и время формирования сообществ в квазистационарном состоянии, углубленные исследования их экосистемных функций, а также оценку доли сообществ такого типа в бореальных лесах Европейской России.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 10-04-00355) и гранта Президента РФ (проект МК-2102.2012.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алейников А.А. Состав и строение древостоев сфагновых ельников в верховьях реки Печора (Печоро-Илычский заповедник) // Известия Самарского НЦ РАН. Том 13 (39), № 1 (4). 2011. С. 960-964.
2. Алейников А.А., Бовкунов А.Д. Микромозаичная организация крупнопоротниковых и высокотравных пихто-ельников Печоро-Илычского заповедника // Известия ПГПУ им. В. Г. Белинского. 2011. № 25. С. 38-46.
3. Бобровский М.В. Лесные почвы Европейской России: биотические и антропогенные факторы формирования. М.: КМК. 359 с.
4. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. / Под ред. О.В.Смирновой. М.: Наука. 2004. Кн.1. 479 с. Кн.2. 575 с.
5. Методические подходы к экологической оценке лесного покрова в бассейне малой реки / Под ред. Л. Б. Заугольной, Т. Ю. Браславской. М.: Товарищество научных изданий. КМК. 2010. 383 с.
6. Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М.: Наука, 1989. 223 с.
7. Мониторинг биологического разнообразия лесов России / Под ред. А.С. Исаева. М., 2008. 453 с.
8. Одум Ю. Экология М.: Мир, 1986. Т. 1. 326 с. Т. 2. 376 с.
9. Смирнова О. В., Алейников А. А., Семиколенных А. А., Бовкунов А. Д., Запрудина М. В., Смирнов Н. С. Пространственная неоднородность почвенно-растительного покрова темнохвойных лесов в Печоро-Илычском заповеднике // Лесоведение. 2011, № 6, с. 67-78.
10. Смирнова О. В., Торопова Н. А. Сукцессии и климакс как экосистемный процесс // Успехи соврем. биол. Т. 128, № 2. 2008. С. 129-144.
11. Труды Печоро-Илычского заповедника. Вып. 16. Сыктывкар, 2010. 232 с.

SUCCESSIONAL SYSTEM OF BOREAL FORESTS IN EUROPEAN PART OF RUSSIA

© 2012 O.V. Smirnova, A.A. Aleynikov

Centre for Problems of Ecology and Productivity of Forests RAS, Moscow

In this article we described four types of forest succession systems and made an analysis of several ecosystems functions of boreal forests.

Key words: *ecosystems functions, boreal forest, succession, populations.*