2009

Хвойные леса северных широт – от исследования к экологически ответственному лесному хозяйству

Хейкки Кауханен, Василий Нешатаев,
Эса Хухта, Мирья Вуопио

METLA

Хвойные леса северных широт –
от исследования к экологически ответственному лесному хозяйству

Хейкки Кауханен, Василий Нешатаев, Эса Хухта, Мирья Вуопио

METLA

НИИ леса Финляндии, Европейское сообщество, Союз Лапландии, Центр окружающей среды Лапландии

Авторы и разработчики
Хейкки Кауханен, Василий Нешатаев, Эса Хухта, Мирья Вуопио (науч. ред.)
Вёрстка Мирья Вуопио, обложка Йоуни Хювяринен, иллюстрации и карты Яри Хиетанен, Петер Пелтонен и Янне Сатта.
Печать Копиювя

Название
Хвойные леса северных широт – от исследования к экологически ответственному лесному хозяйству

Год 2009, типография Kopijyvä, Jyväskylä

ISBN 978-951-40-2211-1 (в пер.)
ISBN 978-951-40-2210-4 (PDF)

Филиал / Научная программа / Проекты
Филиал Колари / Отдельные проекты /8509

Ключевые слова
биоразнообразие,ведение лесного хозяйства с учётом естественной динамики лесных экосистем, естественные леса, лесные пожары, дереворазрушающие грибы, сукцессия, Мурманск, Архангельск, редкие и исчезающие виды, динамика нарушений, грибы трутовики

Опубликовано в электронном виде
www.metla.fi/julkaisut/muut/

Контактные данные
kirjasto@metla.fi

Дополнительная информация
Опубликованные в книге результаты исследований являются итоговым документом финско-российского проекта. Проект финансирован в рамках Программы Добрососедство Коларктик (INTERREG IIIa Nord). Финансовая поддержка также оказана со стороны Министерства окружающей среды Финляндии, Академии Финляндии и Фонда "Метсямиестен Сяятио". Координация проекта осуществлялась филиалом Колари НИИ леса Финляндии, при участии кафедры лесной экологии университета г. Хельсинки, Арктического Центра университета Лапландии, Центра окружающей среды Финляндии, Полярно-альпийского ботанического института и Института проблем промышленной экологии Севера Кольского научного центра РАН, Архангельского технического университета, Северного НИИ лесного хозяйства (Архангельск) и Санкт-Петербургской лесотехнической академии.

Реферат

За последние десятилетия под влиянием промышленной заготовки древесины лесная природа сильно изменилась. Последствия этого процесса проявились в виде снижения уровня биоразнообразия и растущего количества исчезающих видов. Огромная часть этих видов обитает за пределами охраняемых территорий и понятно, что численность охраняемых территорий невозможно бесконечно увеличивать. Таким образом, методы ведения лесного хозяйства следует развивать в направлении, гарантирующем сохранение местообитаний организмов и разнообразие форм живой природы. Вторичный лес, сформированный после проведения традиционных сплошных рубок, значительно отличается от коренных экосистем, характеризующихся достигнутым в ходе сукцессии богатством местообитаний. Важным направлением в плане сохранения как биоразнообразия, так и редких видов является имитация естественной динамики леса при ведении лесного хозяйства. Для эксплуатационных лесов, произрастающих в северных широтах, разработаны модели ведения лесного хозяйства, в основе которых заложен принцип имитации естественных нарушений. К их числу можно отнести моникогортную модель и модель ASIO. Кроме этого, высокий уровень биоразнообразия возможно было бы достигнуть путём сохранения соединяющих ландшафтных элементов, малых водных экосистем, а также достаточного количества мёртвой древесины. Что касается последней, то обогащению её разнообразия способствовало бы проведение небольших лесохозяйственных палов. В этой книге собраны результаты исследований и рекомендации, целью которых является увеличение доли экологической направленности в лесохозяйственной деятельности. Результаты можно также использовать при ведении лесного хозяйства на охраняемых природных территориях.

Содержание

Реферат 3
Вступительное слово. 6

1 Основы ведения экологически устойчивого лесного хозяйства 8
1.1 Охраняемые территории и эксплуатационные леса 8
1.2 Обеспечение биоразнообразия лесов. 11
1.3 Применение знаний о естественных лесах. 12
1.4 Цели публикации 16

2 Значение локальных нарушений для структуры и развития еловых лесов. 17
2.1 Введение 17
2.2 Материалы и методы исследования 18
2.3 Результаты 19
2.4 Выводы. 25

3 История лесных пожаров в сосновых лесах северо-восточной Лапландии. 27
3.1 Введение 27
3.2 Материалы и методы исследования 28
3.3 Результаты 31
3.4 Выводы. 32

4 Влияние естественных факторов и рубок на разнообразие дереворазрушающих грибов 36
4.1 Введение 36
4.2 Материал и методика 37
4.3 Результаты 38
4.4 Выводы. 46

5 Разнообразие еловых лесов и афиллофороидных грибов Мурманской области. 49
5.1 Введение 49
5.2 Объекты и методы. 51
5.3 Результаты 51
5.4 Заключение 60

6 Разнообразие мохообразных и лишайников в лесной зоне Мурманской области. 61
6.1 Введение 61
6.2 Материалы и методы 61
6.3 Результаты 62
6.4 Практические рекомендации 69

7 Послепожарная динамика лесной растительности Лапландского заповедника и её картографирование 70
7.1 Введение 70
7.2 Материал и методика 71
7.3 Результаты и обсуждение 74

8 Геологический очерк территории Двинско-Пинежского лесного массива . . . 87

9 Лесная растительность малонарушенной лесной территории Двинско-Пинежского междуречья . . . 90
9.1 Введение . . . 90
9.2 Материалы и методы . . . 95
9.3 Результаты и обсуждение . . . 97
9.4 Заключение . . . 107

10 Причины и особенности распада коренных ельников водораздела рек Северная Двина – Пинега в Архангельской области . . . 108
10.1 Введение . . . 108
10.2 Материал и методика . . . 109
10.3 Результаты и обсуждение . . . 110
10.4 Выводы . . . 113

11 Структурная перестройка старовозрастных ельников Архангельской области в результате их массированного пятнистого усыхания . . . 114
11.1 Введение . . . 114
11.2 Материал и методика . . . 116
11.3 Результаты и обсуждение . . . 117
11.4 Заключение . . . 132

12 Характеристика фауны позвоночных животных малонарушенных лесов междуречья Северной Двины и Пинеги . . . 134

13 Особенности фауны насекомых малонарушенных лесов междуречья Северной Двины и Пинеги . . . 137
13.1 Введение . . . 137
13.2 Материал и методика . . . 138
13.3 Результаты и обсуждение . . . 138
13.4 Заключение . . . 140

14 Ведение лесного хозяйства, ориентированного на естественное развитие лесов и сохранение биоразнообразия . . . 144
14.1 Принципы ведения лесного хозяйства, обеспечивающие сохранение биоразнообразия . . . 144
14.2 Модели ведения лесного хозяйства, в основе которых лежит естественная динамика нарушений . . . 153

15 Сохранение биоразнообразия: рекомендации по ведению лесного хозяйства на основе результатов исследований . . . 156
15.1 Учёт структуры и экологии северных ельников при ведении лесного хозяйства . . . 156
15.2 Ведение лесного хозяйства в северных лесах: имитация естественной пожарной динамики . . . 157
15.3 Учет видового состава при обработке ельников . . . 159

Благодарности . . . 161
Литература . . . 162

Вступительное слово

В последнее время лес приобретает значение не только как источник древесного сырья, но и как место отдыха населения и экосистема, богатая биологическим разнообразием. Кроме выращивания древесины, важнейшей задачей экологически устойчивого лесного хозяйства является также сохранение ресурсов природного биоразнообразия.

Эту задачу пытаются решать традиционно, путём создания природных и национальных парков. Но сеть охраняемых территорий невозможно расширять безгранично. Наибольшая часть лесных видов всегда будет обитать за пределами охраняемых объектов, т.е. в эксплуатационных лесах. Таким образом, методы ведения лесного хозяйства в граничащих с охраняемыми территориями лесах должны являться эффективным инструментом влияния на уровень видового богатства. Отсюда следует, что образованная эксплуатационными и охраняемыми лесами территориальная система должна рассматриваться как единое целое.

Методы ведения лесного хозяйства в эксплуатационных лесах должны обеспечивать сохранение природного биоразнообразия. С помощью лесоводственных мероприятий можно изменять свойства лесных экосистем и влиять на качество местообитаний, регулировать миграционные маршруты животных и способствовать сохранению популяций в типичной для них окружающей среде. Повышая уровень биоразнообразия и восстанавливая облик первозданной природы, можно улучшить условия жизнедеятельности видов, обитающих в эксплуатационных лесах. Таким же образом можно создавать комфортные условия для тех из них, кто более требователен к среде обитания. Если в этом направлении будет достигнут успех, необходимость в создании природоохранной территории ослабнет.

Согласно последним исследованиям, структура и биоразнообразие лесных экосистем являются результатом взаимовлияния естественных нарушений и сукцессионных процессов. Природные явления, причиняющие гибель деревьев, оказывают существенное влияние на структуру и развитие естественных лесов. Наличие ресурсов биоразнообразия теснейшим образом связано с нарушениями, которые вместе с сукцессионными процессами способствуют трансформации местообитаний в пространстве и во времени. Научные результаты в области знаний о структуре и развитии естественных экосистем, а так же о заселяющих их видах, необходимо применять при оценке антропогенного воздействия на лесную природу, при разработке лесохозяйственных методов, направленных на поддержание естественной динамики леса или при оценке результатов мероприятий, направленных на возврат лесной экосистемы к первозданному виду.

В рамках финско-российского проекта *Северные хвойные леса – от исследования к устойчивому использованию лесов Баренцева региона* (Interreg-Tacis) проведена научная работа по выявлению взаимосвязи между уровнем биоразнообразия и процессами естественного развития лесов. Исследования были сосредоточены на Северо-Западе России. Подходящим объектом исследований послужили достаточно большие по площади девственные леса в Архангельской области и на Кольском полуострове. В Финляндии подобные этим лесные экосистемы были давно разрушены в результате хозяйственной деятельности человека. Результаты, полученные на вышеупомянутых территориях, являются важнейшей частью исследований, без которой осуществление проекта было бы невозможным.

В этой книге представлены данные, которые собирались на протяжении двухлетней работы. На основании этих результатов разработаны рекомендации для лесного хозяйства, направленного на сохранение биоразнообразия. Результаты проекта также можно применять при проведении лесохозяйственных мероприятий, нацеленных на поддержание естественной динамики на охраняемых и рекреационных территориях.

Финансирование проекта осуществлялось за счёт Программы Евросоюза Добрососедство Коларктик (INTERREG IIIa Nord). Благодарю всех научных сотрудников и руководителей проекта, а также, участвующих в финансировании проекта, Союз Лапландии и Центр окружающей среды Лапландии.

Эса Хухта, док. фил. наук, доц.
Директор проекта

1 Основы ведения экологически устойчивого лесного хозяйства

Куулувайнен Тимо [1], Хухта Эса [2]
[1]Университет Хельсинки, кафедра лесной экологии, [2]Исследовательский институт леса (METLA), отделение в Колари

1.1 Охраняемые территории и эксплуатационные леса

В ряду приоритетных задач хозяйственного назначения, решаемых при устойчивом ведении лесного хозяйства, центральное место занимает сохранение биоразнообразия[1] лесов. В целях сохранения биоразнообразия традиционно прибегают к созданию особо охраняемых территорий (ООПТ). При этом подавляющая часть лесных массивов и типов лесных сообществ, всё-таки оказываются за пределами ООПТ. При этом влияние лесохозяйственной деятельности на биоразнообразие лесных сообществ является весьма существенным фактором. Ведение лесного хозяйства в эксплуатационных лесах определяет процесс формирования и качество биотопов, а также влияет на миграции организмов. При освоении лесов, расположенных вблизи ООПТ, особое значение обычно придают сохранению видового состава охраняемых экосистем. Обеспечение сохранности биоразнообразия предполагает изучение эксплуатационных лесов и охраняемых территорий как единой территориальной системы (Lindenmayer & Franklin 2002).

Значение лесохозяйственной деятельности в аспекте сохранения биоразнообразия приобретает особый вес в ситуации, когда заготовка древесины ведётся в естественных и малонарушенных лесах, либо в ситуации, когда природный состав леса уже был кардинально изменён. В первом случае уход за лесом проводят, сохраняя важнейшие с точки зрения биоразнообразия элементы лесных экосистем. Во втором случае в эксплуатационных лесах стремятся повысить повысить качество местообитаний за счёт достижения устойчивого биоразнообразия (рис. 1).

[1] Под ландшафтным примыканием понимается характер стыковки насаждений, образующих непрерывный лесной ландшафт.

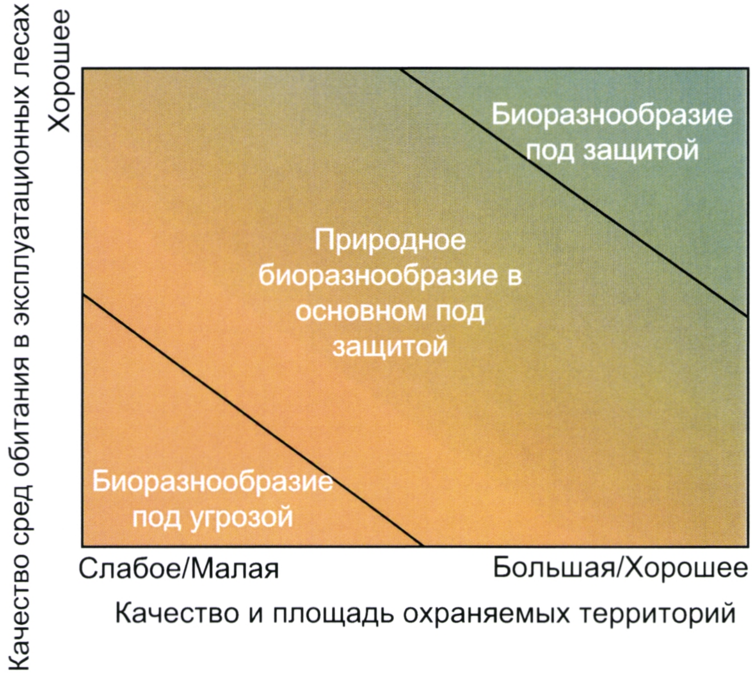


Рис. 1. С целью сохранения биоразнообразия важно изучать и развивать систему, сформированную охраняемыми территориями и эксплуатационными лесами. В лесохозяйственной деятельности, направленной на сохранение биоразнообразия, доля защитных мероприятий и экологического ухода в эксплуатационных лесах различна (Lindenmayer & Franklin 2002).

Поддерживая или реконструируя естественную мозаичность лесных экосистем можно приумножить шансы на жизнь многих видов. Развивая методы ведения лесного хозяйства и сохраняя элементы первозданной природы, такие как крупномерный валёж, можно обеспечить подходящие условия для обитания уязвимых видов также и в эксплуатационных лесах (Lindenmayer & Franklin 2002). Некоторые виды, считавшиеся ранее типичными для естественных лесов, а ныне находящиеся под угрозой исчезновения или исчезающие, выживают даже в молодых эксплуатационных лесах, если в них появляются подходящие микроместообитания (например, крупномерный валёж) (Martikainen 2001).

Приёмы, используемые в лесохозяйственной деятельности, оказывают влияние также и на ландшафтное примыкание[2], от которого в свою очередь зависят возможности передвижения и распространения видов. Дробление лесного участка также считается фактором угрозы для биоразнообразия лесной природы (Barbault & Sastrapradja 1995). Дробление крупных лесных участков на мелкие изолированные лесные островки признано в какой-то степени причиной снижения качества среды обитания, что в свою очередь оказывает пагубное влияние на жизнеспособность популяций. Влияние дробления проявляется в разных масштабах – как на уровне ландшафта, так и на уровне его фаций. В результате дробления увеличиваются пространства между популяционными локусами, размеры их уменьшаются, а воздействие на них с внешней стороны растёт. Общепризнанно, что ареал обитания лесных животных определяется пороговыми значениями количественных или качественных показателей среды обитания, падение которых ниже определённого уровня ускоряет процесс исчезновения видов (Andren 1994, Suorsa et al. 2005).

Границы лесного массива и вырубки влияют на микроклимат лесных опушек и маленьких куртин. Пограничные условия могут иметь значение, в числе прочих, для жизни беспозвоночных (Jokimäki et al. 1998), мхов и лишайников (Esseen & Renhorn 1998). Кроме этого, доказано влияние дробления на выбор миграционных маршрутов животными, что в свою очередь влечёт за собой такие негативные последствия, как увеличение рисков опустошения гнёзд и ухудшение условий воспроизводства (Andren 1994), падение качества и количества кормовых ресурсов (Zanette et al. 2000) и, как следствие – возникновение физиологического стресса у организмов (Suorsa et al. 2003). Отдельное место занимает проблема повышения вероятности возникновения негативных для популяций генетических мутаций, связанных с увеличением количества скрещиваний между близкородственными особями на маленьких обособленных участках.

Таким образом, сохранение биоразнообразия лесов невозможно обеспечить, создавая только ООПТ. Решение проблемы заключается в изучении охраняемых территорий и эксплуатационных лесов как единой системы (Lindenmayer & Franklin 2002).

[2] Здесь под биоразнообразием понимаются как количественные характеристики видов на разных уровнях организации живой материи, так и разнообразие генетических ресурсов и сред обитания.

1.2 Обеспечение биоразнообразия лесов

Целью экологически устойчивого лесного хозяйства является сохранение естественных местообитаний, обеспечивающих резерв выживаемости организмов различных типов сообщества (Kuuluvainen 2002). Эта цель достигается путём поддержания устойчивости сообществ в целом, а не только отдельных видов, чья экология изучена лучше других. Когда лесохозяйственную деятельность развивают целенаправленно, стремясь обеспечить биоразнообразие во всей его полноте, единственным возможным подходом является сохранение всей мозаики естественных местообитаний (Hunter 1999).

Большое значение для сохранения разнообразия местообитаний и видового состава сообществ имеет динамика под влиянием нарушений нарушений. Под нарушением понимается событие, в результате которого за довольно короткий срок лесная экосистема трансформируется: высвобождаются ресурсы для роста, в том числе и пространственные, и меняется лесной микроклимат. Динамика растительности под влиянием различных нарушений лежит в основе биоразнообразия и обусловливает определённую пространственную и временную структуру биотопов, к которой на протяжении своего развития приспосабливаются компоненты живой природы (Gromtsev 2002).

С точки зрения сохранения биоразнообразия проблема сплошных рубок заключается в том, что на вырубках формируются древостои, значительно отличающиеся от естественных по своей структуре (рис. 2). Важнейшей целью традиционного лесного хозяйства была минимизация вызванных природными факторами (лесные пожары, бури, болезни и вредители) потерь продуцируемой древесины. Эта, с хозяйственной точки зрения разумная цель, уже давно достигнута в северных странах, но вместе с тем там существенно сократились разнообразие естественных биотопов, и их качество изменилось в худшую сторону. Нарушения могут быть рассмотрены как негативные с точки зрения лесного хозяйства, но они являются важным фактором стабильности и повышения показателя биоразнообразия в лесной экосистеме (Holling 2001, Kuuluvainen 2002).

Поскольку в сохранении биоразнообразия роль природных нарушений и сформировавшегося под их воздействием разнообразия условий обитания очевидна, следовало бы стремиться к ведению лесного хозяйства в направлении обеспечения такого режима нарушений, при котором преобразование среды обитания повторяли бы черты динамики естественных лесных экосистем (Attiwill 1994, Hunter 1999).

Нарушения в эксплуатационных лесах в результате лесохозяйственной деятельности всё-таки отличаются от нарушений в естественных лесах. Наиболее существенное отличие заключается в том, что на промышленной территории большую часть древостоя удаляют, в то время как в естественных условиях погибшие деревья остаются в лесу. Целью экологически устойчивого лесного хозяйства является применение накопленных знаний о естественных лесах таким образом, чтобы обеспечить и сохранение природного биоразнообразия, и осуществление других целей лесопользования (Lindenmayer & Franklin 2002).

1.3 Применение знаний о естественных лесах

Вопрос о том, каким образом сохранить естественное разнообразие среды обитания и её видовой состав, можно решать, сравнивая экосистемы естественных и эксплуатационных лесов (пройденных сплошными рубками), а также рассмотрев их структурные различия (Hunter 1999, Kuuluvainen 2002).

Интенсивное лесопользование и связанное с ним значительное сокращение естественных нарушений (например, в результате противопожарной профилактики и защиты леса от вредителей и болезней) приводят к кардинальным изменениям структуры лесов. Структурные различия между естественными и эксплуатационными лесами во многом объясняются различиями между присущей им динамикой нарушений и сукцессионных процессов. В естественных лесах происходят различные по пространственным и временным характеристикам нарушения – от смерти нескольких деревьев до широкомасштабных лесных пожаров или ветровалов. В эксплуатационных же лесах участки нарушений, т. е. вырубки, имеют сходные по площади размеры, причем заготовки древесины проводят через регулярные промежутки времени, в основном, одним и тем же способом. Кроме того, традиционные лесохозяйственные мероприятия, например низовой уход, делают насаждения более однородными по пространственной структуре и таксационным характеристикам.

Нацеленное на устойчивое выращивание древесины лесное хозяйство, часто стремится к модели так называемого **нормального леса**, в котором насаждения разных классов возраста занимают одинаковую долю лесной площади. Если оборот рубки составляет сто лет, тогда доля каждого класса возраста составит один процент от лесной площади (рис. 2, график А). Лес, занимающий эту долю площади,

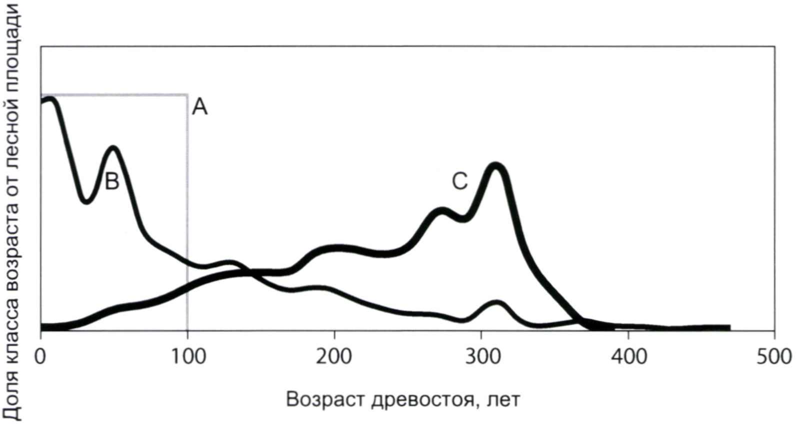


Рис. 2. Распределение групп возраста лесного массива по его площади: А - в эксплуатационных лесах с периодом оборота 100 лет и с т. н. нормальной моделью выращивания, В и С - в ненарушенных лесах, обновляющихся через пожары в среднем через 100 лет (Kuuluvainen 2002). График В показывает соотношение групп возраста таких лесов, которые обновляются полностью после каждого пожара, а график С – лесов, в которых частично выживают крупные деревья (например, ландшафты с преобладанием сосняков).

вырубают и восстанавливают год от года в таком объёме, чтобы размер расчётной лесосеки оставался на прежнем уровне. В естественных условиях, когда ландшафт формируется под воздействием лесных пожаров, распределение насаждений по возрастам различается, несмотря на то, что лесные пожары случаются, в среднем, раз в сто лет (Pennanen & Kuuluvainen 2002).

На рисунке 2 (график В) показано распределение лесной площади относительно продолжительности периода после последнего лесного пожара. На графике также показано распределение по возрастам таких древостоев, которые в каждом случае обновляются полностью под воздействием лесных пожаров. В этой ситуации в большей части лесов период после пожара явно превышает среднее значение (100 лет). Это связано с тем, что лесные пожары в естественных условиях возникают в лесах всех возрастных групп. Теоретически, распределение могло бы быть так называемым отрицательным экспоненциальным, но в связи со спорадическим характером возникновения пожаров, форма кривой имеет отклонения от теоретического распределения.

На возрастную структуру лесов Фенноскандии существенное влияние оказывает то, что лесные пожары не всегда обновляют древостой полностью. Часть крупномерных деревьев обычно выживает после слабых низовых пожаров, особенно в древостоях с преобладанием сосны. В последнем случае формируется сложный по возрастной структуре сосновый древостой (Engelmark & Hytteborn 1999, Kuuluvainen 2002, Kuuluvainen et al. 2002). Результаты многочисленных эмпирических наблюдений сходятся в том, что в исторических лесных ландшафтах господствуют старые многоярусные леса с преобладанием сосны (Zackrisson 1977, Zackrisson & Östlund 1991, Östlund et al. 1997, Axelsson & Östlund 2000, Lehtonen & Kolström 2000, Kuuluvainen et al. 2002).

На рисунке 2 (график C) представлено распределение древостоев по возрастным группам в сосновых лесах, в которых после пожаров частично выжили крупные деревья. Возрастная структура господствующего полога в таких лесах совершенно иная по сравнению с древостоями, где погибли все деревья. Разница между возрастными группами стирается полностью со смертью крупных деревьев от старости, после чего господствующий полог формируют деревья, произраставшие ранее во втором ярусе. В таком ландшафте доля лесов с преобладанием молодых насаждений небольшая.

Возрастная структура естественных лесов в условиях Северной Европы из-за разной интенсивности нарушений часто представляет собой комбинацию распределений B и C. Так, большинство лесных пожаров являются слабыми, незначительно повреждающими крупные живые деревья, но временами могут возникать интенсивные возгорания и другие нарушения, уничтожающие основную часть древостоя (Pitkänen 1999). Результат сравнения массивов эксплуатационных и естественных лесов показателен: проведение сплошных рубок изменяет возрастную структуру массивов лесов на уровне региона и количество старых лесов и/или древостоев, в состав которых входят отдельные старые деревья, резко падает, чего не происходит в естественных условиях.

По-видимому, сильных пожаров, не оставляющих после себя ничего живого, было больше до появления подсечного земледелия, история которого насчитывает сотни лет. Существует предположение, что до активного вмешательства человека, примерно половина из пожаров, случившихся в Северной Карелии, были именно сильными (Pitkänen 1999). Несмотря на то, что естественные ландшафты когда-то пройдены сильными пожарами, их структура значительно отличается от структуры современных эксплуатационных лесов. Наибольший раз-

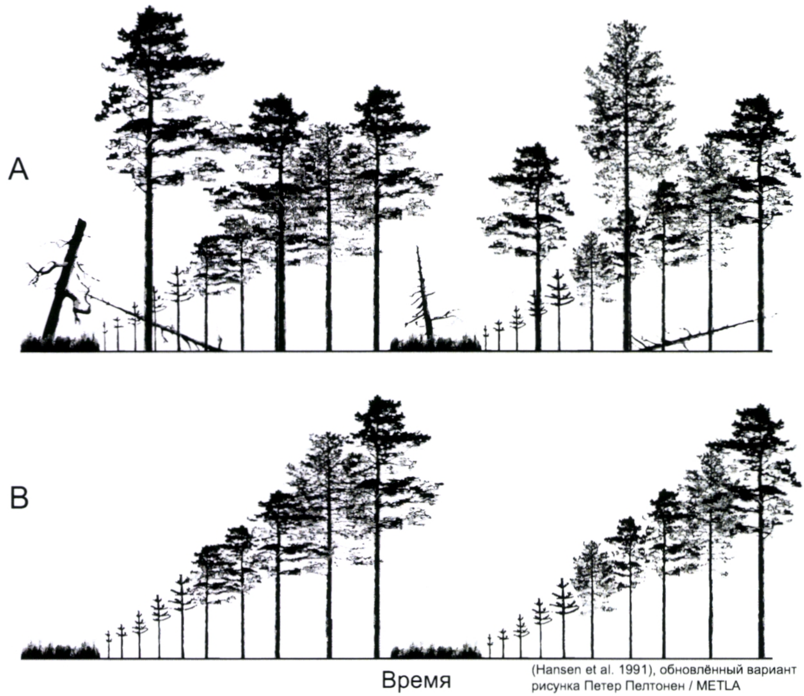


Рис. 3. Наглядная иллюстрация различий между естественными и эксплуатационными лесами в отношении их структуры и сукцессионного состояния. Образованные под воздействием лесного пожара микроместообитания (мёртвая древесина, сухостой) и живой древостой составляют важную часть лесной экосистемы (A). Структура лесного участка, пройденного сплошной рубкой однородна (B).

рыв проявился в возрастной и высотной структурах лесов, количестве отдельных старых деревьев и валежа (Linder & Östlund 1998, Siitonen 2001, Rouvinen et al. 2002).

Например, в пройденных сплошной рубкой сосняках однородные сосновые выделы по своей возрастной и высотной структуре резко отличаются от естественных сосняков, состав которых характеризуется разнообразием по возрасту и по высоте деревьев и включает старые сосны ”маяки” (рис. 3, Östlund et al. 1997, Axelsson & Östlund 2000, Kuuluvainen et al. 2002). Образованные такими лесами ландшафты остаются практически неизменными, хотя леса периодически и ”посещают” пожары (Pennanen 2002).

1.4 Цели публикации

Целью данной работы является представление результатов исследования, проведённого в рамках проекта "Северные хвойные леса", а также изложение общих принципов экологически устойчивого лесопользования и возможностей их применения в условиях Баренцевоморского региона. Особое внимание в исследовании уделяли вопросам структуры естественных лесов, динамики нарушений и межвидовых взаимосвязей. На основании результатов данного исследования сделаны заключения и даны рекомендации по ведению лесного хозяйства с полным охватом экологических аспектов.

Рис. 4. Территориальные объекты исследования. Рисунок сделан согласно Ahti и др. (1968), Александровой и Юрковской (1989).

2 Значение локальных нарушений для структуры и развития еловых лесов

Тимо Куулувайнен[1], Туомас Аакала[1], Туомо Валлениус[2], Хокан Берглунд[1] и Хейкки Кауханен[2]
[1]Университет Хельсинки, кафедра лесной экологии, [2]Исследовательский институт леса (METLA), отделение в Колари.

2.1 Введение

Еловые леса занимают обширные территории на севере Фенноскандии и Северо-Западе России. Многие леса на этих территориях естественные, и являются естественными природными местообитаниями для ряда требовательных к условиям среды таежных видов растений, грибов и животных. Лесоэксплуатация здесь развивается быстро (Ярошенко и др., 2001). Благодаря проведенным ранее исследованиям известно, что интервалы между пожарами в естественных еловых лесах достаточно большие, обычно несколько сотен лет. Эти леса характеризует невысокая интенсивность и частота естественных нарушений, действующих на уровне деревьев или групп деревьев (Pitkänen et al. 2002, см. главу 3.4). Такие еловые леса состоят из деревьев разного возраста и размера (Engelmark & Hytteborn 1999, Engelmark 1999). Для них характерно наличие большого количества мёртвых деревьев, находящегося на различных стадиях разложения (Siitonen 2001; Lilja et al. 2006). Несмотря на господствующее положение ели, в таких лесах всегда есть лиственные деревья, которые могут расти в «окнах» в пологе, образующихся в результате происходящей время от времени гибели старых деревьев (Kuuluvainen 1998). В северных регионах береза может возобновляться в окнах порослевым путём (Siren 1955).

В естественном еловом лесу время от времени всё же могут происходить обширные и сильные нарушения, такие как лесные пожары и массовые ветровалы (Siren 1955; Syrjänen et al. 1994; Wallenius et al. 2005). Например, в сильных лесных пожарах, возникающих в период засухи и при благоприятных для пожара условиях, в ельниках часто погибают все деревья. Правда, на гарях почти всегда остаются «островки», которые пожар не затронул. В ельниках на богатых почвах после воздействия нарушающих факторов часто возобновляются лиственные породы, причем доминирует главным образом берёза и иногда осина. Сильные и масштабные нарушения во влажных еловых лесах происходят довольно редко, примерно с интервалом в сто и даже тысячу лет (Gromtsev 2002; Wallenius 2002).

Хотя экология еловых лесов, редко подвергающихся пожарам, и известна в общих чертах, подробной информации о территориальном различии структуры лесов и характере их развития мало. Это также касается формирования пространственной структуры древостоев и процессов отпада. Сведения о природной структуре и динамике развития леса можно использовать для разработки методов лесопользования, являющихся желательными с экологической точки зрения применительно к определенным местным условиям.

Целью данного исследования является изучение структуры естественных лесов таёжной зоны и происходящих в ней изменений в результате природной динамики древостоев. Особое внимание уделено пространственной структуре древостоев, показателям отпада и процессу разложения мёртвой древесины.

2.2 Материалы и методы исследования

Материалы исследования собирали в пятнадцати старовозрастных ельниках, расположенных на трёх различных территориях. Пять ельников расположены в национальном парке «Паллас-Юлляс», пять – в Мурманской области и еще пять – в Архангельской области (рис. 4 на с. 16).

В каждом исследуемом ельнике случайным образом заложили пробные площади размером 400х40 м. На пробных площадях были измерены все живые деревья и мертвые деревья с диаметром на высоте груди более 10 см, а также было отмечено их расположение на площади. Для погибших деревьев по внешним признакам определили классы разложения древесины (Lännenpää et al. 2008). Для деревьев, погибших недавно, попытались определить причину гибели. Из стволов погибших деревьев взяли образцы для определения года гибели и исследования динамики прироста до гибели дерева.

Год гибели деревьев определяли в лаборатории, применяя один из методов дендрохронологии. Применяемый метод предполагает сравнение толщины годичных колец живых деревьев с толщиной колец погибших деревьев, с помощью которого можно выявить год образования годичного кольца (Fritts 1976). Зная год смерти дерева можно рассчитать годичный темп отпада и проследить его динамику, (Aakala et al. 2007), а также изучить динамику скорости разложения мёртвой древесины (Aakala 2008).

2.3 Результаты

Живой древостой

На исследуемых территориях преобладали еловые древостои. Их состав варьировал. На северных пробных площадях в «Паллас-Юлляс» и в Мурманской области количество берёзы было больше, чем на пробных площадях Архангельской области. В «Паллас-Юлляс» запас живой части древостоя в среднем составлял 100 м³/га, в Мурманской области – 66 м³/га, в Архангельской – 150 м³/га. Древостои на исследуемых территориях различались по своей возрастной структуре. В Мурманской области они оказались почти одного возраста – примерно трёхсотлетние. Древостои в Архангельской области и в национальном парке «Паллас-Юлляс», напротив, были разновозрастными (рис. 5).

Лесные насаждения отличались друг от друга и по горизонтальной структуре (рис. 6). В северных лесах размещение живых деревьев варьирует от случайного до группового. При рассмотрении небольших площадей обычно наблюдают групповой характер размещения, а при увеличении площади размещение приближается к случайному. Для древостоев в Архангельской области характерна противоположная закономерность. Размещение деревьев на небольших площадях носит в основном случайный (спорадический) характер, а на крупных площадях – групповой, обусловленный прошлым древостоя.

Структура отпада

На всех исследуемых участках объём мертвой древесины значительно превышал объём живых деревьв (рис. 7). Однако наблюдали различия по характеристикам мертвой древесины. Так, в Архангельской области среди мёртвых преобладали недавно погибшие деревья, в большинстве своем сохранившие вертикальное положение. В Мурманской области и в национальном парке «Паллас-Юлляс» большая часть погибших деревьев находилась на высоких стадиях разложения древесины. На всех территориях возрастная структура погибшей части древостоя соответствовала возрастной структуре живого древостоя: в Мурманской области отмершие деревья были, в основном, старые, тогда как

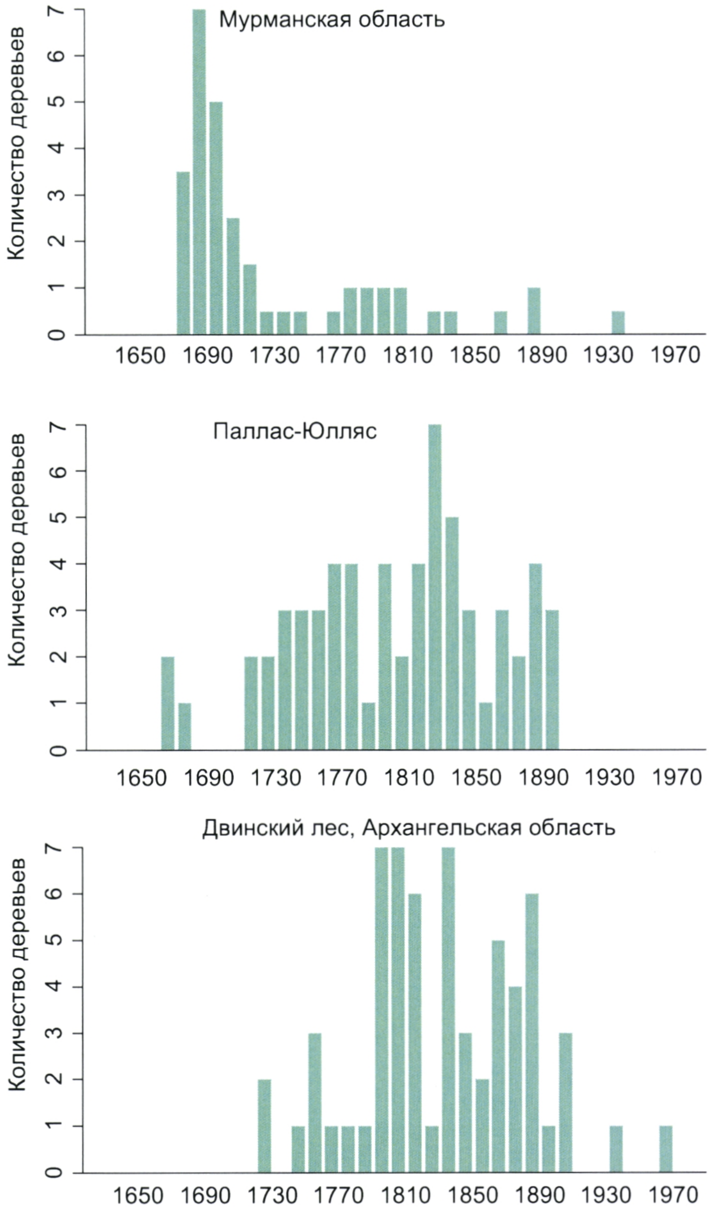


Рис. 5. Количество деревьев разных возрастных групп на обследованных участках.

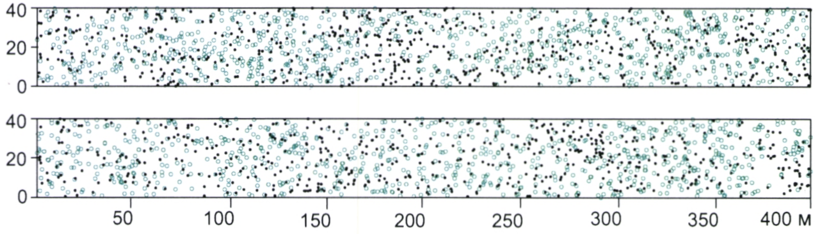


Рис. 6. Анализ горизонтальной структуры древостоя основан на картировании деревьев. Для примера были взяты планы, сделанные в двух областях. На верхнем рисунке представлен лес в Архангельской области, на нижнем рисунке – в Мурманской области. Живые деревья отмечены на рисунках зелёными точками, мёртвые – чёрными.

в Архангельской области в погибшем древостое были представлены деревья различных возрастов.

На всех трёх исследуемых территориях чётко отличался характер размещения погибших и живых деревьев. На пробных площадях «Паллас-Юлляс» и Мурманской области погибшие деревья встречались, в основном, группами, и, в отличие от живых деревьев, степень их сгруппированности росла с увеличением масштаба рассмотрения. Погибший древостой в лесах Архангельска отличался наибольшей степенью сгруппированости.

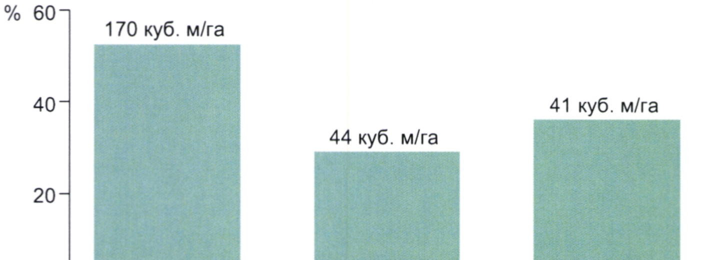
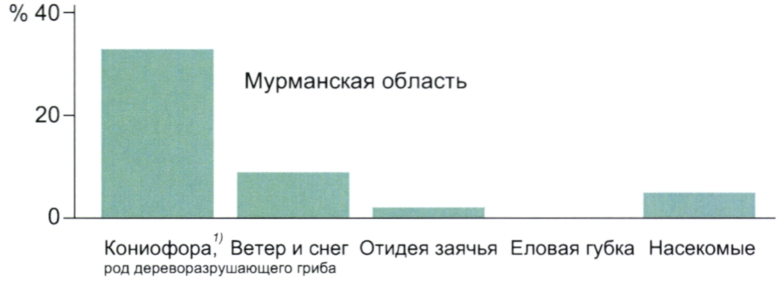
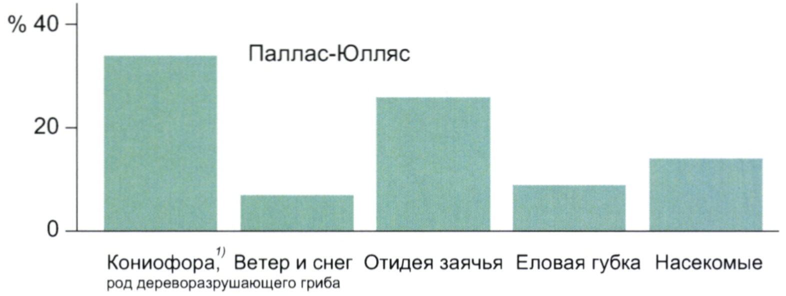


Рис. 7. Средняя доля объёма погибшей части древостоя от общего объёма древостоя и соответствующий ей средний объем в м³ для каждой из трёх исследуемых территорий.





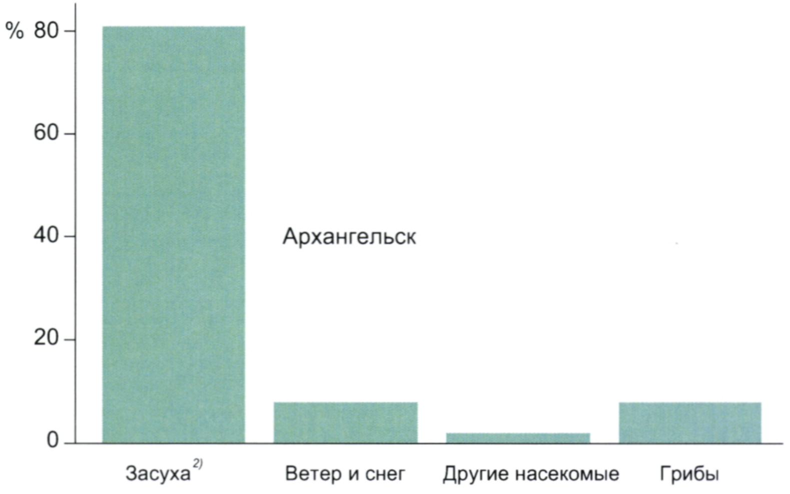


Рис. 8. Доля древостоя, погибшего на каждой исследуемой территории в силу самых распространенных причин.

[1)]В случае поражения кониофорой дерево полностью погибло, сломавшись от ветра.

[2)]Совокупное воздействие засухи и активности типографа являются распространенной причиной гибели древостоев.

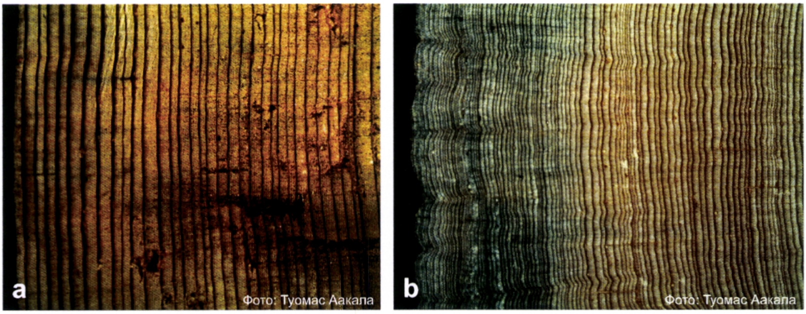


Рис. 9. На фотографиях, сделанных с помощью микроскопа, представлен рост деревьев до их гибели. На фотографии (a) образец взят из леса средней подзоны тайги, Архангельская область и на фотографии (b) – из леса северной подзоны тайги, Мурманская область. Обе фотографии сделаны в одном масштабе. Дерево на фотографии a погибло в 1998, на фотографии b – в 1935 году.

Причины гибели деревьев

На обеих территориях северной зоны бореального пояса, в национальном парке «Паллас-Юлляс» и Мурманской области, совокупное негативное воздействие на древостои деятельности дереворазрушающих грибов и сильных ветров было оценено как самый важный фактор, обусловливающий гибель деревьев (рис. 8; Lännenpää et al. 2008). На гибель деревьев также оказывает существенное влияние высокий возраст древостоев (300 лет и более). В Архангельской области большая часть деревьев погибла в естественном вертикальном положении, и на древесине были видны признаки поражения короедами *(Ips typographus)*. Очевидно, что причиной поражения древостоя этим вредителем явилась засуха, которая ослабила деревья. При этом в обследованных лесах Архангельской области засуха повлияла на деревья всех возрастов.

Процесс гибели деревьев на обследованных территориях шел с различной скоростью. Под Архангельском гибель деревьев происходила очень быстро, тогда как в лесах Мурманской области старые деревья, ослабленные активностью дереворазрушающих грибов, продолжали медленно расти еще десятки лет до полной гибели (рис. 9).

Рис. 10. Ельник Архангельской области, в котором была выявлена группа деревьев, погибших в вертикальном положении и упавших позднее вследствие гнили, ослабившей стволы.

Динамика отпада

Предварительные результаты показали, что в обследованных лесах и в Мурманской, и в Архангельской областях уровень отпада деревьев был почти одинаков, повсюду наблюдался так называемый фоновый отпад. С другой стороны, на обеих территориях были зафиксированы чётко выделяющиеся временные периоды с высоким уровнем отпада. Например, в лесах Мурманской области за последние пятьдесят лет произошёл следующий показательный случай: в 1986 году погибло примерно 26 деревьев на 1 гектар, что составило на тот момент почти одну десятую часть от всего количества здоровых елей.

2.4 Выводы

Результаты исследования показывают, что внешне одинаковые старые ельники могут быть очень разными по возрастной структуре. Изучаемые леса на территории национального парка «Паллас-Юлляс» и Архангельска были разновозрастные, тогда как исследованные леса Мурманской области были почти все одновозрастные. Для всех исследованных ельников характерно высокое значение отношения объёма мёртвой древесины к объёму живой древесины.

Пространственное размещение погибших деревьев на всех трёх территориях чаще было групповым в отличие от размещения живых деревьев. Таким образом, пространственное размещение живых и погибших деревьев связано с уровнем отпада.

На севере таежной зоны в причинах гибели деревьев на исследуемых территориях было выявлено заметное сходство, несмотря на разную возрастную структуру древостоя. В Архангельской области обращал на себя внимание массовый отпад деревьев за последние годы. Причины гибели деревьев необходимо учитывать, в том числе и потому, что от них зависят характеристики образующейся мёртвой древесины. В ельниках Архангельской области вследствие засухи многие деревья отмирали в вертикальном положении и со временем переходили в валёж. На других территориях валёж, представлял собой главным образом деревья, ослабленные дереворазрушающими грибами и поваленные ветром еще в живом состоянии. В ельниках этих территорий также встречались деревья, поваленные уже после разрушения грибами ядровой части ствола, но значительно реже, чем в Архангельской области.

Несмотря на различия в причинах гибели деревьев, обусловленных географическим положением, было выявлено сходство в динамике отпада. На всех исследуемых территориях наблюдались периоды более высокого отпада, имеющие определенные хронологические границы. Эти короткие периоды имеют большое значение для формирования структуры лесов, влияя на количество как живых, так и погибших деревьев. В периоды повышенного отпада освобождаются значительные ресурсы роста, а также образуется мёртвая древесина, которая является основой для развития подроста ели, и, следовательно, обеспечивает процесс обновления елового древостоя. Время, прошедшее после последнего периода с высоким отпадом, оказывает значительное влияние на состояние древостоя в целом. За исключением периодов повышенного отпада на всех территориях наблюдается фоновый

Рис. 11. Типичная гибель ели в северотаежной подзоне в долине реки Кацким-дерево, ослабленное разрушительным действием ядровой бурой гнили, наконец, погибает, ломаясь от ветра и снега.

отпад. Отпад этого типа особенно важен для поддержания биоразнообразия, потому что благодаря ему в лесу постоянно образуется мёртвая древесина, на которой обитают многие виды живых организмов.

Результаты исследования показывают, что в естественных еловых лесах могут встречаться как одновозрастные, так и разновозрастные леса, а также их промежуточные формы. Леса сложной возрастной и качественной структуры всё-таки доминируют (Kuuluvainen et al., 1996, 1998; Engelmark & Hytteborn 1999). В естественных еловых лесах могут происходить и сильные нарушения, обусловливающие гибель всех деревьев, но это происходит сравнительно редко. Впоследствии на участках сильных нарушений вырастает одновозрастной лес.

3 История лесных пожаров в сосновых лесах северо-восточной Лапландии

Туомо Валлениус[1], Хейкки Кауханен[1] и Юхо Пеннанен[2]
[1]METLA – Исследовательский Институт леса, отделение в Колари, [2]Университет Хельсинки, кафедра лесной экологии

3.1 Введение

Известно, что периодические лесные пожары повлияли на развитие и структуру северных хвойных лесов больше, чем какие-либо другие факторы (Rowe & Scotter 1973; Goldammer & Furyaev 1996). Находки в озёрных отложениях и торфяных залежах частиц угля указывают на то, что пожары возникали время от времени в северотаежных лесах с момента их образования (Clark 1990; Pitkänen et al. 2002). Во второй половине 19 века в Фенноскандии пожарам каждый год подвергались обширные территории. Во многих регионах в течение короткого периода времени лесные пожары почти прекратились (Zackrisson 1977, Niklansson & Granström 2000, Kaipainen 2001). Повсеместное уменьшение количества лесных пожаров принято считать следствием эффективных противопожарных мероприятий, проводимых человеком.

Были предложены разные способы поддержания состава и структуры лесов, сформировавшихся в условиях периодических пожаров. Они включали также и искусственный поджог лесов (Ennallistamistyöryhmä 2003). В Финляндии создано 52 участка, на которых с определённой периодичностью организуют искусственные лесные пожары, целью которых является обеспечение сохранности видов, приспособленных к существованию в условиях периодически повторяющихся пожаров (Hyvärinen et al. 2007). За последние годы ежегодно на особо охраняемых территориях Лесного Управления Финляндии подвергали пожарам леса на площади более ста гектаров. В Финляндии на ближайший период поставлена цель – повысить биоразнообразие лесов и способствовать сохранению исчезающих видов путем проведения мероприятий по восстановлению лесов (Hyvärinen et al. 2007). Цель на более длительный срок – максимально приблизить леса к их естественному природному состоянию (Ennallistamistyöryhmä 2003).

В качестве природных процессов лесоводству было предложено также имитировать динамику лесной растительности под воздействием естественных пожаров (Bergeron et al. 2002; Kuuluvainen 2002). Разработанная в Швеции шкала пожароопасности ASIO[1], делит лесные территории на четыре класса по частоте возникновения в них естественных пожаров (см. раздел 14.2). Для разных классов пожароопасности применяют разные методы лесопользования, целью которых является имитация воздействий лесных пожаров.

В процессе планирования, восстановления и ухода за лесом сложно использовать данные по динамике естественных нарушений и частоте естественных пожаров, потому что имеющиеся сведения, получены в разных типах леса, в разных районах Финляндии и нуждаются в уточнении. Ситуация отчасти такова потому, что с одной стороны, изучение истории лесных пожаров было сосредоточено на часто горевших сосновых лесах а, с другой стороны, потому, что в проведенных исследованиях часто недооценивали антропогенное воздействие на леса.

В данном исследовании собирали фактическую информацию о сосновых лесах северной Фенноскандии, касающуюся истории лесных пожаров. На данной территории пожары, возникающие вследствие удара молнии, редки, и влияние человека в прежние столетия было менее значительным, чем в более южных широтах. Образцы собирали систематически на обширной территории, а для датировки пожаров использовали дендрохронологические методы.

Целью исследования было: 1) выяснить, как часто северотаежные сосновые леса горели в прошлом; 2) определить, менялась ли среднегодовая площадь гарей в разные периоды времени; и 3) оценить возможные причины изменения среднегодовой площади гарей.

3.2 Материалы и методы исследования

Район исследований

Исследование проводили на трёх территориях: в Кесси, в южной стороне от Неллими в окрестностях Таласваара, а также в северо-восточной части национального парка имени Урхо Кекконена между рекой Лутто и местечком Антеринмукка (рис. 4, с. 16). Преобладание сосняков и проведение щадящих выборочных рубок – признаки, объединяющие данные территории. Здесь распространены типы леса на сухих и свежих почвах. Мохово-лишайниковый и травяно-кустарничковый

[1] ASIO – название шкалы образуют четыре заглавных буквы шведских слов: A – aldrig ”никогда ”, S – sällan ”редко”, I – ibland ”иногда ”, O – ofta ”часто ”.

ярусы в них образуют, в основном, легко воспламеняемые лишайники (ягель) и листостебельный мох *Pleurozium schreberi*, а также вереск, багульник болотный и водяника чёрная (или вороника). Безлесные горные возвышенности, небольшие горные берёзовые рощицы, болота, озёра и реки разделяют лесные массивы и служат противопожарными барьерами.

Рассматривая роль человека в возникновении исторических лесных пожаров, можно выделить периоды, резко отличающиеся друг от друга. В эпоху жизни коренного населения и вплоть до середины 13 века пожары, по вине человека возникали реже, чем в последующие столетия (Fellman 1980). Известно, что коренное саамское население обращалось с огнём очень осторожно, оберегая оленьи пастбища. В эпоху завоевателей (1250–1750) на данную территорию проникли представители других культур, из-за чего количество лесных пожаров возросло (Laestadius 1833). В эпоху поселений (1750–1950) люди все более заселяли тайгу и создавали населённые пункты. К этому периоду относится борьба за обладание территориями. Известно, что для того чтобы прогнать саамов, переселенцы специально устраивали лесные пожары. Согласно старой статистике, большая часть лесных пожаров в северной Лапландии в последние десятилетия 19 века была вызвана человеком (табл. 1). После Второй Мировой войны начался период борьбы с лесными пожарами и период пожаротушения, в результате чего количество пожаров существенно снизилось, исключение составили необычайно сухие летние периоды, например, в 1959 г. и 1960 г.

Методы

Территории, выбранные для исследования, представляют собой естественные или малонарушенные сосновые леса (рис. 4, стр. 16). Два самых северных объекта располагаются в восточной части общины Инари, и размер одного из них составляет 6 на 8 км. Третий объект размером 24 на 16 км располагается в северо-восточной части национального парка имени Урхо Кекконена. Для точного выявления территорий, горевших в разные годы, образцы собирали систематически на 255 экспериментальных участках. Соседние участки расположены в километре друг от друга, образуя сетку. Безлесные болота, горные берёзовые рощицы и лишённые леса вершины сопок не исследовали. Образцы собирали на круговых площадках радиусом примерно 100 м и площадью около 3 га.

Таблица 1. Основные причины возникновения лесных пожаров в Финляндии во второй половине 19 века согласно ранним исследованиям и пожарной статистике.

Финляндия в 1858 году (von Berg 1995)	**Лесничество Инари и Утсйоки 1865–1892 (Renvall 1919)**			**Финляндия в 1888 (Blomqvist 1888)**
Цикл возникновения пожаров составляет примерно 70 лет, в год горело 1,4 %	Цикл возникновения пожаров составляет примерно 500 лет, в год горело 0,2 %			Цикл возникновения пожаров составляет примерно 1000 лет, в год горело 0,1 %
		Количество,	%	
1. Халатность	1. Человек	40,	53	1. Выжигание леса под пашни
2. Костры в лагерях, кемпингах	2. Молния	9,	12	2. Костры в лагерях, кемпингах
3. Расчистка леса под пастбища	3. Неизвестная причина	27,	35	3. Туристы
4. Выжигание леса под пашни	Всего:	76,	100	4. Расчистка леса под пастбища
5. Небрежное обраще ние с огнём в лесу				5. Железные дороги
				6. Небрежное обращение с огнём в лесу
				7. Молния

Историю лесных пожаров на исследованных территориях изучали с помощью дендрохронологического метода путём датировки пожарных подсушин, образовавшихся на деревьях (рис. 12). Для построения хронологии пожаров на максимально возможную историческую глубину образцы брали из стволов растущих деревьев, сухостоя и лежащих на земле погибших деревьев, а также из обуглившихся пней. На каждом экспериментальном участке выпиливали в среднем четыре образца древесины, в виде диска или трапеции. Если на участке обнаруживали признаки нескольких пожаров, то собирали большее количество образцов.

В лабораторию привезли примерно 1200 образцов, 1030 из которых могли быть использованы для дендрохронологических датировок. Для лучшего различия годичных колец образцы шлифовали и при необходимости покрывали цинковой мазью. На каждом образце измеряли ширину годичных колец (с точностью 0.01 мм), и полученная таким образом серия колец перекрёстно датировалась с помощью ранее выстроенной серии колец и программы COFECHA. Пожарные

Рис 12. Показана поверхность сухостойного дерева, погибшего примерно 450 лет назад. Данный диск поврежден двумя различными пожарами, образовавшими соответствующие пожарные подсушины.

годы выявляли, подробно изучая следы, оставленные огнём на годичных кольцах древесины.

Долю лесных площадей, сгоревших при каждом пожаре, определяли путём деления общего количества экспериментальных участков на количество экспериментальных участков со следами пожара в известный год. Средний интервал между большими пожарами за большие временные периоды равен величине обратной средней доли площади лесов, сгоравших за 1 год.

3.3 Результаты

Перекрёстно датированная серия годичных колец охватывает период с 653-го года по настоящее время. Самый старый датированный лесной пожар возник в 940, а последний – в 1954 году. Была получена информация о 98 различных пожарах, некоторые из них произошли в один и тот же год, но в разных местах. Общее количество пожаров на исследуемых территориях было, предположительно, намного больше за счет небольших по площади пожаров, которые возможно возникали вне пробных участков. Также могли быть не учтены лёгкие низовые пожары, поскольку они не всегда оставляют на деревьях пожарные подсушины.

Количество пожаров было наибольшим в 18 веке и в первой половине 20 века. Пик пожаров второго упомянутого периода составили многочисленные пожары в национальном парке имени Урхо Кекконена. Самые крупные пожары (в 1221 и 1676 годах) уничтожили лес на площади более 10 тыс. га. Точную площадь трудно оценить, так как пожары выходили за пределы изучаемой территории. Самыми незначительными и небольшими пожарами можно считать такие, которые были зарегистрированы только на одном участке. За последние 500 лет небольшие пожары составили половину от всех пожаров.

Средний интервал между крупными пожарами, рассчитанный для последних 1000 лет, составляет 350 лет. По генеральной совокупности с вероятностью 95% крупные пожары происходили раз в 250–540 лет. В первый период (1000–1400 гг.) леса горели, в среднем, с интервалом в 340 лет. Частота возникновения пожаров со временем уменьшалась, средний период между пожарами сократился в 18 веке до 200 лет. Во второй половине 20 века пожары были редки, и расчётный период между пожарами составил примерно 1400 лет.

Частота возникновения лесных пожаров, вызванных ударом молнии в течение последних нескольких десятилетий, позволяет говорить примерно о 30 таких пожарах за последнее тысячелетие. Выявленное в этом тысячелетии количество пожаров было в 3,3 раза больше количества лесных пожаров, возникших от молнии. Из этого можно заключить, что человек явился причиной возникновения значительной части пожаров. Если соотнести частоту пожаров, вызываемых молнией, и размеры площадей гарей прошлых времён, то окажется, что временной интервал между крупными пожарами равен примерно 1200 годам.

3.4 Выводы

Являясь ветроустойчивой породой, сосна адаптировалась к возникающим время от времени пожарам (см. рис. 13). В южной и центральной частях Фенноскандии сосновые леса раньше горели один раз в 20–60 лет. Таким образом, выявленный нами интервал между пожарами в 350 лет в северных сосновых лесах является длительным. Выявленный период между естественными природными пожарами, рассчитанный по данным о количестве пожаров, вызываемых молнией, ещё больше, и составляет примерно 1200 лет. Такие длительные интервалы между лесными пожарами были установлены только в еловых лесах.

Рис. 13. На фотографии, сделанной летом 2006 года, показан сосновый бор на возвышенности в долине реки Луттойоки на российской стороне, горевший в июне 1992 года. На заднем фоне видны деревья, выжившие в пожаре, а на переднем плане – подрост, выросший после пожара (возраст подсчитали по мутовкам).

Известно, что повторяющиеся пожары способствуют укреплению позиций сосны. Однако следует учитывать, что она встречается в северной Фенноскандии не только на болотах и гарях. Результаты данного исследования показывают, что обширные и почти чистые сосновые леса могут вырасти и без участия огня. Об этом свидетельствует наличие участка леса в юго-западной части исследованной территории в Кесси, который не горел более 500 лет. Выявленные необычайно большие интервалы между пожарами указывают на то, что нельзя делать заключение о пожарной ситуации плохо изученных отдалённых территорий по результатам, полученным на других основательно изученных территориях.

Отмеченные за последнее тысячелетие различия в частоте возникновения лесных пожаров можно сравнить с результатами, полученными в более ранних исследованиях. На большей части территории Фенноскандии выявленное во второй половине 19 века резкое ежегодное сокращение площадей гарей было следствием борьбы с пожарами и уменьшения числа пожаров, вызванных человеком. На изученных северных территориях среднегодовая площадь гарей сократилась сначала в первой половине 19 века и затем в середине 20 века.

Можно предположить, что возникновение пожаров в отдалённых районах было связано с климатическими особенностями и ударами молнии, но на изученных территориях было выявлено намного больше лесных пожаров, чем можно было ожидать, основываясь только лишь на статистике учета молний. Различия между количеством пожаров и среднегодовой площадью гарей также не соответствуют ожидаемым, так как среднегодовая площадь гарей была наибольшей во время холодного, так называемого малого ледникового периода. Несмотря на то, что самые крупные лесные пожары вспыхивали во время долгих тёплых и засушливых периодов, доказательств того, что именно климатические факторы определяют временные различия годовой площади гарей, не найдено.

Есть, по крайней мере, три причины предполагать, что человек значительно повлиял на возникновение лесных пожаров на исследованных нами территориях. Во-первых, малое число лесных пожаров, вызываемых молнией, не объясняет цикличность возникновения пожаров в прошлом. Во-вторых, в местной статистике 19 века и по сведениям очевидцев человека считают главной причиной возникновения пожаров. В-третьих, исторические события последних столетий, оказавшие влияние на лес, совпадают по времени с увеличением частоты лесных пожаров и среднегодовой площади гарей. Больше всего леса горели в 18 веке, когда представители аграрной культуры, небрежно обращавшиеся с огнём, разведывали, захватывали и заселяли Лапландию. В более ранних исследованиях истории пожаров воздействию человека уделяли слишком небольшое внимание, пожалуй, по той причине, что дендрохронологические исследования не затрагивают далёкое прошлое, для которого влияние человека считали очень незначительным.

Рис. 14. В процессе работы была найдена сосна возрастом более 764 года. Судя по большому возрасту деревьев на данной территории, а также отсутствию обуглившихся пней и пожарных подсушин, лес не горел, по крайней мере, 800 лет.

Рис. 15. Для определения возраста рекордно старой сосны из ее ствола выпилили этот трапециевидный образец. Дендрохронологический метод позволил датировать его ядро 1244-ым годом.

4 Влияние естественных факторов и рубок на разнообразие дереворазрушающих грибов

Анна-Лиза Юлисирмиё[1], Рейо Пенттиля[2] и Хокан Берглунд[3]
[1] Лапландский университет, Арктический центр, [2] Центр охраны окружающей среды Финляндии, [3] Хельсинкский университет, факультет лесной экологии

4.1 Введение

Начальные фазы сукцессии после сплошных рубок часто представляются такими же, как и возобновление леса после пожаров или ветровалов. Тем не менее, вырубки отличаются от гарей и участков ветровала по многим показателям. Важным фактором, ограничивающим видовой состав вырубок, является малый объем мёртвой древесины (см. Siitonen 2001). В результате лесных пожаров и ураганных ветров на подверженных ими территориях образуется большое количество стоящих мертвых стволов, пней и валежа (Spies et al. 1988, Uotila et al. 2001), при рубках же главного пользования большая часть древесной биомассы вывозят из леса

Вследствие интенсивного лесного хозяйствования за последнее столетие многообразие лесных видов в Фенноскандии значительно сократилось. Так, например, в Финляндии лесное хозяйство признано главной причиной исчезновения 35 % всех уязвимых видов биоты, а малое количество мёртвой (гниющей) древесины – самым существенным фактором угрозы обеднения видового состава. Известно, что в Фенноскандии обитает 6–7 тысяч видов, целиком зависящих от наличия в лесу гниющей древесины. Многие из них питаясь мёртвой древесиной, высвобождают накопленные в древесине органические соединения для их дальнейшего использования в экосистеме. Ведущую роль в разложении древесины играют трутовые грибы, способные разрушать такие трудно разлагаемые органические соединения древесины, как целлюлозу, гемицеллюлозу и лигнин.

В северной Фенноскандии и на северо-западе России встречается около 230 видов трутовых грибов (Niemelä 2005). Многие виды приурочены к определенным субстратам, условиям среды обитания (в т.ч. Renvall 1995, Kotiranta & Niemelä 1996, Nitare 1996) и широко используются в качестве индикаторов состояния ненарушенных и старовозрастных лесов (Kotiranta & Niemelä 1996, Nitare 2000). Кроме того, отмечено, что многообразие видов трутовых грибов коррелирует с богатством видов сапроксильных[1] жесткокрылых (в т.ч. Similä et al. 2006).

Таким образом, обилие видов трутовых грибов является показателем многообразия и других обитателей гниющей древесины. Сведения о встречаемости видов трутовых грибов в ненарушенных лесах Фенноскандии, находящихся на различных стадиях сукцессии, весьма скудны из-за того, что в северных странах почти не осталось лесов, представляющих собой естественные фазы сукцессии.

Большая доля ненарушенных лесов на северо-западе России позволяет изучать процессы послепожарных сукцессий и сравнивать видовой состав и структуру древостоя с финскими лесами такого же зонального положения, охваченными хозяйственными мероприятиями. На основании полученных результатов при лесоустройстве можно полнее учесть наличие сапроксильных видов и специфику условий, необходимых для уязвимых и редких видов.

Проведенные исследования нацелены на: 1) выяснение объемов и состояния гниющей древесины, а также видового многообразия трутовых грибов в ненарушенных старовозрастных ельниках и ельниках, представляющих собой различные фазы послепожарной сукцессии; 2) сопоставление полученных показателей с аналогичными для ельников соответствующих возрастных групп, восстановившихся после сплошных рубок или пройденных выборочными рубками.

4.2 Материал и методика

В ходе исследования проводили учёт живых и мёртвых деревьев и видовой состав трутовых грибов на пробных площадях размером 0,4 га. Исследования проводили на северо-западе России в пойме реки Кацким (Лапландский лес), вблизи города Апатиты (окрестности Круглого озера), в Паанаярвском парке, а также в финской Лапландии (коммуны Колари и Киттиля, схема 4, стр. 13). Во всех перечисленных местах имелись старовозрастные ельники. Для изучения были выбраны следующие группы возраста: 1) 10–20-летние древостои на гарях или вырубках; 2) 30–70-летние древостои на гарях или выруб-

[1] Сапроксилы – виды, зависимые от наличия живой или мёртвой древесины.

Таблица 2. Характеристики обследованных участков и пробных площадей (ПП), на которых проведены учеты в 2006 и 2007 г.

Древостои, не подвергавшиеся лесохозяйственным воздействиям	**Количество ПП в России**	**Древостои, подвергавшиеся лесохозяйственным воздействиям**	**Количество ПП в Финляндии**	**Всего**
молодняк на 10–20-летних гарях	3	посадки сосны спустя 10–20 лет после сплошной рубки	3	6
средневозрастный лес на 60–70-летних гарях	3	посадки сосны спустя 30–50 лет после сплошной рубки	3	6
приспевающий лес на 100–150-летних гарях	3	ельники спустя 150–200 лет после выборочной рубки	3	6
древостои старше 250 лет	5	древостои старше 250 лет	5	10
Всего	14		14	28

ках; 3) 150–200-летние древостои, возникшие спустя 100–150 лет после пожара или примерно через 60 лет после выборочной рубки; 4) ельники старше 250 лет (табл. 2).

4.3 Результаты

Запас и состояние разлагающейся древесины в старовозрастных лесах

Общий запас гниющей древесины был почти одинаковым в старовозрастных ельниках Финляндии и России и составлял в среднем 43–45 м^3/га (рис. 16). По обе стороны границы целые валёжные стволы составляли 51–68 %, обломки валежа – 16–17 % и пни – остатки бурелома – около 3 % от общего объёма мертвой древесины. Целых мёртвых деревьев в старовозрастных лесах Финляндии было больше (27 %), чем в России (11 %). Доля разлагающейся еловой древесины была в России больше (92 %), чем в Финляндии (85 %). На финских пробных площадях мертвой древесины сосны оказалось больше (7 и 2 %), а доли древесины берёзы были почти равными (6–7 %).

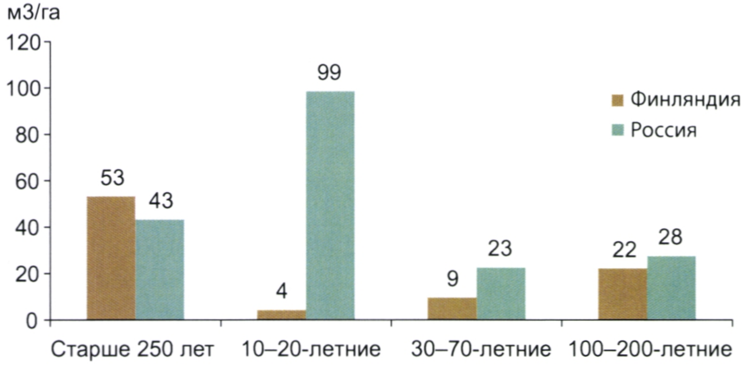


Рис. 16. Общие объёмы гниющей древесины на различных участках (м3/га).

Запас и состояние гниющей древесины в послепожарных древостоях

В молодых послепожарных древостоях (10–20 лет после пожара) запас разлагающейся древесины был примерно вдвое больше, чем в старовозрастных лесах (рис. 16). Преобладающую часть запаса представляли сухостой и валеж (рис. 22). Их доля в общем запасе гниющей древесины была около 30 % и доля пней остатков бурелома – около 25 %. Сухостоя в послепожарных молодняках было по объёму примерно в восемь раз больше, чем в старовозрастном лесу, а пней – остатков бурелома и обломанных стволов примерно в 20 раз больше. На молодых гарях разлагающаяся древесина была представлена на 63 % еловой, на 23 % берёзовой и на 13 % сосновой.

Подавляющая часть деревьев, погибших в результате пожара, разложилась за 60–70 лет. На этой фазе сукцессии запас разлагающейся древесины был примерно в половину меньше, чем в старовозрастном лесу (23 м^3/га, рис. 16). По большей части он был представлен разлагающимися обломками (около 56 %) или целыми валёжными стволами (38 %) ели с диаметром от 10 до 29 см. Более 90 % разлагающейся древесины было еловой, остальная часть – преимущественно берёзовой.

В течение 100–150 лет после пожара объем разлагающейся древесины возрастал, не достигая, однако, её объема в старовозрастных лесах. Большая часть мертвой древесины была представлена валежом (37 %), но и других форм (сухостоя, обломков валежа и пней – остатков

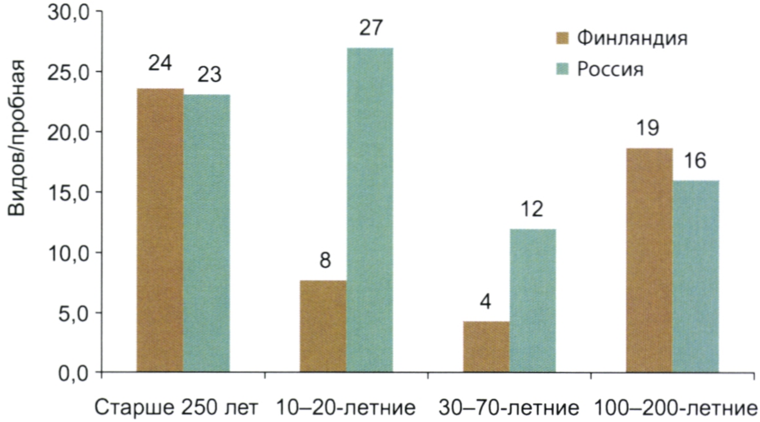


Рис. 17. Среднее количество видов трутовиков на пробных площадях.

бурелома) было много (18–20 % каждой). Следствием затянувшейся фазы лиственного древостоя стало преобладание мертвой древесины лиственных пород (более 70 %). Древесина ели составляла лишь 3 % от общего запаса, сосны – более 20 %.

Запас и состояние разлагающейся древесины в эксплуатационных лесах

В финских молодых эксплуатационных древостоях (10–20 лет после рубки) разлагающейся древесины обнаружено мало, в среднем лишь около 4 м^3/га. Её подавляющая часть представлена пнями срубленных деревьев (57 %). Найдено немного обломков валежа, бывшего на площадях до рубки (17 %). Отпиленных частей было примерно 10 % и пней – остатков бурелома 7 % от общего запаса разлагающейся древесины. Больше всего было обнаружено мертвой древесины ели (85 %), доля берёзовой и сосновой древесины составила около 7 %.

В течение 30–50 лет после рубки доля разлагающейся древесины оставалась низкой (рис. 16), несмотря на отмирание саженцев сосны. Мёртвые сосны и ели составляли примерно по 30 % от запаса разлагающейся древесины, а берёзы – только 3 %. Разлагающаяся древесина неопределенного породного состава составила 37 %. Это был сильно разложившийся и замшелый, предположительно, еловый валежник,

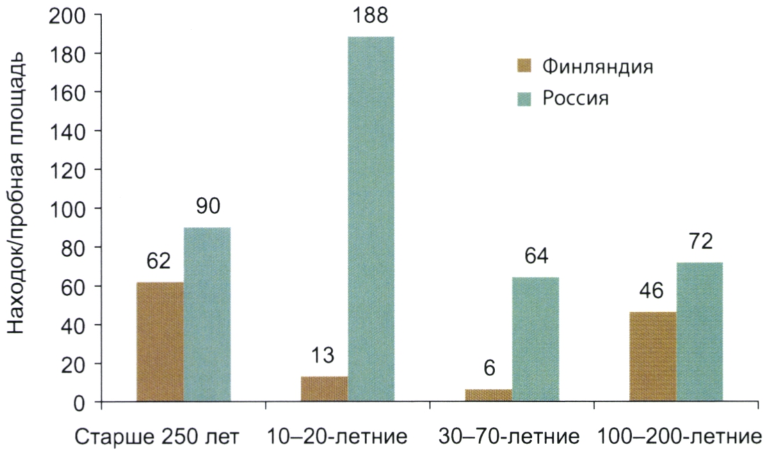


Рис. 18. Среднее количество находок трутовиков на пробных площадях

образовавшийся до рубки. Пни (38 %) и обломки валежа (37 %) преобладали по объему. Отпиленные части составляли около 12 % от общего запаса разлагающейся древесины. Её запас в давно пройденных выборочными рубками эксплуатационных лесах был вдвое меньше, чем в старовозрастных лесах (около 22 м^3/га) и был представлен по большей части целыми валёжными (44 %) и стоящими мёртвыми деревьями (31 %). Обломки валежа и пни бурелома составляли вместе примерно 9 %. Более половины запаса составляла древесина ели, около трети – берёзы и 14 % – сосны.

Видовой состав трутовиков

Среднее количество видов трутовых грибов в старовозрастных лесах на пробную площадь (0,4 га) в Финляндии и России оказалось сходным – 24 и 23 вида (рис. 17). На молодых гарях среднее количество видов было чуть выше 27 видов. Количество видов сокращалось по мере разложения валежа, и спустя 60–70 лет после пожара оно составляло примерно половину от числа видов старовозрастного леса. На старых гарях количество видов трутовиков снова возрастало, и по истечении 100–150 лет среднее количество видов на пробных площадях было равно 16 (рис. 17). В российских старовозрастных лесах и гарях различной давности общее количество видов коррелировало с запасом валежа, долей древесины третьей стадии разложения, общим запасом разлагающейся древесины и запасом разлагающейся древесины ели.

В эксплуатационных лесах количество видов трутовых грибов резко падало после рубки и составляло в молодняках, в среднем, 7 видов на ПП. В 30–50-летних эксплуатационных лесах оно продолжало сокращаться (в среднем, лишь 4 вида на ПП). Однако в пройденных выборочными рубками старовозрастных ельниках количество видов было высоким, приближаясь к уровню старовозрастных лесов (около 19 видов на ПП, рис. 17). В эксплуатационных лесах общее количество видов явно коррелировало с запасом древесины второй и третьей стадий разложения, с общим запасом разлагающейся древесины и запасом елового валежа. Между объёмом пней, оставшихся после рубки, и общим количеством видов трутовых грибов наблюдалась сильная отрицательная корреляция.

Количество находок трутовых грибов, в основном, было пропорционально количеству видов, характерному для той или иной фазы динамики. Тем не менее, в российских старовозрастных лесах число находок на пробную площадь было больше (90), чем в Финляндии (60). На молодых гарях количество находок различных видов трутовых грибов заметно возрастало, превышая почти наполовину их количество в старовозрастном лесу (рис. 18). Быстрее всего появлялись виды, обитающие на лиственных деревьях: берёзовая губка (*Piptoporus betulinus*), трутовик настоящий (*Fomes fomentarius*) и трутовик ложный (*Phellinus igniarius*). Из обитателей хвойных пород часто встречался вид, характерный для ранней стадии сукцессии разложения трихаптум сосновый (*Trichaptum fuscoviolaceum*). Следует отметить, что на 60–70-летних гарях количество находок было значительным (около 60 на ПП), хотя общее количество встречающихся здесь видов едва достигало половины уровня старовозрастного леса. Большое количество заселенного трутовыми грибами субстрата было также обнаружено на старых гарях, хотя число обитающих здесь видов было меньше, чем в старовозрастном лесу (около 70 на ПП). В общем, большое число находок трутовых грибов в древостоях естественных стадий сукцессии указывает на то, что на различных стадиях возникают благоприятные условия для данной группы грибов, хотя количество видов и видовой состав могут значительно варьировать. На финской стороне в древостоях культур после сплошных рубок среднее количество находок было незначительным – 13 в молодняках и около 6 в 30–50-летних древостоях (рис. 18).

Рис. 19. Исключительно редкий Oligoporus persicinus найден на российской стороне в пойме реки Кацким. На снимке: плодовое тело гриба на еловом валеже.

Однако, в 100–150-летних ельниках, пройденных выборочными рубками, уровень заселенности трутовиками приблизился к уровню старовозрастного леса.

Специализация ксилотрофов изменялась в ходе естественной сукцессии. На молодых гарях быстро поселялись виды, обитающие на деревьях лиственных пород. Там их доля в общем количестве видов составила около 40 %, в то время как в старовозрастных лесах она была, в среднем, 23 %. Лиственная древесина разлагается относительно быстро и в северотаежных лесах. На 60–70-летних гарях уже почти не было разлагающихся остатков древесины лиственных, возникших до или во время пожара, и 93 % видов трутовиков обитали на древесине хвойных пород. В результате сукцессии на гарях формировался густой лиственный древостой, обеспечивающий большое количество мертвой древесины лиственных пород на старых гарях. Так, например, спустя 100–150 лет после пожара подавляющая часть (58 %) видов трутовых грибов была связана с лиственными породами. В эксплуатационных лесах запас разлагающейся древесины лиственных был ничтожно мал на стадии молодняка и средневозрастных древостоев, составляя около 3 % от общего запаса разлагающейся древесины. В молодых эксплуатационных насаждениях 80 % видов трутовиков обитали на древесине хвойных пород, а в 30–50-летних насаждениях все обнаруженные виды приурочены к древесине хвойных. Но уже в 150–200-летних ельниках, пройденных выборочными рубками, доля разлагающейся древесины лиственных по объёму достигала 30 %, и 38 % видов обитало на древесине лиственных.

Всего на пробных площадях обнаружено 13 уязвимых и нуждающихся в контроле видов (Rassi ym. 2001): амилоцистис лапландский (*Amylocystis lapponica*), *Cinereomyces lenis*, дипломиторус корочконосный (*Diplomitoporus crustulinus*), трутовик розовый (*Fomitopsis rosea*), гелатопория червячно-споровая (*Gelatoporia subvermispora*), протомерулиус кариевый (*Protomerulius caryae*), скелетокутис короткоспоровый (*Skeletocutis brevispora*), скелетокутис желтоватый (*Skeletocutis chrysella*), скелетокутис лиловый (*Skeletocutis lilacina*), скелетокутис пахучий (*Skeletocutis odora*) и скелетокутис звёздчатый (*Skeletocutis stellae*). В старовозрастных ельниках на территории Финляндии было обнаружено, в среднем, по 5 уязвимых видов на пробную площадь, а в России – 3,6 вида (рис. 20). Из других редких обитателей старовозрастных лесов заслуживают внимания дипломитопорус желтеющий (*Diplomitoporus flavescens*) и чрезвычайно редкий *Oligoporus persicinus* (рис. 19), которые были известны по единичным находкам в Северной Финляндии и Беломорской Карелии. Оба вида обнаружены в старовозрастных лесах вблизи от реки Кацким.

На молодых гарях количество уязвимых видов было таким же, как в старовозрастных лесах (в среднем 4 вида на ПП). Но в ходе сукцессии к 60–70-летнему возрасту гарей это количество сократилось наполовину (рис. 20). На старых гарях (100–150 лет) уязвимых видов найдено, в среднем, 0,7 вида на ПП, из которых половина обитала на древесине лиственных пород. Количество находок уязвимых видов было значительным в старовозрастных лесах и на молодых гарях (в среднем, 12–16 находок на ПП). По ходу сукцессии трутовые грибы встречались все реже, и минимальное их количество было найдено на 100–150-летних гарях. В молодых и средневозрастных эксплуатационных лесах уязвимые виды обнаружены не были. В старых ельниках, пройденных выборочными рубками, среднее количество встреченных уязвимых видов составило 1,7, по 3,3 находки на пробную площадь (рис. 20).

Видов-индикаторов старовозрастных лесов (Kotiranta & Niemelä 1996) насчитывалось 18. По обе стороны границы в старовозрастных лесах было, в среднем, по 8 индикаторов на пробную площадь, а количество находок варьировало от 22 до 35 (рис. 21). В отличие от

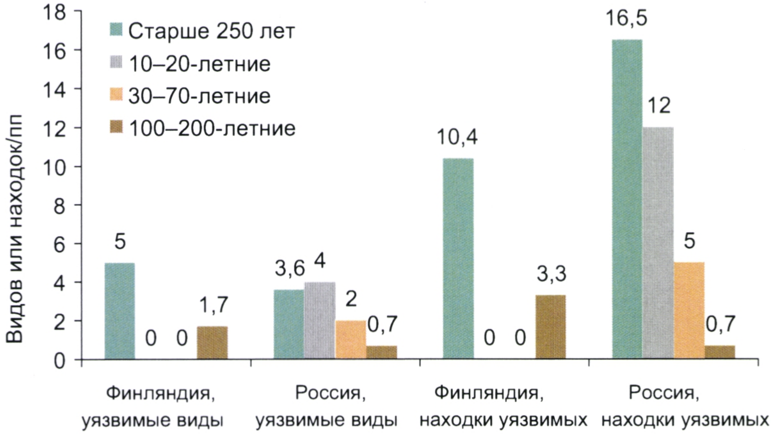


Рис. 20. Среднее количество уязвимых и нуждающихся в контроле видов и количество их находок на пробных площадях

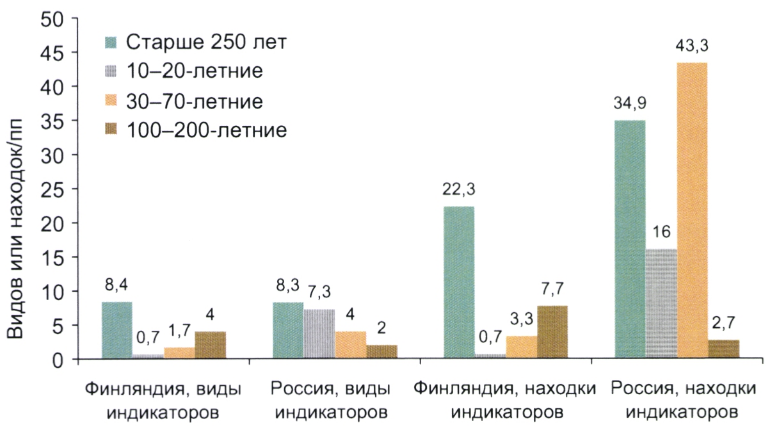


Рис. 21. Среднее количество индикаторных видов старовозрастного леса и количество их находок на пробных площадях.

уязвимых видов трутовых грибов, большое количество представителей видов-индикаторов было найдено на средневозрастных гарях. На старых гарях (100–150 лет) индикаторов было мало, хотя древостой был сомкнутым и напоминал старовозрастный лес. На средневозрастных гарях был умеренный запас разлагающейся древесины хвойных пород, тогда как на старых гарях она почти отсутствовала. В молодых и средневозрастных эксплуатационных насаждениях обнаружено три индикатора старовозрастных лесов. В старовозрастных насаждениях, пройденных выборочными рубками, было отмечено большое количество индикаторных видов, обитающих на ели. Тем не менее, в старовозрастных древостоях, пройденных выборочными рубками, индикаторов было, в общем, примерно вдвое меньше, чем в ненарушенных старовозрастных лесах.

Результаты указывают на то, что некоторые уязвимые и виды, признанные индикаторами старовозрастных лесов, способны жить на ранних фазах сукцессии (рис. 21), если имеется нужный субстрат. Из уязвимых обитателей молодых и средневозрастных гарей обнаружены, например, амилоцистис лапландский, фомитопсис розовый, феллинус ржаво-бурый (*Phellinus ferrugineofuscus*), юнгхуния сминающаяся (*Junghuhnia collabens*) и дипломитоспорус корочконосный. В эксплуатационных насаждениях из индикаторов старовозрастного леса найдены юнгхуния желто-белая (*Junghuhnia luteoalba*), феллинус черноограниченный (*Phellinus nigrolimitatus*) и трутовик виноградный (*Phellinus viticola*). Из этих видов феллинус черноограниченный рос (с одним исключением) только на старых пнях – остатках бурелома, возникших до рубки, тогда как юнгхуния желто-белая и феллинус виноградный обнаружены также на спиленных частях и на остатках пней.

4.4 Выводы

На молодых гарях большое количество разлагающейся древесины вызвало кратковременный, но бурный процесс заселения различными видами дереворазрушающих грибов. Поэтому, очевидно, что молодые гари способны быть источниками распространения видов в течение нескольких десятилетий. Также уязвимые виды многочисленны на молодых гарях, где образовавшийся значительный запас разлагающейся древесины продолжает служить субстратом даже спустя 60–70 лет после пожара. На старых гарях (100–150 лет) образовавшаяся при пожаре мёртвая древесина уже полностью разложилась. Поэтому

Рис. 22. Послепожарный молодняк (13 лет после пожара) на берегу озера Паанаярви.

запас разлагающейся древесины лиственных пород накапливается, в основном, на базе послепожарного лиственного древостоя. Большинство видов трутовых грибов на этой фазе поселяется на лиственных породах. Таким образом, видовой состав естественных стадий сукцессии меняется в ходе изменения характера разлагающейся древесины. Однако общее количество видов и находок остается относительно большим на различных стадиях сукцессии.

До достижения фазы старовозрастного климаксового древостоя, когда накапливается достаточный запас разлагающейся древесины хвойных пород для поселения разнообразных видов ксилотрофов, ельнику требуется 200–250 лет. Видовой состав трутовиков старовозрастного леса богат и включает много уязвимых видов. Это обстоятельство подчеркивает важность подобных насаждений в качестве местообитаний и источников распространения видов. В эксплуатационных лесах объёмы разлагающейся древесины и количества трутовиков были весьма незначительный. Смена главной древесной породы при создании лесных культур будет, вероятно, длительное время определять видовой состав трутовых грибов. Долгосрочное прогнозирование количества и соотношений видов сделать трудно, поскольку видовой состав трутовых грибов зависит также и от того, будет ли допускаться естественное проникновение ели и лиственных деревьев на участки культур. Сохранение главной древесной породы и частичное сохранение древостоя на участках, пройденных выборочными рубками, способствовали, по всей видимости, неплохому сохранению видового состава трутовиков, особенно в тех случаях, когда ветровальные и подгнившие стволы были оставлены на делянках. Тем не менее, уязвимых видов и их находок в насаждениях, пройденных выборочными рубками, было заметно меньше, чем в ненарушенных старовозрастных лесах. Сравнение с участками естественных стадий сукцессии на 100–150-летних гарях показало, что древостой, пройденный выборочными рубками 150–200 лет назад, в среднем, на 50–100 лет старше.

Некоторые уязвимые виды и виды-индикаторы старовозрастных лесов показали себя жизнеспособными на ранних стадиях сукцессии. Оставление мертвой древесины в эксплуатационных лесах при их восстановлении будет способствовать как повышению разнообразия этих видов, так и общего видового состава трутовых грибов.

5 Разнообразие еловых лесов и афиллофороидных грибов Мурманской области

Людмила Г. Исаева, Юлия Р. Химич, Валентина А. Костина
Институт проблем промышленной экологии Севера Кольского НЦ РАН, г. Апатиты

5.1 Введение

Леса Мурманской области представляют собой уникальное природное явление. Регион почти полностью расположен севернее Полярного круга, но влияние Северо-Атлантического теплого течения определяет мягкость климата (Яковлев, 1961) и развитие бореальных типов растительности (Растительность…, 1980). Кольский полуостров до начала XX века оставался одной из наименее затронутых промышленностью и сельским хозяйством лесных территорий европейской России. Основной ущерб лесам Мурманской области, повлекший за собой значительно сокращение площади первичных лесных экосистем, был причинен развитием промышленности, начиная с конца XIX в. и до наших дней. Наибольшее воздействие на леса оказали: транспортное освоение, сделавшее доступными ранее удаленные территории и приведшее к массовому распространению антропогенных лесных пожаров, лесная промышленность, промышленное воздушное загрязнение.

Для лесов региона малохарактерны чистые древостои той или иной породы (Раменская, 1983), преобладают леса сосново-еловые, березово-еловые или смешанные из всех трех пород. Древостои характеризуются незначительной высотой (12–16 м), V и Va классами бонитета, небольшим количеством подроста и подлеска. Хорошая освещенность нижних ярусов создается как за счет узкокронности деревьев, так и редкостойности самих насаждений. До настоящего времени Кольский Север – один из немногих регионов России, где сохранились участки мало нарушенных лесов. Лесные экосистемы, не подверженные антропогенному воздействию, имеют естественный уровень биоразнообразия.

Коренные леса Мурманской области с учетом лесотундровых березняков распространены приблизительно на 30 тыс. км^2 (Зайцева и др., 2002). Примерно 50 % площади коренных насаждений полуострова приходится на ельники. Еловые леса представлены несколькими массивами, разделенными горными тундрами и березняками. Формация еловых лесов, сложенных главным образом *Picea obovata* Ledeb. с единичной примесью *P. abies* (L.) Karst. в южных районах и несколько более значительным участием гибридогенной *P. fennica* (Regel.) Kom. в юго-западной части, в Мурманской области занимает 33% лесопокрытой площади. Экологическая амплитуда ели достаточно высока (Бобров, 1970; Никонов, Лебедева, 1976 и др.), что обусловливает разнообразие ассоциаций ельников. В Мурманской области широко представлены наиболее распространенные еловые леса зеленомошной группы (кустарничковые и травяные), а также встречающиеся спорадически небольшими массивами болотнотравяные, хвощевосфагновые и лишайниковые ельники (Цинзерлинг, 1932; Цветков & Чертовский, 1979; Раменская, 1983; Neshatayev, 1991; Neshatayev & Neshatayeva, 1993a; Нешатаев & Нешатаева, 1999 а, б и др.).

Афиллофороидные грибы являются неотъемлемым компонентом лесных экосистем. Их значение определяется ведущей ролью в разложении древесной массы (Частухин & Николаевская, 1969; Мухин, 1981, 1993 и др.). Имеется определенная приуроченность этих грибов к типам леса в зависимости от состава пород-хозяев и от микроклиматических условий. На территории Мурманской области по гербарным сборам и литературным данным в настоящее время выявлено более 200 видов афиллофороидных грибов, входящих в 45 семейств и 102 рода. В связи с постоянно увеличивающимся антропогенным воздействием на природную среду и проблеме сохранения естественных, ненарушенных лесов, как резерватов природного разнообразия биоты, дереворазрушающие грибы являются перспективным объектом для оценки состояния лесных экосистем (Научные основы…, 1992 и др.). В Мурманской области богатством и количеством видов афиллофороидных грибов отличаются еловые леса.

Целью исследований явилось выявление разнообразия старовозрастных еловых лесов и афиллофороидных грибов в этих лесах, как отличающихся видовым составом и богатством этих грибов.

5.2 Объекты и методы

Нами предпринята попытка оценки разнообразия как наиболее типичных и широко распространенных, так и некоторых редких типов лесных сообществ региона (Растительность…, 1980 и др.). Объектами детальных исследований являлись еловые леса следующих типов: кустарничково-зеленомошный, лишайниковый, травяно-кустарничковый, травный и кисличный и ксилотрофные макромицеты в этих лесах.

Исследования видового состава афиллофороидных грибов проводили на основе рекогносцировочных маршрутов и визуальных оценок проведены в типичных, редких и нарушенных лесными пожарами лесных сообществах.

Для оценки воздействия сукцессионных процессов на состав дереворазрушающих грибов региона нами были проведены исследования на территории гарей еловых лесов разной давности пожара. Нами были изучены следующие стадии еловых лесов: 5–6; 15–25; 30–40 и 80–100 лет после пожара. Закладывали трансекты размером 10 м х 400 м, через каждые 100 метров организовывали пробные площадки в 10*10 метров, на которых проводили учет древостоя и видового состава дереворазрушающих грибов.

5.3 Результаты

Ельник кустарничково-зеленомошнный – *Piceetum fruticuloso-hylocomiosum*

Занимает различные элементы рельефа. Древесный ярус образован елью, частично березой (*Betula pubescens* Ehrh.) и единично сосной (*Pinus sylvestris* L.). Полнота древостоя 0,4–0,5. Все 3 породы представлены несколькими поколениями, вследствие чего наблюдается ступенчатость полога. Подрост из ели и березы редкий и средней густоты, групповой, разновозрастный. В составе подроста встречается береза порослевого происхождения. Подлесок редкий, располагается кустами и отдельными экземплярами: *Sorbus gorodkovii* Pojark., *Salix phylicifolia* L., *Juniperus sibirica* Burgsd. Травяно-кустарничковый ярус состоит из *Vaccinium myrtillus* L., *Empetrum hermaphroditum* Hager., *Vaccinium vitis-idaea* L., *Vaccinium uliginosum* L., *Ledum palustre* L., *Avenella flexuosa* (L.) Drej. Доминанты мохово-лишайникового покрова: *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp. in B.S.G., *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt.

Рис. 23. Ельник лишайниковый – редкий и уникальный тип северных лесов.

Доминанты афиллофороидных грибов на ели: *Climacocystis borealis* (Fr.) Kotl. et Pouzar, *Fomitopsis pinicola* (Sw.: Fr.) Karst., *Gloeophyllum sepiarium* (Wulfen: Fr.) Karst., *Trichaptum abietinum* (Dicks.: Fr.) Ryvarden. Встречаются на ели *Fomitopsis rosea* (Alb. Et Schwein.:Fr.) Karst., *Trichaptum fusco-violaceum* (Ehrenb.:Fr.) Ryvarden, *Phellinus chrysoloma* (Fr.) Donk, отмечены *Onnia leporina* (Fr.) Jahn., *Amylocystis lapponica* (Romell) Singer.

Ельник лишайниковый (рис. 23) – *Piceetum cladinosum*

Ельники лишайниковые встречаются только в подзоне северной тайги, в Мурманской области распространение их незначительное (Цинзерлинг, 1932; Пушкина, 1960; Раменская, 1983). Ельник лишайниковый следует отнести к редким фитоценозам, имеющим узкий ареал, низкую встречаемость и небольшие размеры (Стойко, 1983; Седельников, 1996; Саксонов и др., 2004). Ельники лишайниковые или еловые лишайниковые редколесья располагаются небольшими участками у подножья гор, близ ручьев и речек в верхних частях речных долин, среди сплошных еловых массивов. В составе древостоя присутствуют береза (*Betula pubescens*), единично сосна (*Pinus sylvestris*), в подлеске встречается можжевельник (*Juniperus sibirica*). Полнота древостоя 0.2–0.3. Подлесок редкий и представлен разбросанными особями и мелкими куртинами кустарников. Подрост разновозрастный, в основном представлен елью, единично сосной. Доминанты травяно-кустарничкового яруса: *Vaccinium vitis-idaea*, *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng., *Vaccinium myrtillus*. Доминанты мохово-лишайникового покрова: лишайники *Cladonia stellaris* (Opiz) Pouzar et Vezda, *Cladonia rangiferina* (L.) Weber ex F. H. Wigg., *Cladonia mitis* Sandst., из мохообразных *Dicranum congestum* Brid., *реже Pleurozium schreberi, Polytrichum juniperinum* Hedw.

Основной состав афиллофороидных грибов на ели: *Fomitopsis pinicola, Gloeophyllum sepiarium, Phellinus chrysoloma, Trichaptum abietinum, Trichaptum fusco-violaceum.* Встречаются: *Gloeophyllum protractum* (Fr.) Imazeki, *Onnia leporina*, *F. rosea*, отмечен *Dichomitus squalens* (Karst.) Reid.

Ельник травяно-кустарничковый – *Piceetum herboso-fruticulosum*

Древесный ярус изрежен, значительна примесь березы. Древостой разновозрастный. Довольно ясно выделяются два полога. В первом присутствуют старые (200 лет) ели, второй полог сложен молодыми елями и березами. Полнота древостоя 0,4. Ели произрастают либо отдельными особями, либо куртинами из 2–3 старовозрастных деревьев и 3–4 молодых. Под пологом куртин напочвенный покров весьма разрежен (вплоть до полного отсутствия). Подлесок выражен слабо Присутствует подрост березы и единично – ели.

Травяно-кустарничковый ярус редкий. Постоянные компоненты напочвенного покрова *Avenella flexuosa*, кустарнички *Empetrum hermaphroditum* и *Linnaea borealis*. Из трав встречаются также *Listera cordata* (L.) R.Br. (редкий вид флоры Мурманской области), *Luzula pilosa, Trientalis europaea* L. и др. Отмечен полукустарничек *Chamaepericlymenum suecicum* (L.) Aschers. et Graebn. Весьма обильны мхи *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*. Помимо доминантов константными являются печеночники (*Barbilophzia lycopodioides, Ptilidium ciliare*) и *Dicranum congestum*. Участие лишайников более-менее значительно лишь в местах распада упавших стволов (главным образом трубчатые и воронковидные виды рода *Cladonia*). Под пологом леса довольно много валежа различной степени разложения, встречаются валуны. На валеже и камнях формируется своеобразный комплекс мохообразных, в котором видное место занимают *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwaegr., *Dicranum majus* Sm., *Pohlia filum* (Schimp.) Mart., *Rhizo-mnium pseudopunctatum* (Bruch et Schimp.) T.Kop.

Доминанты афиллофороидных грибов на ели: *Climacocystis borealis, Fomitopsis pinicola, Fomitopsis rosea, Gloeophyllum sepiarium, Trichaptum abietinum, Trichaptum fusco-violaceum, Phellinus chrysoloma.* Встречаются: *Amylocystis lapponica, Onnia leporina,* отмечены *Coniophora olivaceae* (Pers.:Fr.) P. Karst., *Phellinus nigrolimitatus* (Lomell) Bourdot et Galzin. и др.

Ельник кисличный – *Piceetum oxalidosum*

Описан на на юге полуострова Турий. Высокопроизводительный разновозрастный древостой, чистый, с единичной березой. Полнота 0,5. Занимает пониженные места, нижнюю часть склона, вдоль предгорных ручьев и рек. Специфической чертой описанного нами участка является наличие в составе древостоя крупных деревьев *Sorbus gorodkovii*, образующих совместного с березой второй полог. Подлесок достаточно хорошо выражен и довольно разнообразен по составу. Присутствует разновозрастный подрост ели и березы. Облик напочвенного яруса создают папоротники и *Oxalis acetosella* L. Покров неравномерен: местами по сплошному моховому ковру разбросаны единичные особи трав или компактные куртинки *Oxalis acetosella*. Доминанты травяно-кустарничкового яруса: *Oxalis acetosella*, *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm., *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H.P. Fuchs, *Vaccinium vitis-idaea,* мохово-лишайникового покрова: *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*.

Основные виды афиллофороидных грибов: *Amylocystis lapponica*, *Antrodia serialis* (Fr.) Donk, *Fomitopsis pinicola*, *Fomitopsis rosea Trichaptum abietinum, Trichaptum fusco-violaceum*, *Phellinus chrysoloma* – на ели. Встречаются: *Onnia leporina*, *Phlebia centrifuga* P. Karst, *Coniophora olivaceae, Laurilia sulcata* (Burt) Pouzar, *Stereum sanquinolentum* (Alb. et Schwein:Fr.) Fr., отмечены *Hyphodontia subalutaceae* (P. Karst.) J. Erikss., *Amylostereum chailletii* (Pers. ex Fr.) Boid.

Ельник травяный – *Piceetum herbosum*

Встречается в пониженных местах вдоль рек и ручьев, в условиях обильного проточного увлажнения. Хорошо выражен микрорельеф: крупные кочки (5–70 см высотой) и небольшие плоские бугры размером около 10 кв.м чередуются с довольно глубокими понижениями, иногда заполненными водой. В древесном ярусе значительна примесь березы. Полнота древостоя 0,5. Подрост ели разновозрастный, несколько угнетенный. В подлеске встречаются *Sorbus gorodkovii*, *Alnus kolaënsis*, *Salix phylicifolia, Ribes glabellum* (Trautv. et C.A.Mey.) Hedl. Под пологом леса обилен валеж различных стадий разложения, имеются очень старые заросшие пни. Обследованный нами еловый массив рассматриваемого типа отличается значительным видовым богатством подчиненных ярусов. Обильное увлажнение проявляется в наличии гигрофитов. Чрезвычайно разнообразен состав мохообразных. Доминанты травяно-кустарничкового яруса: *Vaccinium vitis-idaea* L., *Vaccinium myrtillus* L., *Avenella flexuosa* (L.) Drej., *Carex vaginata* Tausch, *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop., *Lycopodium annotinum* L., *Orthilia secunda* (L.) House, *Solidago virgaurea* L. Заметную роль играет *Maianthemum bifolium* (L.) F.W.Schmidt, хотя он и не достигает большого обилия. Присутствуют в сообществе виды лесного высокотравья: *Angelica sylvestris* L., *Calamagrostis phragmitoides* C.Hartm., *Cirsium heterophyllum* (L.) Hill, *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim, *Trollius europaeus* L. Доминанты мохово-лишайникового покрова: *Hylocomium splendens, Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb., *Polytrichum commune, Pleurozium schreberi*. В сырых понижениях довольно много *Sphagnum* sp. sp. Лишайники представлены видами рода *Cladonia*, поселяющимися на разлагающихся упавших и зарастающих стволах.

Доминанты афиллофороидных грибов на еловой древесине: *Climacocystis borealis*, *Fomitopsis pinicola, Fomitopsis rosea, Trichaptum abietinum, Trichaptum fusco-violaceum*, *Phellinus chrysoloma, Stereum sanquinolentum, Coniophora olivaceae.* Встречаются *Amylocystis lapponica, Heterobazidion parviporum (*Niemelä et Korhonen), *Laurilia sulcata*, отмечен *Phellinus nigrolimitatus*, *Phlebia tremellosa* (Schrad.:Fr.) Nakasone et Burds.

Кроме вышеперечисленных ельников в регионе встречаются у подножия горных тундр ельники высокотравно-папоротниковые, в южной части – ельники хвощово-сфагновые.

В настоящее время в Мурманской области известно около 250 видов (включая опубликованные данные, гербарные материалы и собственные сборы) афиллофороидных грибов из 47 семейств и 127 родов. Наиболее многочисленны семейства: *Chaetoporellacea, Phellinaceae, Fomitosidaceae, Coriolaceae, Schizophyllaceae, Phaeolacea, Thelephoraceae, Peniophoraceae, Bankeraceae*. Наибольшим количеством видов отличается микобиота еловых лесов. По классификации финских микологов (Kotiranta & Niemelä, 1996) нами выявлен 22 вида трутовых грибов индикаторов старовозрастных еловых лесов: *Amylocystis lapponica* (Romell) Singer, *Antrodiella citrinella* Niemelä et Ryvarden *Asterodon ferruginosus* Pat., *Crustoderma dryinum* (Berk. & M.A. Curtis) Parmasto, *Diplomitoporus crustulinus* (Bres.) Domacski, *Diplomitoporus lenis* (P. Karst) Gilb et Ryvarden, *Fomitopsis rosea* (Alb. et Schwein.:Fr.) P. Karst., *Junghuhnia collabens* (Fr.) Vesterholt, *Laurilia sulcata* (Burt) Pouzar, *Leptoporus mollis* (Pers.:Fr.) Quel., *Onnia leporina* (Fr.) H. Jahn, *Perenniporia subasida* (Peck) Donk, *Phaeolus schweinitzii* (Fr.) Pat., *Porodaedalea chrysoloma* (Fr.) Donk., *Phellinidium ferrugineofuscum* (P. Karst.) Fiasson et Niemela, *Phellinus nigrolimitatus* (Romell) Bourdot et Galzin, *Phellinus lundellii* Niemelä, *Phlebia centrifuga* P.Karst, *Postia placenta* (Fr.) M. J. Larsen et Lombard, *Pycnoporellus fulgens* (Fr.) Donk, *Skeletocutis odora* (Sacc.) Ginns, *Skeletocutis stellae* (Pilat) Jean Keller.

Список обнаруженных видов афиллофороидных грибов на разных стадиях послепожарных сукцессий приведен в таблице 3.

Таблица 3. Разнообразие афиллофороидных грибов на разных стадиях послепожарных сукцессий.

Вид	**Давность пожара, лет**			
	5–6	**15**	**30–40**	**80–100**
	2	**3**	**4**	**5**
Aleurodiscus lividocaeruleus (P. Karst.) Lemke		+		
Amylocystis lapponica (Romell) Singer	+	+	+	+
Antrodia serialis (Fr.) Donk	+	+		+
Antrodia sinuosa (Fr.) P. Karst.	+	+		+
Antrodia xantha (Fr.: Fr.) Ryvarden	+	+		
Antrodiella pallasii Renvall, Johannesson & Stenlid		+		
Asterodon ferruginosus Pat.		+		
Botryobasidium subcoronatum (Hohn. & Litsch.) Donk				+
Ceraceomyces borealis (Romell) J. Erikss. & Ryvarden		+		
Ceriporiopsis subvermispora (Pilat) Gilb. & Ryvarden		+		
Cerrena unicolor (Bull.: Fr.) Murrill		+		+
Climacocystis borealis (Fr.) Kotl. et Pouzar	+			
Coltricia perennis (L.: Fr.) Murrill		+		
Coniophora olivaceae (Pers.:Fr.) P. Karst				+
Coniophora puteana (Schum.: Fr.) P. Karst		+		
Crustoderma dryinum (berk. & M.A. Curtis) Parmasto	+			

Вид грибов	Давность пожара, лет			
	5–6	15	30–40	80–100
	2	3	4	5
Dichostereum boreale Pouzar				+
Diplomitoporus crustulinus (Bres.) Domanski		+		
Diplomitoporus lindbladii (Berk.)Gilb. & Ryvarden		+		
Fomes fomentarius (L. : Fr.) Fr.	+	+		+
Fomitopsis pinicola (Sw.: Fr.) P. Karst.	+	+	+	+
Fomitopsis rosea (Alb. Et Schwein.:Fr)Karst	+	+		+
Fuscoporia viticola (Schwein.: Fr.) Murrill			+	+
Gloeophyllum protractum (Fr.) Imazeki	+	+		
Gloeophyllum sepiarium (Wulfen: Fr.) P. Karst.	+	+	+	+
Gloeoporus taxicola (Pers.: Fr.) Gilb. Et Ryvarden		+		
Gloeporus dichrous (Fr.:Fr.) Bres.		+		
Gloithele citrina (Pers.) Ginns & Freeman			+	
Hapalopilus rutilans (Pers.:Fr.) P. Karst.	+	+		
Hyphoderma praetermissum (P. Karst) J. Erikss. & Å. Strid		+		
Hyphodontia alutacea (Fr.) J. Erikss			+	
Hyphodontia alutaria (Burt) J. Erikss				+
Hyphodontia aspera (Fr.) J. Erikss				+
Hyphodontia breviseta (P. Karst) J. Erikss				+
Hyphodontia pallidula (Bres.) J. Erikss				+
Hyphodontia paradoxa (Schrad.: Fr.) E. Langer & Vesterholt		+		
Hypochnicium bombycinum (Sommerf.:Fr.) J. Erikss.		+		
Inonotus obliquus (Pers.: Fr.) Pilát		+		+
Steccherinum collabens (Fr.) Vesterholt		+		
Serpula himantioides (Fr.:Fr.) Schroet	+			
Laurilia sulcata (Burt)Pouzar			+	+
Leptoporus mollis (Pers.:Fr.) Piát		+		
Oxyporus corticola (Fr.) Ryvarden		+		
Peniophora pithya (Pers.) J. Erikss.		+		
Peniophora septentrionalis Laurila	+			
Phanerochaete laevis (Pers.: Fr.) J. Erikss. & Ryvarden		+		
Phanerochaete sanguinea (Fr.) Pouzar		+		
Phanerochaete sordida (P. Karst.) J. Erikss. & Ryvarden		+		
Phellinidium ferrugineofuscum (P. Karst.) Fiasson & Niemelä		+		
Phellinus igniarius (L.: Fr..) Quel	+	+		+
Phellinus laevigatus (P. Karst.) Bourdot&Galzin	+	+		
Phellinus lundellii Niemela		+		
Phellinus nigrolimitatus (Zomell) Bourdot et Galzin	+		+	
Phlebia radiata Fr.		+		
Phlebia tremellosa (Schrad.:Fr.) Nakasone&Burds.		+		

Вид грибов	Давность пожара, лет			
	5–6	15	30–40	80–100
	2	3	4	5
Phlebiella sulphurea (Pers.:Fr.) Ginns & Lefebvre			+	
Phlebiopsis gigantea (Fr.: Fr.) Jülich		+		
Piloderma fallax (Liberta) Stalpers			+	
Piptoporus betulinus (Bull.:Fr.) P. Karst.	+	+		
Porodaedalea chrysoloma (Fr.) Fiasson & Niemelä		+		
Postia placenta (Fr.) M. J. Larsen & Lombard	+	+		
Postia stiptica (Pers.: Fr.) Jülich		+		
Postia tephroleuca (Fr.) Jülich		+		
Pycnoporus cinnabarinus (Jacg.: Fr.) P. Karst.	+	+		
Scytinostroma sp.		+		
Skeletocutis chrysella Niemelä		+		
Stereum hirsutum (Willd.: Fr.)Gray	+	+		
Tomentella sp.		+		+
Tomentella radiosa (P. Karst.) Rick	+			
Trametes ochracea (Pers.) Gilb. et Ryvarden		+		
Trechispora forinacea (Pers.:Fr.)Liberta			+	
Trechispora mollusca (Pers.:Fr.) Liberta		+		
Trichaptum abietinum (Dicks.: Fr.) Ryvarden	+	+		+
Trichaptum biforme (Fr. in Klotzsch)	+	+		
Trichaptum fusco-violaceum (Ehrenb.: Fr.) Ryvarden	+	+	+	+
Trichaptum laricinum (P. Karst.) Ryvarden		+		
Tubulicrinis calothrix (Pat.) Donk			+	+
Tubulicrinis gracillimus (D.P. Rogers&H.S. Jacks.) G. Cunn.		+		
Tyromyces kmetii (Bres.) Bondartsev&Singer		+		
Veluticeps abietina (Pers.: Fr.) Hjortstam & Telleria	+	+	+	+
Всего	**26**	**59**	**14**	**24**

Для исследуемых послепожарных сукцессий можно выделить 5 повсеместно встречающихся видов афиллофороидных грибов: *Fomitopsis pinicola*, *Gloeophyllum sepiarium*, *Trichaptum fusco-violaceum*, *Veluticeps abietina, Amylocystis lapponica*. В основном эти виды являются ксерофильными, то есть приспособленными к низкому количеству влаги, что во многом характерно для послепожарных условий. Наиболее часто встречающимися видами на гари 5–6 лет отмечены: *Antrodia xantha, Amylocystis lapponica, Trichaptum fusco-violaceum, Gloeophyllum sepiarium, Piptoporus betulinus.* После 15-летнего пожара на гари часто были находки: *Trichaptum fusco-violaceum, Gloeophyllum sepiarium, Antrodia xantha.* Для территории, пройденной пожаром 30–40 лет назад, было зарегистрировано низкое видовое разнообразие, сопровождаемое единичными находками, к часто фиксируемым видам можно отнести *Veluticeps abietina.* Для территории с давностью пожаров 80–100 лет наиболее часто зарегистрированы виды: *Fomitopsis pinicola, Gloeophyllum sepiarium, Trichaptum abietinum, Fomes fomentarius.*

Кроме оценки общего числа видов, встречающихся на послепожарных территориях, выявлены следующие индикаторные видов еловых лесов в послепожарных растительных сообществах: *Amylocystis lapponica*, *Asterodon ferruginosus*, *Diplomitoporus crustulinus*, *Fomitopsis rosea*, *Junghuhnia collabens*, *Leptoporus mollis*, *Phellinus ferrugineofuscus*, *Phellinus lundellii*, *Porodaedalea chrysoloma*, *Postia placenta*, *Fuscoporia viticola*, *Laurilia sulcata*, *Phellinus nigrolimitatus*. Территория елового леса, пройденного пожаром 15 лет назад, отличается высоким видовым разнообразием и индикаторными видами. Это можно объяснить тем, что в первое время после пожара создаются большие объемы субстрата, что ведет к увеличению числа видов. На первых стадиях восстановления древостоя доминирует береза, а в подросте появляется ель.

Число видов афиллофороидных грибов на гарях более позднего периода снижается в связи с сокращением доступного субстрата. В последствии древесные остатки постепенно полностью разрушаются, покрываются мхами, лишайниками и переходят в гумус. К периоду 80–100 лет после пожара на территории может наблюдаться естественный вывал деревьев, что ведет к поступлению нового субстрата для дереворазрушающих грибов, что в свою очередь способствует увеличению разнообразия грибов.

5.4 Заключение

Леса Мурманской области находятся на северном пределе распространения и являются наиболее северными в европейской России лесами, что определяет их особое средообразующее и средозащитное значение. Леса функционируют в условиях множественного стресса, представляющего собой комбинацию изменений климата, природных возмущений и антропогенных воздействий. Для устойчивого ведения лесного хозяйства необходима организация мониторинга, позволяющего получать постоянную достоверную информацию о текущем состоянии лесов. Полученные данные служат подтверждением сложившегося ранее представления о видовом разнообразии северотаежных еловых лесов. Выявленные характеристики конкретных фитоценозов, могут быть базовыми при разработке методологии мониторинга биоразнообразия на границах ареала лесной растительности.

Ельник лишайниковый следует отнести к редким фитоценозам, имеющим узкий ареал и низкую встречаемость. Основным мотивом охраны является ограниченная встречаемость лишайниковых ельников. Кроме того, леса данного типа имеют огромную научную значимость как уникальные коренные ценозы, находящиеся на границе ареала лесной растительности. Наличие предгорных вариантов ельников лишайниковых на территории Лапландского государственного биосферного заповедника обеспечивает их современную охрану. Однако на востоке региона леса изучены явно недостаточно. Необходимо постоянное наблюдение за состоянием сообществ и сукцессионными изменениями.

Дереворазрушающие грибы, обычно рассматриваемые как вредные, болезнетворные организмы, являются одним из важнейших компонентов лесных экосистем, сохранение естественной динамики этих экосистем, их структурной организации и всего биологического разнообразия требует безусловного сохранения дереворазрушающих грибов.

6 Разнообразие мохообразных и лишайников в лесной зоне Мурманской области

Надежда А. Константинова, Ольга А. Белкина, Алексей В. Мелехин
Полярно-альпийский ботанический сад-институт КНЦ РАН, Кировск, Мурманская областЬ

6.1 Введение

Большая часть Мурманской области расположена в лесной зоне. Основной задачей Полярно-альпийский ботанического сада-института (ПАБСИ) при выполнении проекта была оценка видового разнообразия растений и лишайников, их роли в растительном покрове лесов.

6.2 Материалы и методы

В основу работы положен анализ крупнейшего в России гербария мохообразных и лишайников, хранящийся в ПАБСИ (KPABG). Гербарий насчитывает около 20 000 образцов мохообразных и 25 000 лишайников из Мурманской области, в том числе около четверти всех образцов собраны в лесах. На основе этого гербария были составлены и проанализированы списки видов для различных типов местообитаний, представленных в лесах.

Несмотря на длительное изучение территории, многие районы области остаются не исследованными и ежегодно в области выявляются новые виды как для области, так и для России. В особенности это касается наименее изученных лишайников. В ходе выполнения проекта нами обследовано несколько территорий в трудно доступных районах Мурманской области (рис. 24): низовья реки Кацким (Верхнетуломское водохранилище, зарезервированная территория под природный парк «Лапландский лес»), долина реки Цага, в среднем ее течении у подножья и на западных склонах горы Каменик (Панские тундры), Ура-губа и Лапландский заповедник. Собрано и идентифицировано около 1000 образцов, составлены списки мохообразных и лишайников обследованных территорий, выявлены как новые для области виды,

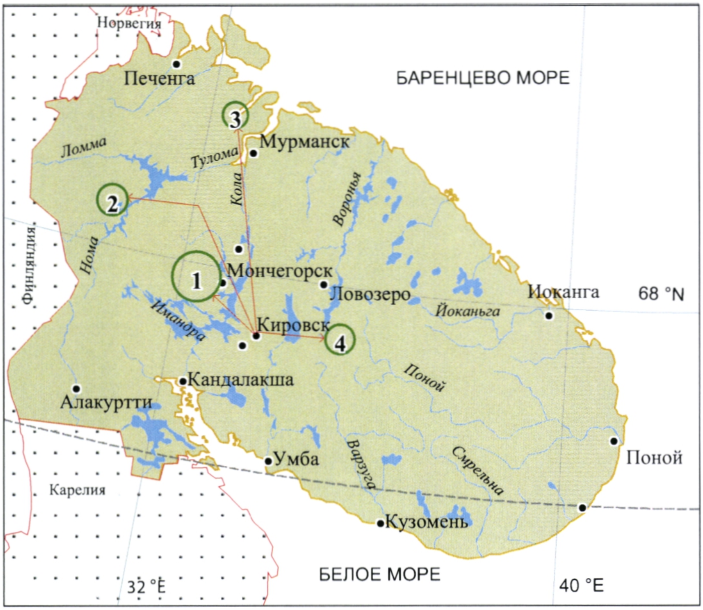


Рис. 24. Изученные в ходе проекта регионы Мурманской области. 1) Лапландский государственный заповедник: 16 июня–2 июля; 30 июля–17 августа (2007). 2) Низовья реки Кацким: 22–30 сентября (2006). 3) Ура-губа, Ара-губа (окрестности поселка Видяево): 20–24 июня (2007). 4) Долина реки Цага: 26–28 июня, 5–12 сентября (2007).

так и новые точки нахождения редких и исчезающих видов, внесенных в Красные книги Мурманской области, России и Европы.

6.3 Результаты

Всего в лесной зоне Мурманской области выявлено 137 видов печеночников, 327 видов листостебельных мхов и 480 видов лишайников, что составляет соответственно 69.2%, 70.2%, 46.6% флоры каждой группы в области (рис. 25). Ниже охарактеризовано распределение этих видов экологическим группам, связанным с субстратом.

Эпифиты

Большинство эпифитов Мурманской области – это лишайники, местами образующие сплошной или почти сплошной покров на стволах деревьев вплоть до верхушки. Подавляющее большинство эпифитных

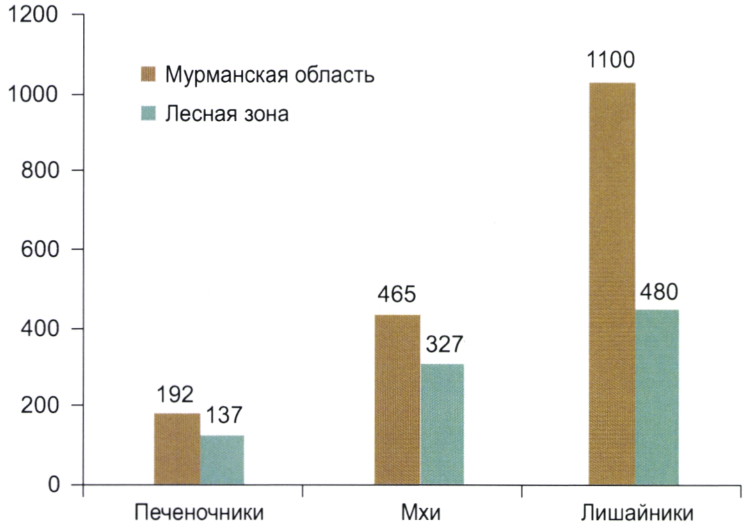


Рис. 25. Сравнение разнообразия мохообразных и лишайников известных для лесов Мурманской области и области в целом.

лишайников – это накипные формы. Встречаются они практически на всех породах деревьев и кустарников, однако наибольшее число специфических видов-эпифитов встречается на ивах и осинах. Именно к этим породам приурочены многие, занесенные в Красную книгу области виды (*Collema nigrescens, Melanelia exasperatula, Phaeophyscia ciliata* и др.), включая большинство находок внесенной в Российскую Красную книгу России, лобарии лёгочной (*Lobaria pulmonaria*, рис. 28). Из кустистых повисающих видов лишайников только некоторые довольно обычны и обильны, особенно в старовозрастных лесах. Это *Alectoria sarmentosa, Bryoria simplicior, B. nadvornikiana, B. fuscescens* (рис. 27). Однако большинство видов из родов *Bryoria, Evernia, Ramalina, Usnea,* обычных и многовидовых в бореальных лесах, в Мурманской области редки.

Суровыми условиями Мурманской области объясняется очень небольшое число эпифитных мохообразных. Они встречаются обычно лишь в основании стволов и редко поднимающихся выше 1 м. Только два вида мхов из рода ортотрихум (*Orthotrichum anomalum* и *O. speciosum*), произрастающие исключительно на старых осинах, могут встречаться на высоте 5–10 м.

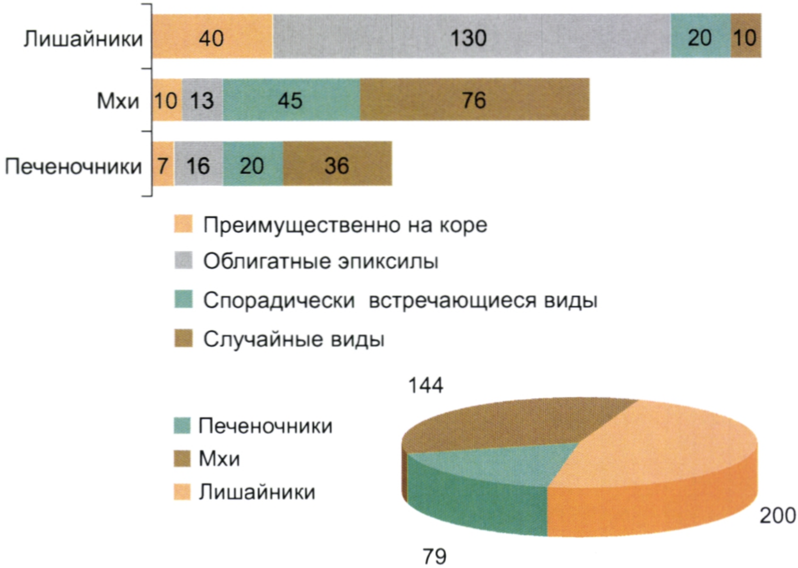


Рис. 26. Разнообразие мохообразных и лишайников, встречающихся на гниющей древесине

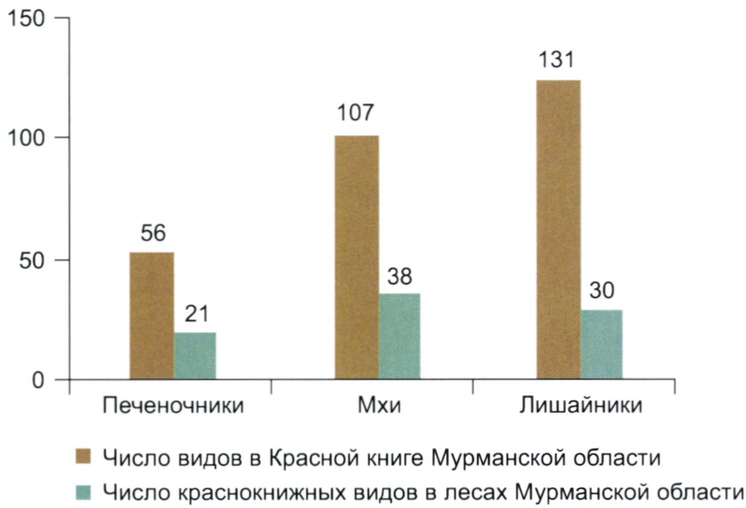


Рис. 27. Разнообразие краснокнижных видов мохообразных и лишайников в лесах Мурманской области

Рис. 28. Одно из наиболее северных местонахождений Lobaria pulmonaria (L.) Hoffm. выявлено на старой иве (около 30 см диаметром) в еловом лесу на западном склоне горы Застейд-2 (Сальные тундры, Лапландский государственный заповедник).

Рис. 29. Usnea lapponica Vain. – редкий в Мурманской области лишайник, находящийся здесь на северном пределе распространения.

Наибольшее число выявленных в ходе выполнения проекта новых местонахождений видов лишайников, включенных в красные книги, – это местонахождения эпифитов.

Виды, встречающиеся на основаниях стволов деревьев и выступающих корнях деревьев

В таких местообитаниях найдено 39 видов печеночников, 53 вида листостебельных мхов и 180 видов лишайников. Это наименее своеобразная группа, включающая в основном эпигейные (напочвенные) или эпиксильные виды, а также виды с широкой экологической амплитудой.

Эпиксилы (виды гниющей древесины)

Наиболее характерными лесными местообитаниями наряду со стволами и комлями деревьев является гниющая древесина: поваленные стволы деревьев, обрубки древесины, крупные сучья, пни, которые оказываются подходящим местом произрастания 79 видов печеночников, 144 видов листостебельных мхов и около 200 видов лишайников. Все виды, встречающиеся на гниющей древесине, могут быть подразделены в самых общих чертах на 4 группы: облигатные эпик-

Рис. 30. Гниющая древесина в сырых и заболоченных еловых лесах – местообитание многих краснокнижных видов печеночников: Crossocalyx hellerianus (Nees ex Lindenb.) Meyl. Riccardia palmata (Hedw.) Carruth., Tritomaria exsectiformis (Breidl.) Schiffn. ex Loeske.

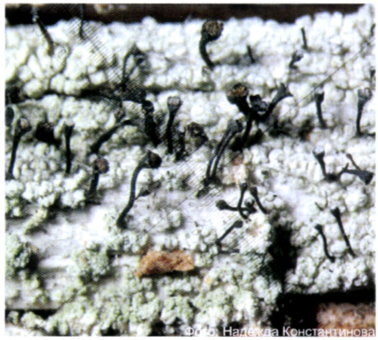


Рис. 31. Chaenotheca trichialis (Ach.) Th. Fr. – обычный в Мурманской области эпиксильный лишайник.

силы; виды, наиболее характерные и часто встречающиеся на гниющей древесине; виды, спорадически встречающиеся на гниющей древесине; виды, обнаруженные на гниющей древесине лишь однажды (рис. 26). Облигатные эпиксилы составляют только 7 и 5% от общего числа видов, найденных на гниющей древесине у листостебельных мхов и печеночников соответственно, наибольшая доля этой группы у лишайников – 20%. Характерные виды гниющей древесины представлены бóльшим числом видов, особенно у лишайников. Однако, значительная часть выявленных на гниющей древесине видов – это спорадически встречающиеся или случайные виды (рис. 26).

Практически все облигатные эпиксильные печеночники внесены в Красную книгу Мурманской области. В области они находятся на северном пределе распространения. Некоторые из них спорадически встречаются на юге региона, но всегда очень редки на севере, ближе к границе леса.

Виды напочвенного покрова

На почве в лесных сообществах выявлено наибольшее число видов как листостебельных мхов, так и печеночников, для лишайников пока еще обработка данных не завершена. В основном в напочвенном покрове

Рис. 32. Sclerophora coniophaea (Norman) J. Mattsson & Middelb – редкий в Мурманской области эпиксильный лишайник.

представлены виды с широкой экологической амплитудой, специфических лесных видов очень немного.

Видовое разнообразие мохообразных в разных типах леса варьирует в очень больших пределах. Самым высоким видовым разнообразием мохообразных характеризуются горные приручьевые разнотравные ельники и заболоченные еловые и еловые или сосновые леса. Резко увеличивается разнообразие мохообразных в лесах, где имеются естественные нарушения напочвенного покрова: тропы животных, ветровальные ямы, норки грызунов и т.д.

Виды, встречающиеся по берегам и в руслах лесных ручьев и рек

Берега и русла небольших ручейков и речек, протекающих в лесу, являются прибежищем большого числа видов как мохообразных, так и лишайников (рис. 33), в том числе внесенных в Красные книги. Водный баланс таких водотоков в значительной степени зависит от сохранности лесных массивов по берегам.

Одна из особенностей лесов Мурманской области – наличие в лесах валунов и выходов горных пород

В таких местообитаниях, на затененных лесом скалах и валунах встречаются очень своеобразный набор видов, в том числе и редких в области.

Рис. 33. Каменистые и илистые берега лесных ручьев и речек – характерные местообитания многих видов мохообразных и лишайников, в том числе редких в области.

Редкие и исчезающие мохообразные и лишайники в лесах Мурманской области

В лесах Мурманской области произрастают 30 редких и исчезающих видов лишайников, 38 видов листостебельных мхов и 21 вид печеночников, внесенных в Красную книгу Мурманской области, что составляет 23%, 37.4%, 37.5% соответственно от общего числа видов каждой группы, внесенных Красную книгу Мурманской области (рис 29).

В ходе выполнения проекта были выявлены новые местонахождения в области 13 видов печеночников и 15 видов лишайников из числа внесенных в Красную книгу Мурманской области. Ряд из них редкие и очень редкие в области виды. Некоторые из этих видов обнаружены на заповедных территориях. В частности в Лапландском заповеднике найдены новые местонахождения 5 видов печеночников (*Crossocalyx hellerianus*, *Lophozia ascendens, Riccardia palmata*, *Radula complanata*, *Scapania apiculata*) и 4 вида лишайников, имеющих категорию 3, а также 3 вида, имеющих категорию 2.

Новые для Мурманской области виды, выявленные при выполнении проекта

В результате работы по проекту в лесах Мурманской области обнаружено 2 редких в России вида лишайников, ранее для области не указывавшиеся (*Absconditella sphagnorum* и *Psilolechia clavulifera*).

Новые местонахождения видов, известных в области из одной-двух точек

Выявлены новые местонахождения видов, известных ранее в области из одной-двух точек. Это 6 видов накипных лишайников: (*Buellia triphragmioides*, *Calicium glaucellum*, *Chaenotheca gracillima*, *Chaenotheca brachypoda*, *Collema occultatum, Sclerophora coniophaea,* рис 32) и печеночник *Calypogeia suecica*, найденные в Лапландском заповеднике.

6.4 Практические рекомендации

Поскольку на гниющей древесине в лесах встречается большое число редких и исчезающих в области видов не рекомендуется убирать валеж из лесов. В особенности это касается сырых старовозрастных еловых разнотравно-кустарничково-моховых и разнотравных лесов.

Очень своеобразна эпифитная флора осинников, представляющих большую природоохранную ценность, поэтому для сохранения биоразнообразия в лесах важно сохранение старовозрастных осинников и ельников с примесью осины.

В ходе выполнения проекта выявлены участки с высокой концентрацией редких и исчезающих видов. Подготовлено обоснование для создания памятника природы в долине реки Цага с целью сохранения обнаруженных там небольших участков старовозрастных лесов. Предлагается включить в план мероприятий по созданию сети особо охраняемых природных территорий Мурманской области памятник природы «Цага».

Подготовлено обоснование предложений о внесении некоторых видов в Красную книгу Мурманской области.

7 Послепожарная динамика лесной растительности Лапландского заповедника и её картографирование

Василий Ю. Нешатаев[1], Алексей А.Добрыш[2], Михаил В. Нешатаев[1], Антон О.Пестеров[1]
[1] Санкт-Петербургская государственная лесотехническая академия им. С.М.Кирова
[2] Ботанический институт им. В.Л.Комарова РАН

7.1 Введение

Еще в XIX веке выдающийся русский географ академик А.Ф.Миддендоф отметил, что «лесные пожары принадлежат к числу важнейших двигателей природы, посредством которых лесам сообщается известного рода разнообразие» (цит. по Гордягин,1900). В Лапландском заповеднике (ЛЗ) с 1936 г проводятся исследования послепожарной динамики растительности, начатые Н.М. Пушкиной (1960). В 1987 г. было проведено геоботаническое обследование и карторграфирование растительности ЛЗ, заложен типологический профиль с постоянными пробными площадями (ПП). Характеристика основных лесных растительных ассоциаций ЛЗ приведена в ряде работ (Пушкина, 1960; Нешатаев, Нешатаева, 1999а; Нешатаев, Нешатаева, 1999б)

Цель исследования – уточнение параметров послепожарной динамики лесной растительности и показ её на геоботанической карте.

Задачи исследования:

- повторное описание растительности и почв на ПП;
- анализ динамики растительности и почв на постоянных ПП;
- проверка гипотезы А.Я. Гордягина (1900) о роли пожаров во взаимоотношениях лишайников и зеленых мхов, сосны и ели;
- актуализация геоботанической карты ЛЗ с использованием результатов анализа динамики растительности на ПП.

7.2 Материал и методика

Район исследований

Исследования проведены в Пиренгском и Чунозерском лесничествах ЛЗ, в лесном поясе, расположенном на высотах от 130 до 400 м над уровнем моря. Район исследования представляет собой холмистую равнину, сложенную песчаными и супесчаными ледниковыми отложениями, часто с большим количеством камней и валунов. Широко распространены песчаные аллювиальные и флювиогляциальные отложения, встречаются выходы гранитов и гнейсов. По геоботаническому районированию территория относится к подзоне северной тайги Кольско-Печорской подпровинции североевропейской таежной ботанико-географической провинции.

Методика описания почв и растительности

В 1987 г. вдоль просеки, идущей от верхней границы леса на склоне гор Чуна-тундра на запад и проходящей на расстоянии 8,5 км к северу от устья р. Чуны, была заложена серия ПП с интервалом 200 м или чаще. На ПП размерами О.25 га (50 Х 50 м) определены сумма площадей сечений деревьев по элементам леса (полнотомером Биттерлиха), высота и диаметр деревьев по элементам леса (3–5 замеров на элемент леса), возраст деревьев (на кернах), мощность подстилки или торфа (A_0, Т), гумусового (A_1), гумусового оподзоленного (A_1A_2), подзолистого (A_2) горизонтов, гранулометрический состав, степень каменистости/завалуненности в 10 прикопках, мощность иллювиального горизонта (В), глубина и наличие признаков оглеения в разрезе, количество подроста по породам и группам высот на 10 круговых площадках по 10 м^2, флористический состав травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов и проективное покрытие каждого вида на 10 площадках размером 1 м^2.

Для каждой ПП было определено время существования растительности без воздействия пожаров, которое далее мы называем временем сукцессии. Время, которое прошло с момента последнего пожара, было определено путем подсчета годичных колец, перекрывающих огневые повреждения древесины или по архивным материалам заповедника. Для насаждений, которые появились после пожара, время, прошедшее после него, принимали равным возрасту наиболее старшего поколения деревьев без огневых повреждений. Время сукцессии для ельников, в которых отсутствовали следы огня, принимали равным 3000 – времени, прошедшему с момента проникновения ели на территорию (Мое, 1970).

В 2006, 2007 г. на 28 ПП сделаны повторные описания по той же методике, а для 55 ПП проведена глазомерная таксация древесного яруса и определены преобладающие виды живого напочвенного покрова.

На 34 пробных площадях в 3-х кратной повторности были отобраны объемные образцы подстилок 20x20 см для лабораторных анализов. Анализы выполнены Пушкинской станцией химизации сельского хозяйства (ныне ГУП «ЦАС Ленинградский»). Запасы азота и обменных оснований в подстилках на единицу площади определяли как произведение их концентрации на среднюю массу 1 см^3 горизонта и на его среднюю мощность.

Методика анализа данных

В качестве косвенной оценки уровня грунтовых вод (УГВ) при их глубине более 1,5 м использовали превышение пробной площади над базисом эрозии. Для оценки степени освещенности пробной анализировали влияние отклонения экспозиции склона от северной (NS) и крутизну склона в градусах (SL), а также произведение NS и SL. Для NS в расчетах использована следующая шкала соответствия румбов баллам: С – 0; СВ и СЗ – 1; З и В – 2; ЮЗ и ЮВ – 3; Ю – 4. Для участков с уклоном менее 4^{o} её принимали равной 2.

В качестве показателя степени нарушенности сообщества пожарами приняли соотношение суммы площадей сечений поколений деревьев, не испытавших воздействия пожара, к максимальному значению этого показателя, зарегистрированному в нашей выборке – 21.6 м^2/га. Показатель степени нарушенности принимает значения от 0 до 1. Для сообществ, не имевших следов пожара его приняли равным 0.

Исследование зависимостей между объясняющими и результирующими показателями вели методами корреляционного, дисперсионного и регрессионного анализов.

Доля площади, пройденной пожарами (PF), расчитана по карте растительности и карте пожаров ЛЗ (Neshatayev, 1991) по формуле:

PF=SF/(SS+SF),

где SF – площадь сообществ серии ассоциаций, пройденная пожарами с 1895 г. по 1987 г., SS – то же без следов пожаров, или со следами пожаров, датируемых до 1895 г.

Средний период оборота огня определен по формуле:

RF=(1987–1894)/PF

Ошибка показателей PF и RF определена, исходя из допустимой относительной погрешности картирования и определения площадей равной 10 %.

Методика картографирования растительности

Карта растительности ЛЗ масштаба 1:50000 была составлена лабораторией географии и картографии растительности Ботанического института им. В.Л.Комарова РАН в 1987 г. (Neshatayev, 1991). Руководила работами доктор биологических наук заведующая лабораторией Т.К.Юрковская. Лесная растительность была закартирована В.Ю.Нешатаевым и Б.Б.Коваленко, растительность тундрового пояса – С.С.Холодом, растительность болот – Т.К.Юрковской. При картировании лесной растительности применяли поле-камеральное дешифрирование аэрофотоснимков масштаба 1:40000. В качестве обучающих выборок использовали данные ПП, трёх ключевых участков площадью 20–30 км^2 каждый, результаты описаний растительности на маршрутах протяженностью около 150 км, материалы лесоустройства, выполненного в 1983 г. Северо-Западным лесоустроительным предприятием ВО «Леспроект» (СЗЛП), а также карту истории пожаров (за период с 1895 по 1983 гг.), составленную СЗЛП по материалам Н.М.Пушкиной. В ходе полевых исследований, проведенных в 1986–1987 гг. были уточнены границы распространения пожаров прошлых лет и собрано около 600 геоботанических описаний растительности лесного пояса заповедника. По этим материалам была разработана классификация растительности и построена система условных обозначений (легенда) к карте растительности. В основу легенды положен эколого-динамический принцип. Лесная растительность представлена в легенде как растительность двух поясов: таежно-лесного пояса и леса пояса березового криволесья. Самыми крупными подразделениями легенды лесной растительности и производной растительности на месте лесов в пределах таежно-лесного пояса являются типы местообитаний, выделенные по условиям увлажнения и гранулометрического состава почв:

A. Леса на нормально дренированных песках и супесях и производные сообщества на их месте;
B. Леса на маломощных примитивных почвах выходов скальных пород и производные сообщества на их месте;
C. Леса недостаточно дренированных местообитаний и производные сообщества на их месте;
D. Леса и редколесья на слабодренированных местообитаниях.

Далее в каждом типе местообитаний выделяли серии ассоциаций, объединяющие леса с преобладанием разных древесных пород, а также безлесные участки, сходные по составу и строению травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов. Дальнейшее подразделение вели по преобладающей древесной породе (или её отсутствию) и по группам видов, характеризующим стадии послепожарной динамики. Отдельно выделены сообщества, находящиеся в зоне интенсивного атмосферного загрязнения с отмершим или сильно поврежденным мохово-лишайниковым ярусом и древостоем. При построении схемы сукцессий после пожаров за основу взята схема Н.М.Пушкиной (1960). Низшие подразделения легенды для лесов соответствовали группе возраста древостоя. Выделено три группы: молодняки (до 40 лет хвойные и до 20 лет березняки), средневозрастные (до 100 лет хвойные и до 50 лет – березняки) и спелые насаждения (старше средневозрастных).

7.3 Результаты и обсуждение

Наши исследования подтверждают гипотезу А.Я.Гордягина о том, что на дренированных песках в условиях современного климата в таежной зоне Европы возможно существование темнохвойных лесов с зеленомошным покровом. Её подтверждение основано на следующих фактах.

На сильно дренированных песках на участках, где растительность и почвы развивались в течение 300 и более лет без воздействия пожаров, сплошных рубок и других нарушений, в таежной зоне представлены ассоциации еловых лесов с зеленомошным покровом. Под пологом еловых зеленомошных лесов на сильно дренированных песках преобладает подрост ели, что свидетельствует о возможности сохранения доминирующей роли ели неограниченно длительное время при условии соответствия климата её экологической амплитуде.

Сосняки лишайниковые, зеленомошно-лишайниковые и зеленомошные на сильно дренированных песках в области распространения ели имеют следы пожаров, рубок или представляют собой стадии первичной сукцессии на дюнах и нарушенных человеком местообитаниях. Таким образом, они не могут рассматриваться как климаксовые сообщества.

В светлохвойных лесах на дренированных песках ель может присутствовать в подросте и в древесном ярусе при наличии поблизости источника её семян. Количество подроста ели и доля её участия в составе древостоя увеличивается с увеличением давности пожара. Эти закономерности описываются по данным 1987 г. по 90 ПП следующими уравнениями:

$$GE=11.6/EXP(385/FR),\quad R^2=0.85,\quad SE=1.4,\quad F=514.3,\ P<0.001;$$
$$E=100/EXP(315/FR),\quad R^2=0.82,\quad SE=14,\quad F=404.3,\ P<0.001;$$
$$Ne= 3.6/EXP(385/FR),\quad R^2=0.87,\quad SE=0.4,\quad F=414.3,\ P<0.001,$$

где GE – сумма площадей сечений ели, м2/га, E – пропорция ели по сумме площадей сечений, %; Ne – количество подроста ели, тыс. шт./га; FR – время сукцессии, лет.

На нормально и сильно дренированных песках по характеру живого напочвенного покрова и динамическим особенностям ассоциации лесной и нелесной растительности отнесены к трем сериям ассоциаций, различающимся по соотношению мхов и лишайников при давности пожара более 20 лет. В серии *Cladinosa (CL)* доля лесных мхов (*Dicranum congestum, D. bergeri; D. scoparium, D. elongatum, Pleurozium schreberi, Polytrichum commune, Hylocomium splendens*) в общем проективном покрытии мохово-лишайникового яруса не превышает *33%,* в *Empetroso-Vacciniosa (EV)* она выше 67%, *Hylocomioso-Cladinosa (HC)* занимают промежуточное положение.

Связь серий растительных ассоциаций ЛЗ, приуроченных к дренированным пескам, с показателями древостоя, живого напочвенного покрова, рельефа, почв и пожарной истории показана в таблице 4. Закономерно возрастание количества ели и уменьшение количества сосны, как в подросте, так и в древесном ярусе, в ряду *CL-EV* (табл. 4, 5).

УГВ закономерно уменьшается в ряду *CL-EV* (табл. 1). Связь серий ассоциаций с высотой над уровнем моря, крутизной склона (SL), степенью отклонения экспозиции от северной (NS) и с произведением SL* NS оказалась недостоверной (табл. 4).

Связь серий ассоциаций с морфологическими почвенными показателями оказалась достоверной для мощности подстилки и недостоверной для мощности подзолистого горизонта (табл. 4). Мощность подстилки возрастает в ряду *CL-EV*. Концентрации и запасы азота в почве достоверно отличаются в почвах различных серий ассоциаций, возрастая в ряду *CL-EV* (табл. 4).

Рис. 34. Сосняк лишайниковый в Лапландском заповеднике на гари 1927 г.

Показатели пожарной истории фитоценозов также тесно связаны с сериями ассоциаций: время сукцессии возрастает в ряду *CL-EV*, а частота и интенсивность пожаров в этом ряду убывают (табл. 4).

Пропорция лишайников в мохово-лишайниковом покрове тесно связана с интенсивностью последнего пожара, временем сукцесии и УГВ:

$$LB = 185.8*D/\ln FR + 8.8*\ln EL,\ R^2 = 0.75,\ SE=32,\ F=132,\ P<0.001 \quad (1)$$

Установлена связь мощности подстилки, показателей богатства почв, абсолютной полноты ели, доли ели в составе со временем сукцессии:

$$A_0=0.630*\ln FR,\ R^2= 0.87,\ SE=1.3,\ F=583,\ P<0.001;$$
$$GE=11.6/EXP(385/FR),\ R^2=0.85,\ SE=1.4,\ F=514.3,\ P<0.001;$$
$$E=100/EXP(315/FR),\ R^2=0.82,\ SE=14\ F=404.3,\ P<0.001.$$

Таблица 4. Анализируемые показатели, их средние значения (M), ошибки средних (SE), статистика критерия Фишера (F) и вероятность принятия гипотезы о случайности связи серий ассоциаций с показателями (P) по данным 1987 г.

Показатель, его условное обозначение, единица измерения	**Серия ассоциаций**						**F**	P
	CI		HC		EV			
	M	SE	M	SE	M	SE		
Древостой								
G ели – GC, м2/га	0.1	0.1	1.8	0.8	3.4	0.6	13	0.00
G сосны – GE, м2/га	7.6	1.0	7.4	1.3	3.8	0.9	4	0.01
G березы – GB, м2/га	0.4	0.2	1.5	0.4	2.6	0.4	11	0.00
GE+GC+GB – G, м2/га	8.1	0.9	10.7	1.0	9.8	0.7	2	0.14
100*GE/G – E, %	1.4	0.8	19.2	7.6	33.6	5.7	14	0.00
Количество подроста								
Сосна – Nc, тыс. шт./га	6.0	1.3	5.1	1.7	0.8	0.3	8	0.00
Ель – Ne, тыс. шт./га	0.3	0.1	0.9	0.4	1.6	0.2	7	0.00
Береза – Nб, тыс. шт./га	4.0	1.5	5.2	2.3	5.0	0.8	0.2	0.81
Живой напочвенный покров								
Покрытие Lichenophyta – L, %	68.6	3.5	37.7	2.8	6.2	0.9	156	0.00
Покрытие Bryophyta – BR, %	7.7	1.2	33.0	2.3	65.9	3.5	144	0.00
100*L/(L+BR) – LB, %	89.2	1.7	53.1	1.8	9.0	1.3	755	0.00
Почва								
Мощность подстилки – A0, см	2.1	0.1	2.9	0.1	4.5	0.2	69.	0.00
Мощность подзола – A2, см	5.7	1.3	6.9	0.8	5.2	1.2	0.5	0.62
Рельеф								
Высота над ур. моря – AL, м	207	8	225	14	228	7	1.7	0.18
Уровень грунтовых вод – EL, м	38.1	7.4	28.1	7.0	16.1	3.5	3.8	0.03
Крутизна склона – SL, град.	2.9	1.1	4.6	2.1	2.6	0.7	0.6	0.54
Экспозиция – NS, баллы	2.0	0.1	1.9	0.1	2.0	0.2	0.0	0.96
SL*NS, град.*балл	5.8	1.1	8.7	2.1	5.2	0.7	0.0	0.96
Пожарная история								
Нарушенность – D, доля	0.82	0.03	0.66	0.07	0.46	0.07	125	0.00
Время сукцессии – FR, лет	78	7	404	210	1105	227	10	0.00
Количество пожаров – NF, шт.	2.0	0.0	1.2	0.1	0.7	0.1	80	0.00

Примечание: G – сумма площадей сечений, м2/га.

Таблица 5. Показатели древостоя и подроста сосняков на дренированных песках Лапландского заповедника с различными типами живого напочвенного покрова (по данным учетов на ППП).

Показатели	Варианты серий ассоциаций по преобладающим видам												
	CL: Cladinosum arbusculae			CL: Cladinosum stellaris				HC: Pleurozioso – Cladinosum stellaris				EV: Pleurozi-osum	
Квартал	94	94	95	96	96	96	95	96	95	94	93	93	93
Пикет	1050	95	1800	400	600	1000	200	800	96	400	200	1000	400
Год пожара	1927	1927	1927	187?	187?	187?	187?	187?	187?	179?	171?	171?	171?
Древостой													
Класс бонитета	5,3	4,9	4,8	5,0	4,7	5,4	5,2	4,5	5,2	5,2	5,4	6,0	5,3
Сумма G, $м^2$/га	12,9	4,3	6,3	7,9	11,9	12,0	15,1	12,0	18,5	5,0	6,4	5,7	8,7
Сосна I: A, лет	240	-	-	260	260	240	260	185	240	210	260	260	240
Сосна I: G, $м^2$/га	9,3	-	-	3,6	3,3	3,7	5,2	5,3	2,3	3,0	6,0	4,0	6,7
Сосна I: H, м	18,5	-	-	18,0	19,7	17,5	17,0	19,5	16,7	16,0	15,0	13,0	16,4
Сосна I: D, см	38,0	-	-	44,0	45,0	50,0	47,0	44,0	42,0	31,0	42,0	37,0	37,0
Сосна II: A, лет	80	75	75	130	105	180	70	160	160	55	160	60	160
Сосна II: G, $м^2$/га	3,3	4,3	6,3	3,5	8,3	8,3	9,8	5,3	16,0	1,0	0,3	0,3	0,3
Сосна II: H, м	9,0	10,9	11,3	14,9	14,5	15,2	11,6	14,5	15,4	7,0	14,0	7,0	15,0
Сосна II: D, см	17,0	20,0	20,0	26,0	25,0	27,0	15,0	23,0	21,0	8,0	18,0	9,0	18,0
Берёза: G, $м^2$/га	0,3	0,0	0,0	0,3	-	-	0,1	0,1	0,1	1,0	0,1	0,7	1,0
Берёза: H, м	-	-	-	5,0	-	-	9,0	16,0	13,0	6,0	6,0	5,0	5,0
Берёза: D, см	-	-	-	10,0	-	-	14,0	21,0	24,0	8,0	7,0	6,0	6,0
Ель: G, $м^2$/га	-	-	-	0,5	0,3	+	-	1,3	0,1	-	+	0,7	0,7
Ель: H, м	-	-	-	12,5	12,0	3,0	-	13,0	7,3	-	15,0	10,0	10,0
Ель: D, см	-	-	-	14,0	13,0	4,0	-	18,0	10,0	-	14,0	13,0	12,0
Подрост													
Сосна: N, тыс./га	8,4	5,9	9,4	5,9	2,4	5,0	5,8	5,5	4,2	0,3	5,0	2,4	3,5
Сосна: Pn,%	2,2	2,2	1,4	2,3	2,3	1,6	2,2	2,1	2.0	7,1	2,1	2,4	1,6
Сосна: H ср., м	0,4	0,4	0,2	0,4	0,6	0,3	0,4	0,3	0,4	0,8	0,5	0,7	0,5
Сосна: Ph,%	25	25	20	25	33	33	25	20	25	88	30	29	20
Ель: N, тыс./га	-	-	0,1	0,3	1,3	0,2	1,3	0,3	0,8	0,7	-	5,7	1,8
Ель: Pn,%	-	-	0,0	7	4	7	4	7	4	5	-	3	6
Ель: H, м	-	-	0,4	0,2	0,5	0,2	0,9	0,6	1,2	0,4	-	0,3	0,2
Ель: Ph,%	-	-	0	100	40	100	44	83	50	50	-	0	0
Берёза: N, тыс./га	4,6	0,3	0,2	1,0	0,1	-	1,4	-	0,1	1,1	0,1	1,1	1,0
Береза: Pn,%	4	10	7	3	0,0	-	3	-	0,0	4	3	5	5
Берёза: H, м	1,4	1,5	1,1	1,3	1,5	-	1,4	-	0,8	2,2	1,2	1,2	2,3
Береза: Ph,%	14	73	109	46	0,0	-	29	-	0	36	25	42	35
Осина: N, тыс./га	-	-	-	1,0	1,7	0,4	-	-	-	-	-	-	-
Осина: Pn,%	-	-	-	6	4	7	-	-	-	-	-	-	-
Осина: H, м	-	-	-	0,3	0,4	0,2	-	-	-	-	-	-	-
Осина: Ph,%	-	-	-	33	25	50	-	-	-	-	-	-	-

Примечание: Pn, Ph – относительные погрешности среднего количества деревьев и высоты.

В таблице 6 приведено сравнение результатов обследования ПП 1987 г. и 2006 г. ПП, характеризующие сосновые леса объединены в 3 группы по стадиям послепожарной восстановительной динамики.

На всех ПП наблюдалось снижение суммы площадей сечений сосны старшего поколения за счет его отпада, составившего по числу стволов 0,9–1% в год и незначительное увеличение среднего диаметра при недостоверном изменении средней высоты (табл. 6). Для младшего поколения сосны характерно увеличение средней высоты и суммы площадей сечений за счет увеличения среднего диаметра и незначительного отпада по числу стволов (0,1–0,6% в год). Отмечено незначительное колебание численности подроста разных пород, увеличение его средней высоты (табл. 6).

Общее количество подроста варьирует от 2 до 13 тыс. экз./га. В *CL* преобладает подрост сосны, в *EV*-ели. На некоторых ПП представлена также береза. Интересно также наличие подроста осины в *CL*, при полном отсутствии взрослых деревьев этого вида на расстоянии в несколько километров от ПП. С увеличением давности пожара количество подроста сосны и березы снижается, при этом увеличивается количество подроста ели и ее высота.

Полученные данные свидетельствуют также о возможном направлении послепожарной сукцессии от лишайниковых сосняков к зеленомошным ельникам.

На ПП, представленных в 1987 г. стадиями *Cladina arbuscula-rangiferina, C. stellaris,* к 2006, 2007 г. достоверно увеличилась мощность A_0, A_1A_2, покрытие *Cladina stellaris, Pleurozium schreberi,* уменьшились мощность A_2, покрытие трубчатых и бокальчатых кладоний (cf. *C cornuta, borealis),* а также *C. uncialis, Polytrichum piliferum.* Для стадии *Pleurozium-C. stellaris* отмечено увеличение роли *Pleurozium schreberi*.

Таблица 6. Средние значения и стандартные ошибки показателей почв и растительности в 1987 и 2006 гг. на тех же ППП, что и в табл. 10.

Показатели	Типы живого напочвенного покрова					
	Cladinosum arbusculae		Cladinosum stellaris		Pleurozioso – Cladinosum stellaris	
	Год наблюдений					
	1987	2006	1987	2006	1987	2006
Давность пожара, лет	60	80	110	130	130–190	150–210
Мощность почвенных горизонтов, см						
A_0	1,2±0,1	1,6±0,1	2,9±0,1	3±0,1	3,4±0,2	3,2±0,1
A_1A_2	0,4±0,1	1,4±0,1	1,9±0,1	2,3±0,1	1,9±0,2	2,3±0,2
A_2	5,8±0,4	4,4±0,3	4,8±0,3	4,3±0,3	7,7±0,5	6,8±0,4
Древесный ярус						
Сосна: A, лет	220±10	240±10	220±15	240±20	220±10	240±15
Сосна: H, м	16,5±1	16,8±1	16,2±1	18,9±1	15,5±1	16,6±1
Сосна: D, см	36,3±14	38±14,4	44,4±17	46,3±18	38,3±15	40±15,4
Сосна: G, м^2/га	3,5±1,4	3,1±1,2	4,7±0,6	4,1±0,5	4,0±0,5	3,5±0,5
Сосна: A, лет	55±5	75±5	105±10	125±10	80±5	110±10
Сосна: H, м	7,0±0,5	10,4±1	13,6±1	14,7±1	8,3±0,9	11,4±1
Сосна: D, см	16,1±3	19±3,4	22,6±4	25±4,5	14,3±3	18±3,3
Сосна: G, м^2/га	3,4±0,9	4,6±1,2	6,7±1,7	7,3±1,8	6,8±2,6	9±3,4
Берёза: A, лет	55±0	75±0	105±0	125±0	90±0	110±0
Берёза: H, м	6,0±0,3	7,0±0,3	14,0±2	16,0±2,2	7,0±0,6	9,4±0,7
Берёза: D, см	6,5±0,6	9,5±0,8	18,0±2,3	21,0±2,7	12,0±2,6	15,4±3
Берёза: G, м^2/га	0,1±0,1	0,2±0,1	0,1±0,1	0,1±0,1	0,8±0,2	0,4±0,1
Ель: A, лет	-	-	105±5	125±5	105±15	125±15
Ель: H, м	-	-	6,5±0,9	9,3±1,3	6±0,3	7,3±0,3
Ель: D, см	-	-	7,3±1,2	11,7±2	7,5±1,7	10±2,3
Ель: G, м2/га	-	-	0,2±0,1	0,6±0,1	0,1±0,1	0,1±0,1
Подрост						
Сосна: N, тыс./га	8,6±0,2	7,9±0,1	4,2±0,1	4,3±0,1	5,6±0,2	5,0±0,1
Сосна: H, м	0,1±0,1	0,3±0,1	0,3±0,1	0,4±0,1	0,2±0,1	0,4±0,1
Ель: N, тыс./га	-	0,1±0,1	0,4±0,1	0,6±0,1	1,2±0,1	1,1±0,1
Ель: H, м	-	0,1±0,1	0,3±0,1	0,4±0,1	0,2±0,1	1,1±0,1
Берёза: N, тыс./га	0,9±0,1	1,7±0,2	0,1±0,1	0,1±0,1	4,7±0,2	0,8±0,1
Берёза: H, м	0,8±0,1	1,3±0,1	0,3±0,1	1,5±0,1	0,4±0,1	1,1±0,1

Таблица 7. Окончание

	1987	2006	1987	2006	1987	2006
Проективное покрытие,%						
Травяно-кустарничковый ярус	15±0,6	15±0,6	10±0,5	12±0,8	25±3,3	27±3,6
Empetrum nigrum	1±0,1	2±0,2	4±0,1	5±0,2	10±1,5	11±1,8
Vaccinium vitis-idaea	2±0,1	3±0,2	1±0,1	2±0,1	15±3,4	11±3
Vaccinium myrtillus	1±0,1	2±0,2	2±0,1	3±0,2	3±0,3	2,8±0,3
Calluna vulgaris	8±0,4	7±0,3	4±0,5	2±0,3	3±0,4	1±0,2
Arctostaphylos uva-ursi	3±0,2	2±0,2	1±0,1	0,4±0,1	0,7±0,1	0,2±0,1
Avenella flexuosa	0,1±0,1	0,1±0,1	0,1±0,1	0,1±0,1	0,1±0,1	0,2±0,1
Vaccinium uliginosum	0,1±0,1	0,1±0,1	-	-	-	0,8±0,1
Мохово-лишайниковый ярус	86±0,4	90±0,3	87±0,5	90±0,5	84±6,5	88±6,2
Лишайники	71±1,8	85±1,9	83±2,5	85±2,6	44±3,1	44±3,3
Cladina stellaris	2±0,2	4±0,4	60±5,2	77±6,7	23±20,4	25±22,1
C. rangiferina	13±7,9	16±9,8	5±0,9	6±1,2	5±2,3	9±4,1
C. arbuscula *	46±11,7	61±15,5	13±1	2±0,2	13±7,8	8±4,8
Cladonia uncialis	6±0,3	4±0,2	1±0,1	0,4±0,1	1±0,1	1±0,1
*Cf.C.cornuta,borealis***	4±0,2	0,4±0,1	4±0,2	0,5±0,1	2±0,1	1±0,1
Мхи	6±1,3	5±1,1	4±0,8	5±1,1	40±0,8	35±1,3
Pleurozium schreberi	4±0,9	5±1,1	2±0,4	3±0,6	37±0,1	41±1,1
Dicranum congestum	0,1±0,1	0,2±0,1	1±0,1	0,1±0,1	2±0,4	2±0,5
Polytrichum piliferum	1±0,1	-	-	-	-	-
Пропорция лишайников в ярусе, %	97±1,3	95±1,3	96±1,5	94±1,4	52±0,4	50±1,2

Примечание: * C. arbuscula incl. C. arbuscula ssp. mitis, ** – C. gracilis, C. deformis, C. cornuta, C. crispata, C. furcata, C. borealis, C. chlorophaea, C. amaurocraea.

Данные прямых наблюдений 1987–2006, 2007 гг. (табл. 5, 6) подтверждают полученные ранее косвенным путем выводы о смене в ходе послепожарной сукцессии политриховых мхов бокальчатыми и трубчатыми кладониями (Cf. *C. cornuta,borealis)*, бокальчатых и трубчатых кладоний кустистыми кладинами оленьей и лесной (*Cladina arbuscula* incl. *C. arbuscula* ssp. *mitis, C. rangiferina),* кладин оленьей и лесной кладиной звездчатой (*Cladina stellaris)* в лишайниковой и зеленомошно-лишайниковой сериях. Достоверно также изменение соотношения мхов и лишайников в пользу зеленых мхов в ходе послепожарной сукцессии (табл. 6), увеличание количества подроста ели и её высоты, снижение количества подроста сосны и березы. Уменьшение количества подроста сосны и березы происходит преимущественно в результате их повреждения лосем (*Alces alces*).

Ряды динамики восстановления климаксовых лесов северной тайги

Проведенные исследования подтвердили полученные ранее косвенным путём схемы динамики растительности после пожаров для гарей на сырых и влажных почвах, для которой характерно относительно быстрое восстановление мохового покрова. На основе анализа данных, полученных на постоянных пробных площадях, построена схема динамики северотаежных экосистем Европы на сильно дренированных песках, отличная от схем, предложенных ранее другими исследователями (рис 35.).

Исследования показали, что в отсутствие пожаров и других нарушений в северной тайге на дренированных песках в ходе вековых сукцессий сформировались еловые леса с кустарничково-моховым покровом. Все сосновые и березовые леса являются стадиями либо первичных сукцессий, либо стадиями демутации после пожаров или иных нарушенний.

Участки с одинаковыми по гранулометрическому и минералогическому составу почвообразующими породами, различающимися по соотношению мхов и лишайников в живом напочвенном покрове, существенно различаются по степени нарушенности их биотопов пожарами, по времени сукцессии, по составу и полноте древесного яруса. Наибольшей нарушенностью лесной подстилки и древостоя пожарами, наименьшей длительностью существования без пожаров, и наибольшей частотой пожаров отличаются сообщества с преобладанием в живом напочвенном покрове лишайников. Наименьшей нарушенностью лесной подстилки и древостоя пожарами, наибольшей длительностью существования без пожаров, и наименьшей частотой пожаров отличаются сообщества с преобладанием в живом напочвенном покрове лесных мхов. Сообщества с примерно равным соотношением в живом напочвенном покрове лесных мхов и лишайников занимают по показателям нарушенности промежуточное положение между моховыми и лишайниковыми типами.

Выделенные ранее другими исследователями три ряда восстановления растительности после пожаров на песчаных хорошо дренированных почвах (зеленомошный, зеленомошно-лишайниковый и зеленомошный) оказываются связанными между собой переходами. Соотношение мхов и лишайников в этих рядах зависит от степени нарушенности лесной подстилки и древостоя пожарами, времени про-

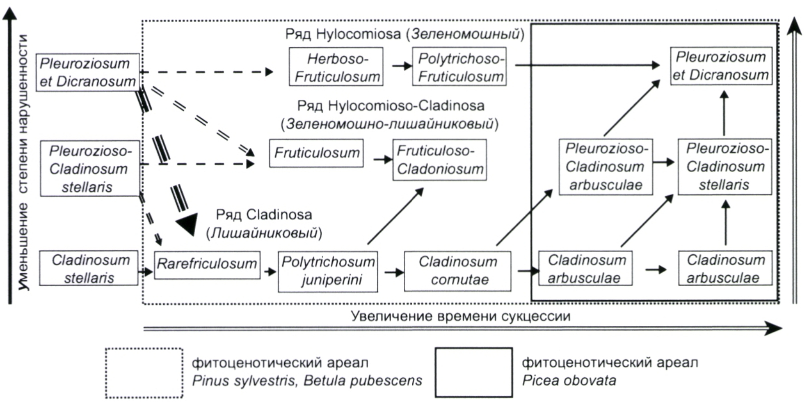


Рис. 35. Обобщенная схема восстановления северотаежных еловых лесов на сильно дренированных песках в соответствии с концепцией пирогенной дивергенции растительности. Пунктирными стрелками показаны смены в результате пожара, одинарная линия – пожар слабой интенсивности, двойная – средней интенсивности, тройная – высокой интенсивности; сплошными линиями показаны направления восстановительных сукцессий после пожара.

шедшего с момента последнего пожара и успешности естественного возобновления древесных пород на гари, зависящего от удаления и состава ближайших стен леса.

В лишайниковом, зеленомошно-лишайниковом рядах идет последовательная смена политриховых мхов бокальчатыми и трубчатыми кладониями (Cf. *C. cornuta, borealis)*, бокальчатых и трубчатых кладоний кустистыми кладинами оленьей и лесной (*Cladina arbuscula* incl. *C. arbuscula* ssp. *mitis, C. rangiferina),* кладин оленьей и лесной кладиной звездчатой (*Cladina stellaris),* лишайников зелеными мхами.

По мере увеличения давности пожара все три ряда сходятся к одному зеленомошному, т.е. в конечном итоге происходит смена лишайникового и зеленомошно-лишайникового покрова зеленомошным.

В ходе сукцессии происходит увеличение мощности лесной подстилки, гумусосодержащего горизонта и содержание в корнеобитаемом слое почвы азота. В древостое и подросте в ходе сукцессии увеличивается роль ели.

Среднее время перехода от одной стадии к другой в лишайниковом ряду может быть определено по данным, приведенным на рисунке 36.

Предлагаемая нами схема сукцессий после пожаров на дренированных песках содержит стадии восстановления живого напочвенного покрова, выявленные ранее Н.М.Пушкиной (1960) и Ф.В.Самбуком (1932). Однако она имеет ряд важных отличий от схемы, предложенной Н.М.Пушкиной. Согласно Н.М.Пушкиной (1960) и ряду других исследователей (Горшков, 1993) имеется четыре параллельных сукцессионных ряда, начинающихся и заканчивающихся лесами сосняками или ельниками одной из трех серий ассоциаций: ***1) CL–>CL; 2) HC–>HC; 3) сосняки EV –> сосняки EV; 4) ельники EV–> ельники EV***.

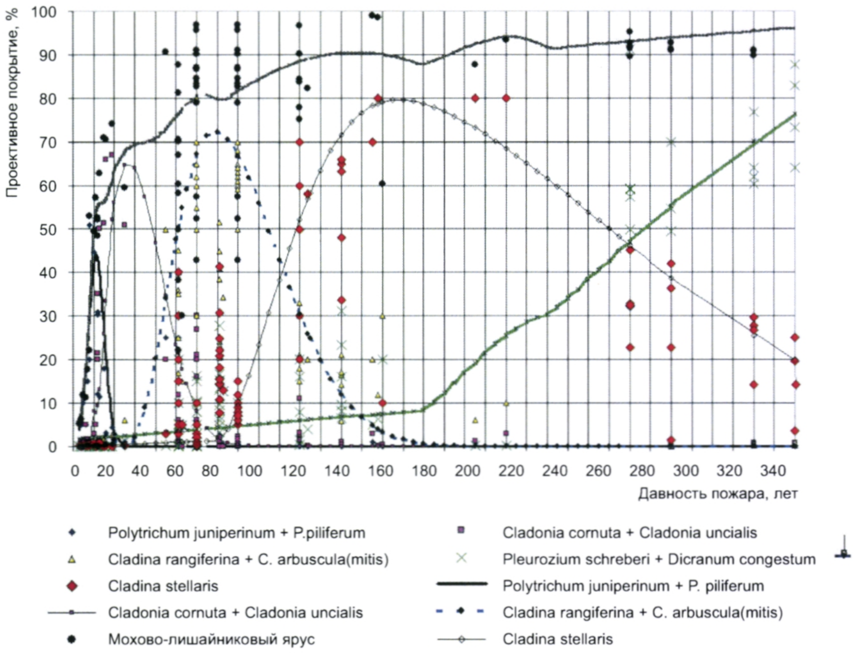


Рис. 36. Изменение проективного покрытия видов мохово-лишайникового покрова на сильно и нормально дренированных песках в зависимости от давности пожара высокой интенсивности (лишайниковый ряд) по данным из Лапландского заповедника и других районов Кольского полуострова. MODEL – линии аппроксимации эмпирических данных методом наименьших квадратов с использованием функций нормального распределения.

В отличие от Н.М.Пушкиной и других исследователей мы рассматриваем отдельно сукцессионные ряды на сильно дренированных песках и на иных местообитаниях, которые у Н.М.Пушкиной, объединены в один зеленомошный ряд. В этой связи в нашей схеме отсутствует стадия с преобладанием *Hylocomium splendens,* которая на сильно дренированных песках в северной тайге нами не встречена, а приурочена к нормально дренированным супесям и пескам, подстилаемым суглинками. Н.М.Пушкина рассматривает вариант с преобладанием *Hylocomium splendens* в качестве заключительной стадии восстановления еловых лесов в зеленомошном ряду.

Н.М.Пушкина (1960) считала обязательными стадии с преобладанием *Dicranum* в зеленомошном ряду и согосподством *Dicranum* и *Cladina arbuscula* в зеленомошно-лишайниковом ряду, которые, по её мнению, предшествуют стадиям с обильным *Pleurozium schreberi.* Как показали наши исследования, варианты с согосподством *Dicranum* встречаются довольно редко и представлены, как в ненарушенных пожарами ельниках Лапландского заповедника, так и на гарях разной давности.

Согласно концепции пирогенной дивергенции лесной растительности (Нешатаев, 1995, 2002), самыми главными принципиальными отличиями нашей схемы динамических послепожарных рядов являются следующие:

- на сильно дренированных песках разнообразие эколого-динамиченских рядов обусловлено различиями в интенсивности и частоте пожаров;
- в процессе сукцессии все динамические ряды сходятся к одному, характеризующемуся преобладанием темнохвойных пород и лесных мхов-мезофитов (*Pleurozium schreberi,* реже *Dicranum*).

На основании анализа послепожарной динамики, полученных на ПП, была пересмотрена схема сукцессий Н.М.Пушкиной (1960) и получены новые количественные данные, характеризующие скорости перехода из одной стадии сукцессии в другую. Используя эти данные, данные о типологической принадлежности растительности и возрасте древостоя в 1986–1987 г., а также сведения о давности пожара для каждого выдела, полученные по данным карты истории пожаров, для каждого выделы карты растительности восточной части ЛЗ была определена его типологическая принадлежность в 2007 г. Повреждения древостоев новыми пожарами и ветровалами были выявлены с использованием космических изображений Landsat (2005 г.). Всё это позволило актуализировать и опубликовать карту растительности восточной части ЛЗ (Карта растительности (Нешатаев, 2008).

Заключение

Данные прямых наблюдений 1987–2006, 2007 г. подтверждают полученные косвенным путем выводы о смене видов лишайников и лишайников зелеными мхами в ходе послепожарной сукцессии.

Сукцесия восстановления растительности после пожаров на дренированных песчаных почвах может быть представлена в виде трех последовательных рядов, характеризующихся различной степенью нарушенности почв и растительности пожаром, соотношением мхов и лишайников.

По мере увеличения давности пожара леса с лишайниковым покровом сменяются зеленомошно-лишайниковыми, а зеленомошно-лишайниковые – зеленомошными.

Климаксовой стадией послепожарной сукцессии на песчаных сильно и нормально дренированных почвах в условиях северной тайги является ельник с покровом из мхов-мезофитов.

Таким образом, подтверждена гипотеза А.Я. Гордягина, предположившего, что заключительной стадией сукцессии на сильно дренированных песках в таёжной зоне является темнохвойный лес с зеленомошным покровом.

Благодарности

Авторы выражают глубокую признательность В.В.Горшкову за ценные советы и замечания при написании отчета А. А. Дегтяреву, С. С. Дегтяревой, Б. Б. Коваленко, Т. В. Митруховой, В. В. Яцкевичу, принимавшим участие в полевых работах в 1987 г., а также В.Ш.Баркану за помощь в организации полевых работ в 2006 и 2007 гг. Особую благодарность авторы выражает координаторам проекта Хейкки Кауханнену и Роману Куржунову.

8 Геологический очерк территории Двинско-Пинежского лесного массива

Тимофей А.Ситников
СПбГУ, геологический факультет, Санкт-Петербург

Описываемая территория расположена в северо-восточной части Восточно-Европейской платформы. Дочетвертичные отложения осадочного чехла платформы залегают со слабым уклоном к юго-востоку. В юго-восточной части описываемого участка они представлены породами юрского и триасового возраста, на основной части территории – отложениями пермской системы (Север Европейской части…, 1966).

Юрские породы, выходы которых встречаются по руслу р. Пинеги в юго-восточной части района, представляют собой светло-серые кварцевые гравелистые пески, перемежающиеся с темно-серыми карбонатными глинами и алевритами. Триасовые породы, составляющие основную часть дочетвертичных образований юго-восточного участка территории, представлены красновато-коричневыми глинами, голубовато-серыми алевритами, зелеными полимиктовыми песчаниками.

Пермские отложения в основном представлены различного рода карбонатосодержащими породами. На крайнем северо-западном участке территории четвертичные породы подстилаются нижнепермскими доломитами с прослоями гипсов и ангидритов. К юго-западу доломиты сменяются алевритистыми мергелями с прослоями гипса, далее мергели сменяются известняками с прослойками мергелей, глин, аргиллитов. Основную часть территории занимают породы татарского яруса верхнепермской системы – коричневые, серые, зеленоватые мергели с прослоями алевролитов, известковых глин, известняков.

Степень обнаженности дочетвертичных пород весьма невелика, их выходы наблюдаются в основном только по долинам рек. Относительно значительные массивы верхнепермских пород выходят на поверхность в районе Прилукских озер (вдоль р. Пескарь), в верхнем течении р. Покшеньга, в районе Косвейских озер (рис.37).

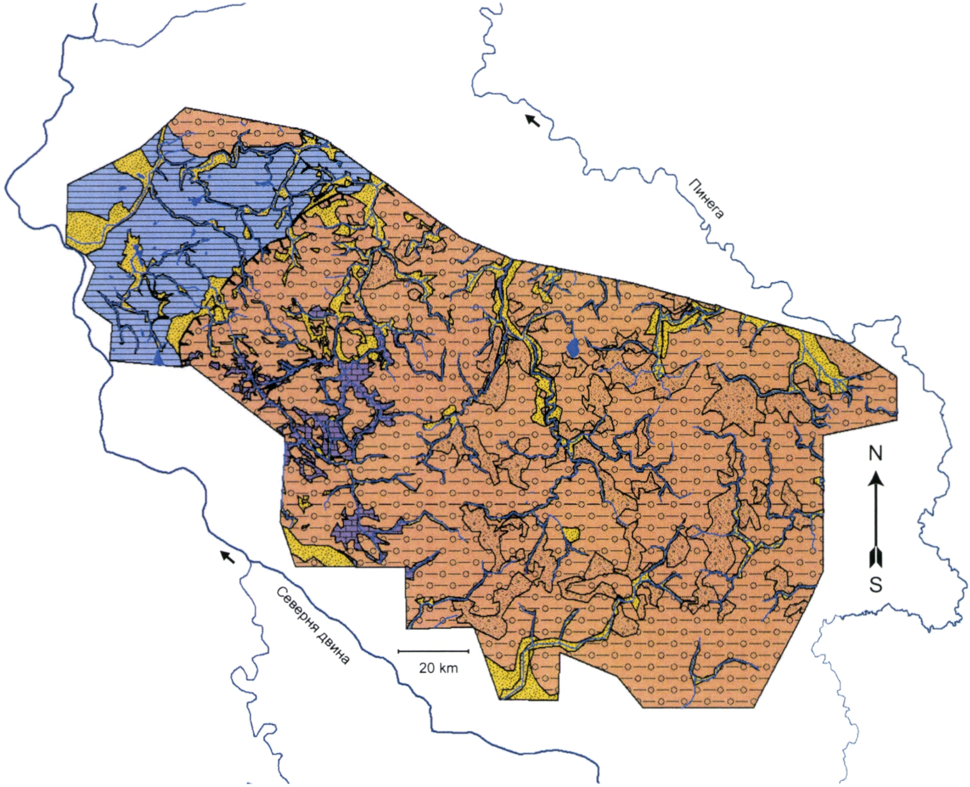
Мощность четвертичных отложений составляет, в среднем, не менее 15–20 м, в отдельных местах достигая 150 м.

Основная часть четвертичных отложений сформирована в процессе второго и третьего позднечетвертичных оледенений, представлена, соответственно, отложениями московского и осташковского горизонтов. При этом отложения более позднего осташковского горизонта выходят на поверхность, как правило, гипсографически ниже, чем отложения московского горизонта. Это связано с существованием денудационно-тектонического уступа (рис. 37), который четко прослеживается по рельефу местности (примерно по линии оз. Ковозеро–с. Сылога–с. Кулосега).

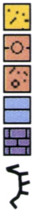
Отложения осташковского горизонта представлены преимущественно озерно-ледниковыми суглинками и глинами, иногда встречаются пески. Нередко они бывают перекрыты современными озерно-болотными отложениями.

Московский горизонт сложен ледниковыми и водно-ледниковыми отложениями различного состава. Безусловным для ледниковых отложений московского горизонта является наличие валунной составляющей, в остальном – состав варьирует: встречаются валунные глины и суглинки, пески с гравием и галькой, валунные пески и супеси.

Вдоль русел рек в основном встречаются современные отложения: аллювиальные пески, пески с галькой, супеси, пойменные суглинки, алевриты, глины и торф. Современные озерно-болотные отложения представлены торфом, песками и илами.



Условные обозначения



- аллювиалые, флювиогляциальные отложения
- отложения московского горизонта с преобладанием валунных супесей
- отложения московского горизонта с преобладанием валунных суглинков
- отложения осташковского горизонта (безвалунные суглинки и глины)
- выходы дочетвертичных пород (преимущественно карбонатные породы)
- денудационно-тектонический уступ

Рис. 37. Схема основных типов подстилающих пород.

9 Лесная растительность малонарушенной лесной территории Двинско-Пинежского междуречья

Асия Загидуллина
СПбНИИЛХ, лаборатория лесоустройства, Санкт-Петербург

9.1 Введение

При ботанико-географическом подходе, который принят в данной работе, растительность рассматривается как один из компонентов современных ландшафтов. В тексте используются следующие термины:

- **географический ландшафт** – геосистема регионального уровня с единым происхождением, общей историей развития, формирующаяся в условиях однородного геологического фундамента, одного преобладающего типа рельефа, одинакового климата, с характерным сочетанием почв, растительных сообществ и геосистем локального уровня. Структура растительности ландшафта раскрывается через строение серий (Исаченко, 1991).
- **Серия** – ряд растительных сообществ, сменяющих друг друга по элементам рельефа на участках, сложенных сходными почвообразующими породами. Название серий дается по преобладающему процессу (элювиальный, аллювиальный, заболачивание). Почвообразующая порода определяет общие черты условий минерального питания и увлажнения, а рельеф – перераспределение этих условий по поверхности (Сабуров, 1972).

Характеристика лесного фонда

Двинско-Пинежский массив находится в междуречье бассейнов рек Северная Двина и Пинега, между 62º30' и 64º00' с.ш. и 42º00' и 46º00' в.д. Площадь участка составляет около 1045 тыс.га. На территории вели лесохозяйственную деятельность 6 лесхозов (Емецкий, Березниковский, Карпогорский, Сурский, Верхнетоемский и Выйский). Массив входит в границы 4-х административных районов Архангельской области – Пинежского, Виноградовского, Холмогорского и Верхенетоемского (рис.38).

Массив является наиболее крупным среди малонарушенных лесных территорий (ЛВПЦ 2) средней тайги Европейской части России, не затронутых промышленными рубками XX века (Ярошенко и др., 2001).

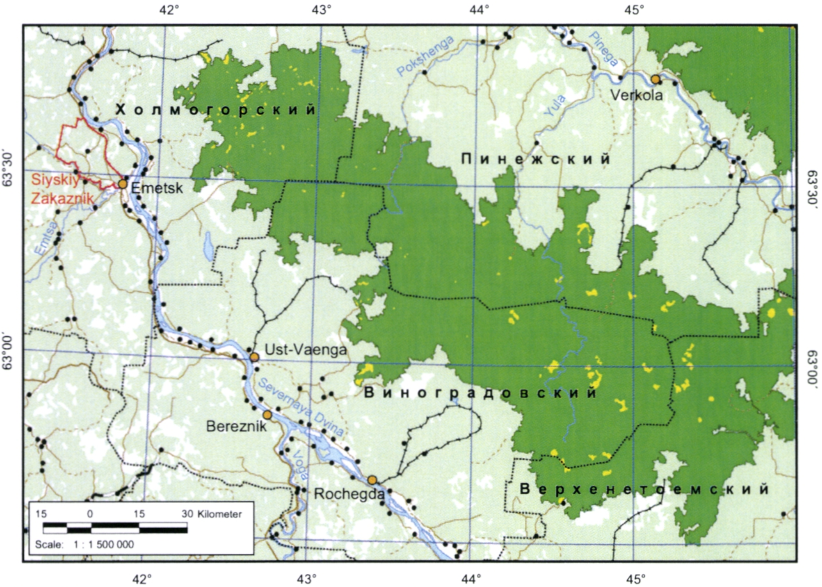


Рис. 38. Расположение малонарушенной лесной территории в междуречье Северной Двины и Пинеги.

Территория массива представляет собой мозаику разных типов таежных лесных и нелесных сообществ. Преобладают старовозрастные леса, хотя имеются и участки относительно молодых одновозрастных (менее 100 лет) лесов, возникших после крупных нарушений (пожаров, ветровалов).

Данная территория ранее (до экспедиций WWF) не была обследована с научными целями. Ближайший район научных исследований – Пинежский, расположен к северу от данного массива (подробная характеристика лесов Пинеги на ландшафтной основе дана Д.Н. Сабуровым (1972)). В литературе есть только самые общие сведения о растительности территории Двинско-Пинежского массива (Геоботаническое районирование..., 1989), основанная на экстраполяции данных о сопредельных территориях.

По данным лесоустройства и экспедиций WWF, большую часть водораздельных лесов составляют коренные ельники разных типов с разновозрастными или условно разновозрастными древостоями, обычно – с примесью других пород – березы, осины, сосны, лиственницы. На водоразделах преобладают низкопродуктивные леса, произрастающие в условиях обильного увлажнения почвы (ельники черничного влажного, долгомошного и сфагнового типов леса). Распространению пожаров мешают обширные массивы болот и плохая горимость сырых лесов. Из-за низкой товарности лесов, удаленности от рек и почти полного бездорожья до последнего времени на водоразделе промышленные рубки не вели. Однако многолетнее экстенсивное лесопользование привело к столь серьезному истощению лесного фонда, что побудило лесопромышленные компании осваивать и данный массив.

В карстовых ландшафтах леса были неоднократно пройдены лесными пожарами, в связи с чем ельники замещены длительнопроизводными лесами, одновозрастными или сложенными несколькими поколениями. Значительную площадь занимают сосняки с лиственницей.

Участки междуречий, расположенные недалеко от речных долин, в той или иной мере затронуты старыми приисковыми и выборочными рубками, в ходе которых местным населением преимущественно вырубалась «кондовая» сосна для построек. Приречные участки междуречий хорошо дренированы, местами пройдены пожарами, поэтому преобладают длительнопроизводные леса, одновозрастные или сложенные несколькими когортами.

Лесоустройство в районе исследований проведено по III разряду, преимущественно дистанционным методом – путем дешифрирования данных аэрофотосъемки (Отчет …, 2006). По данным лесоустройства территория массива имеет высокую степень лесистости: 94% (около 980 тыс. га) занимают лесные земли, 5.6% – болота, остальные 0.4% – водные объекты, сенокосы, дороги и просеки. Средний породный состав насаждений на территории массива: 6.9Е 2.1Б 1.0С +ОС+ОЛС+Лц. Средние показатели возраста – 170 лет, бонитета – 4.7. Средний запас спелых и перестойных насаждений – 146 $м^3$/га. Основная доля (70 %) лесов территории характеризуется 5 классом бонитета и ниже. Тем не менее, по долинам рек встречаются высокобонитетные сосновые и еловые леса. Доминирующей лесообразующей породой на территории массива является ель, занимающая 82.3% от лесной площади, сосновые леса составляют 10.1%, участки с преобладанием берёзы – 7.6%. Березовые насаждения образовались на данной территории, в основном, в результате сильных пожаров. На месте пожаров возобновились берёзовые и осиновые насаждения с примесью сосны и ели. Лиственница встречается в виде куртин и примеси (до 0.3 по запасу). В массиве преобладают насаждения долгомошной группы типов леса (рис.39, Отчет …, 2006).

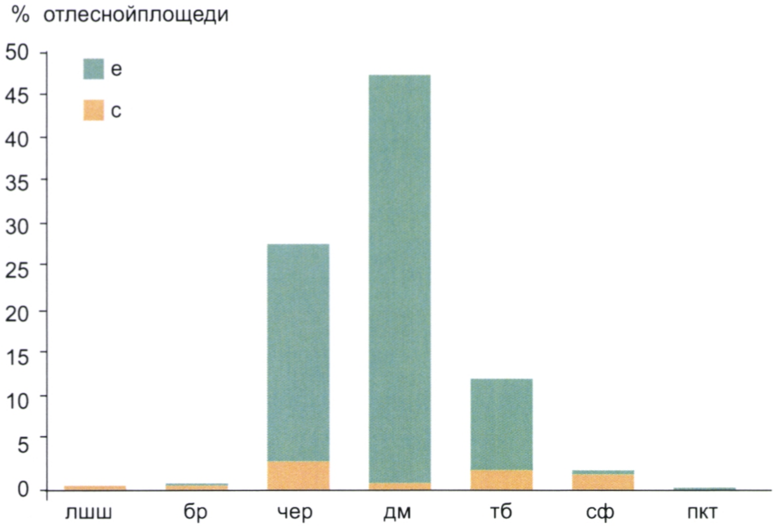


Рис. 39. Распределение лесной площади по группам типов леса (материалы лесоустройства)

Зональные особенности растительного покрова

Территория массива относится к Северодвинско-Верхнеднепровской подпровинции Североевропейской таежной провинции. В силу значительной меридиональной протяженности данный массив относится одновременно к подзонам северной и средней тайги (Геоботаническое районирование.., 1989).

Северная часть массива принадлежит к подзоне северной тайги (Пинежско-Двинский округ). Северотаежная часть массива занимает возвышенные равнины на известняковом плато (мергели), перекрытом мореной (местами слабокарбонатной). Рельеф здесь плосковолнистый, местами всхолмленный. Местами встречаются участки песчаных озерно-ледниковых равнин, а также – карст. Ландшафт характеризуется умеренной степенью заболоченности и большим количеством озер (Исаченко, 1985). Западная окраина северотаежной части массива расположена на заболоченной плосковолнистой равнине, сложенной безвалунными суглинками и глинами.

На водоразделах преобладают бедные сфагновые и долгомошные ельники с черникой, *Carex globularis и Equisetum sylvaticum*. Коренным плакорным типом леса (на дренированных местообитаниях) являются ельники зеленомошно-черничные с *Picea obovata.* Среди болот преобладают сфагновые верховые, развиты также сложные болотные системы, сформированные верховыми, переходными и аапа-болотами. Встречаются небольшие притеррасные и ключевые болота. Экстразональные сообщества – высокобонитетные ельники с участием *Gymnocarpium dryopteris* и неморальных элементов (*Lathyrus vernus, Paris quadrifolia* и др.) с моховым покровом из *Rhytiadiadelphus triquetrus*. Они приурочены к почвообразующим породам с наличием карбонатов кальция и занимают небольшие участки, как правило, на склонах холмов и долин рек и ручьев. В логах вдоль ручьев развиты широкотравные ельники с *Aconitum septentrionale, Cirsium heterophyllum, Delphinium elatum, Thalictrum minus* и др. Характерно значительное участие евросибирских видов: *Atragene sibirica* (в ельниках на склонах), *Rubus humulifolius* (в заболоченных ельниках), *Ligularia sibirica* (в широкотравных ельниках), *Paeonia anomala* – на выходах известняков по опушкам вдоль рек. На хорошо дренированных почвах по берегам рек и ручьев повсеместно наблюдается примесь *Larix sibirica* (Геоботаническое районирование…, 1989).

Южная часть массива относится к подзоне средней тайги и расположена в Северодвинско-Верхнепинежском округе. Он занимает возвышенное холмистое моренное плато (100–267 м над уровнем моря.) области среднечетвертичного оледенения. Дочетвертичные породы перекрыты московской мореной. Внутренние площади водоразделов слабо освоены речной сетью и часто заболочены, края же довольно сильно расчленены речными долинами (Исаченко, 1985). Местами встречаются участки песчаных озерно-ледниковых отложений.

В растительном покрове господствуют еловые (*Picea abies x P.obovata*) зеленомошные леса с кустарничками (черника, брусника, линнея и др.) и бореальным мелкотравьем (майник, седмичник, грушанка, ортилия, гимнокарпиум и др.). На междуречьях широко распространены сфагновые болота. На внутренних площадях водоразделов широко развиты сфагновые и долгомошные ельники. Вторичные леса – березняки и березняки с осиной. Вдоль р. Пинеги преобладают сосняки, преимущественно лишайниковые, сформированные на низменных озерно-ледниковых песчаных равнинах (Геоботаническое районирование..., 1989).

9.2 Материалы и методы

Сбор геоботанических описаний

Маршруты для полевых обследований планировали на основе топографических карт и планов лесонасаждений на исследуемой территории. Маршруты прокладывали так, чтобы они наиболее полно охватывали насаждения в разных группах лесорастительных условий, насаждения с участием редких пород, участки леса, приуроченных к различным ландшафтным элементам. В ходе полевых работ выполнено 90 геоботанических описаний лесных сообществ, привязанных к координатной системе с помощью GPS, выполнена фотофиксация.

В работе использовали материалы ландшафтного картографирования территории (Отчет ..., 2006). Местности описывали тремя основными группами признаков:

1. морфологические особенности рельефа;
2. характеристики верхнего слоя подстилающих пород;
3. количество почвенной влаги и режим увлажнения (дренированость).

При описании уточняли тип местности, положение в рельефе (0) равнины, 1) верхняя часть склона, 2) середина склона, 3) низ склона, 4) слабо дренированное понижение, 5) проточная ложбина). Данные собирали с 14.–30.09.2006 и с 6.–16.08.2007 гг. Описания выполняли на пробных площадях размером около 500 м^2. На пробных площадях была дна характеристика древостоя по ярусам с указанием участия пород, средних и максимальных высот и диаметров, проективного покрытия крон. Определены суммы площадей сечений по породам с помощью полнотомера Биттерлиха. Для видов подроста и подлеска были определены состав, средняя высота и проективное покрытие. На пробных площадях было определено проективное покрытие видов мохово-лишайникового и травяно-кустарничкового ярусов. Путем перечета была собрана информация о наличии сухостоя, валежа и других категорий отпада, его размере, количестве и степени разложения.

Все сведения внесены в базу данных описаний растительных сообществ.

Первичная группировка местообитаний

Для ординации сообществ и выявления основных факторов с помощью пакета MVSP 3.13 были выполнены бестрендовый анализ соответствий (DCA) и бестрендовый канонический анализ соответствий (DCCA). Описание этих видов анализа приведено в работе Р. Джонгмана и др. (1999). При проведении данных видов анализа соответствий количество выделяемых ординационных осей ограничивалось долей вариации, характеризуемой осью – как правило, оси порядков выше 5 описывали очень незначительную долю. Поэтому рассматривали только первые 5 осей.

Для выполнения канонического анализа потребовалось дать количественную оценку факторов среды, напрямую влияющих на растительный покров, определяемых типом местности и положением в рельефе. Группы типов местности были разделены по почвообразующей породе: пески, валунные супеси, валунные суглинки, безвалунные суглинки, низинные болота и торфяники, переходные и верховые болота и торфяники.

Каждой площадке была присвоена балльная оценка по следующим параметрам: количество почвенной влаги; богатство минерального питания; наличие транзитного режима переноса вещества (проточность); наличие карбонатнов кальция в субстрате (0–1); тип субстрата (по механическому составу почвообразующей породы): доля торфа и доля глины. Степень увлажнения и богатство минерального питания были включены в анализ в виде оценок в баллах (0–3). Факторы субстрата и проточности по степени проявления были определены в диапазоне 0–2. Учитывалось также положение в рельефе по следующим градациям: 0) пологая или слабоволнистая равнина; 1) вершина холма; 2) средняя часть склона; 3) нижняя часть склона; 4) бессточная котловина; 5) проточная ложбина.

Схема растительного покрова

Подготовка схемы растительного покрова (рис.4) была выполнена с помощью ГИС (ArcView 3.2, Mapinfo 8). Для данной работы были использованы следующие материалы: карта «Растительность» (Атлас Архангельской области, 1976), данные лесоустройства, геологическая схема (см. статью Т.А.Ситникова в настоящем сборнике), схема ландшафтных районов, подготовленная Д. А. Добрыниным и А. П. Столповским (2008), актуализированная по данным спутниковой съемки 2006 г.

9.3 Результаты и обсуждение

Основные факторы, определяющие разнообразие растительного покрова

Основными оценками силы связи между факторами среды и разнообразием растительности являются собственные величины ординационных осей. Собственная величина показывает долю вариации растительности, объясняемую данной осью (в таблице 8 указаны собственные величины для разных видов анализа).

Таблица 8. Значения собственных величин ординационных осей. Результаты бестрендового анализа соответствий (DCA) и бестрендового канонического анализа соответствий (DCCA) с учетом различных весов не доминирующих видов.

Собственное значение	Axis 1	Axis 2	Axis 3	Axis 4	Axis 5
DCA1 (все виды)	0.479	0.319	0.189	0.122	0.102
DCCA1 (все виды)	0.340	0.162	0.066	0.041	0.021
DCA2 (значимость «редких» видов снижена)	0.255	0.124	0.089	0.048	0.042
DCCA2 (значимость «редких» видов снижена)	0.202	0.082	0.042	0.028	0.023

Сравнение собственных чисел DCA и DCCA позволяет вычислить роль учтенных факторов среды в строении сообществ: комплекс учтенных факторов определяет большую часть вариации по первым 5 осям – 51 % (все виды) и 75 % (снижено значение редких). Можно считать, что главные факторы, определяющие варьирование растительного покрова, определены. Меру связи отдельных факторов среды с ординационными осями показывают коэффициенты ранговой корреляции (Табл. 9).

Вторая ось в наибольшей мере связана с минеральным питанием, позицией в рельефе и проточностью (транзитным режимом переноса вещества). Фактор проточности тесно связан с позицией в рельефе. На разных полюсах этой оси расположены, с одной стороны, относительно бедные верховые и переходные болота, брусничники и черничники на песках и супесях, а с другой – низинные болота и приручейные сообщества.

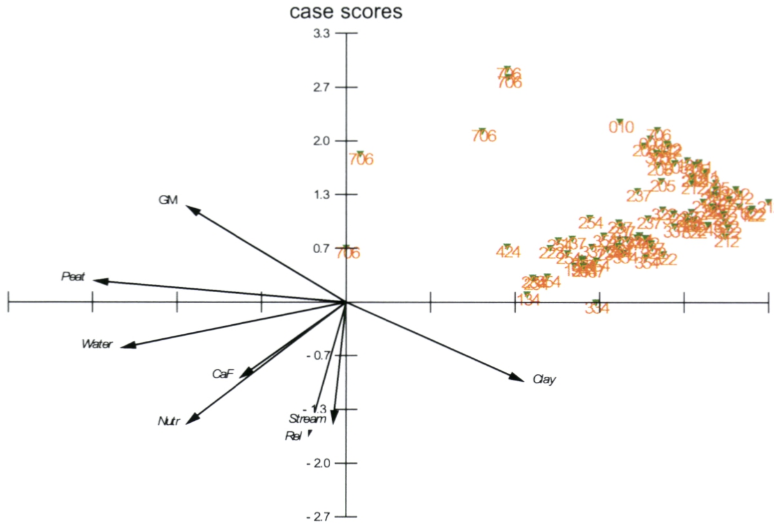


Рис. 40. Расположение описаний в пространстве двух главных осей ординации DCCA. Факторы среды показаны в виде векторов.

Таблица 9. DCCA 1. Значения коэффициентов корреляции между ординационными осями и факторами среды.

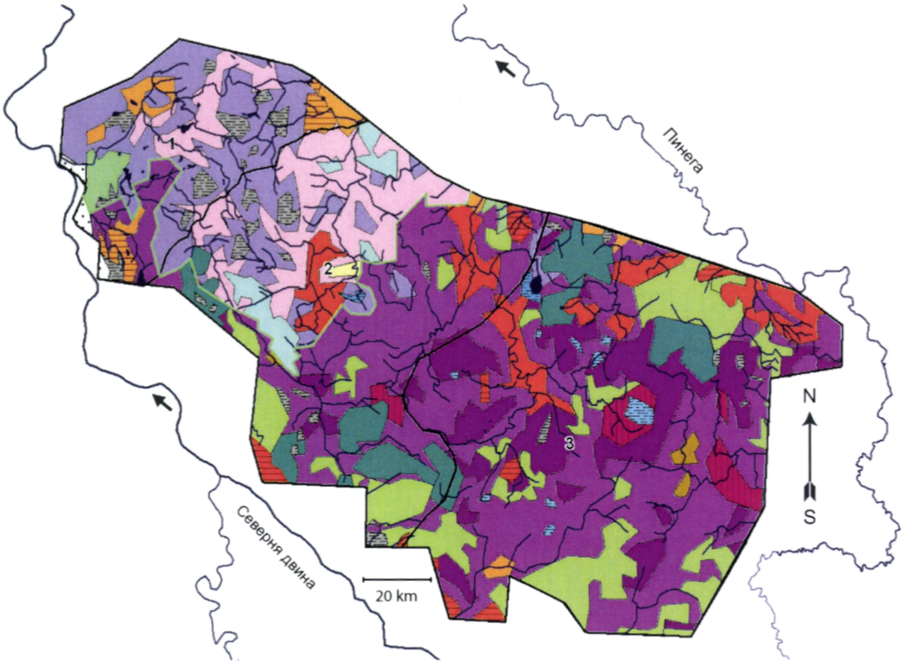
Факторы	**Env.Axis 1**	**Env.Axis 2**	**Env.Axis 3**	**Env.Axis 4**
GM (почвообразующая порода)	-0.469	0.479	-0.303	0.192
Rel (позиция в рельефе)	-0.209	-0.788	0.084	-0.157
Stream (транзитный режим)	-0.120	-0.708	-0.352	-0.022
Peat (количество торфа)	-0.831	0.008	-0.228	-0.208
Clay (количество глины)	0.541	-0.379	-0.313	0.584
CaF (карбонатность)	-0.398	-0.484	-0.028	0.660
Nutr (минеральное питание)	-0.607	-0.778	0.026	-0.195
Water (увлажнение)	-0.771	-0.367	-0.133	-0.250

Таким образом, главными факторами оказались богатство минерального питания, степень увлажнения, глубина торфа и проточность (рис.3). Эти факторы напрямую связаны с типом почвообразующей породы и позицией в рельефе. Именно они определяют, с одной стороны, группу типов леса и с другой – разбиение сообществ по типам местообитаний.

Для группировки местообитаний засечки площадок по 5 главным осям DCA были сгруппированы с помощью кластерного анализа, выполненного методом K-средних (см. Интегрированная…, 1990). При заданном количестве кластеров 7 выделились следующие группы: бруснично-лишайниковые сосняки на песках, ельники черничные в верхней и средней части склонов + долгомошные на заболоченных равнинах, ельники разнотравные на склонах, хвощево-сфагновые – на склонах, болотнотравяные и логовые ельники, сфагновые верховые и переходные болота и торфяники, сфагновые ключевые болота и торфяники. При увеличении заданного количества кластеров появляется дополнительное разбиение по почвообразующей породе и положению в рельефе.

Разделение площадок по почвообразующей породе (супеси и суглинки) при увеличении количества кластеров до 10–12 происходит при условии, что описания расположены в дренированных частях рельефа, где в максимальной мере проявляются особенности почвообразующей породы. При небольшом заданном количестве кластеров в отдельные группы выделяются сообщества, сформированные в более контрастных почвенных условиях – это, например, сухие бруснично-лишайниковые сосняки, приуроченные к пескам различного происхождения, а также сообщества, сформированные на торфяниках (мощность торфа менее 50 см) и болотах разной трофности (мощность торфа > 50 см). Богатые ключевые болота, также выделяющиеся в отдельную группу, формируются в условиях питания карбонатными грунтовыми водами.

Формирование различных сообществ в пределах участка с одной почвообразующей породой зависит от их положения в рельефе. В наших описаниях наиболее полно представлены серии, характерные для валунных суглинков (московская морена), поэтому характеристика серий приводится для них. На слабоволнистых водораздельных равнинах развивается застойный режим увлажнения, в связи с чем происходит заболачивание и торфонакопление. Тип леса в наибольшей мере зависит от глубины торфа: в условиях незначительной глубины торфа формируются ельники черничные влажные и долгомошные, переходящие в низкобонитетные сфагновые ельники и сосняки (на болотах). В условиях холмистого рельефа (или на склонах к рекам) верхние и средние части склонов заняты ельниками черничными, проточные нижние части склонов – ельниками разнотравно-черничными и хвощево-сфагновыми. В ложбинах с проточным увлажнением произрастают ельники логовые (приручейные) и болотнотравяные. В ложбинах с застойным увлажнением, как правило, формируются сфагновые леса.



Условные обозначения

- 6 - еловые кустарничковые северотаежные
- 7 - сосновые и березово-соснвые кустарничковые северотаежные
- 8 - березовые кустарничковые северотаежные
- 10 - еловые долгомошные и сфагновые северотаежные
- 11 - березовые долгомошные и сфагновые северотаежные
- 12 - еловые кустарничковые среднетаежные
- 14 - сосновые кустарниковые среднетаежные
- 15 - березовые и березово-осиновые кустарничковые
- 16 - луга, кустарники
- 17 - еловые долгомошные, сфагновые и болотнотравяные среднетаежные
- 18 - еловые сфагноые, болотнетравяные и широкотравные среднетаежные
- 19 - березовые долгомошные, сфагновые и болотнотравяные среднетаежные
- 20 - сосновые лишайниковые северотаежные
- 21 - сосновые сфагноые северотаежые
- 22 - сосновые лишайниковые среднетаежные
- 23 - сосновые сфагновые среднетаежные
- 26 - болота верховые
- 27 - болота переходные
- 28 - болота низинные

Рис. 41. Схема растительного покрова Двинско-Пинежского массива.

Разнообразие также увеличивается за счет нелесных сообществ (в данной работе подробно не рассматриваются):

1. болота, преимущественно переходные, но различных типов – кустарниково-сфагновые, травяно-сфагновые, пушицево-сфагновые, а также исключительно богатые ключевые болота. Высоким видовым богатством сосудистых растений отличаются ключевые болота на карбонатных породах, питаемые сильно минерализованными грунтовыми водами.
2. Озерные сплавины по окраинам озер;
3. Приречные луга и луговины. Особенно высоким видовым богатством отличаются луга на карбонатсодержащих породах.

Характеристика основных групп типов леса

Лишайниково-брусничная группа

Леса лишайниково-брусничной группы, как правило, образованы преимущественно светлохвойными породами (сосна, лиственница) V, реже – IV бонитета. В кустарниковом ярусе изредка встречаются можжевельник или шиповник, преимущественно на карбонатных породах. Кустарничковый ярус состоит из брусники и вереска, мохово-лишайниковый представлен кустистыми лишайниками рода *Cladonia* и зелеными мхами (*Pleurozium shreberi, Dicranum polysetum*). В пределах массива они наиболее распространены в местах выхода карбонатных пород, на террасах речных долин, сложенных аллювиальными и флювиогляциальными песками, а также на приозерных и прирусловых валах на моренных равнинах. На карбонатных породах в древостое участвует лиственница, в напочвенном покрове преобладают кустистые лишайники, появляется *Pulsatilla patens* и другие южноборовые виды.

Черничная группа

Леса данной группы встречаются на валунных супесях и суглинках, в относительно расчлененной части равнины, а также на вершинах и склонах моренных холмов. Они широко распространены на междуречье (27 % лесной площади). Доминирующей породой является ель, обычна примесь березы. Класс бонитета древостоя преимущественно V. В кустарниковом ярусе преобладают можжевельник, шиповник, рябина, ива козья. В напочвенном покрове ельников черничных свежих – черника, брусника, линнея, марьянник, луговик извилистый, *Hylocomnium splendens, Pleurozium schreberi,* виды рода *Dicranum.* На остаточно карбонатных породах присутствуют *Trientalis europaea,* *Maianthemum bifolium, Gymnocarpium dryopteris*, реже – *Oxalis acetosella.* В моховом ярусе имеет место *Rhytiadiadelphus triquetrus*. С увеличением карбонатности (в карстовых ландшафтах) в древостое появляется лиственница, в напочвенном покрове – кальцефильные виды: *Pulsatilla patens, Atragene sibirica, Hedysarum alpinum, Cystopteris fragilis, C. montana* и др.

На недостаточно дренированных почвах формируются ельники черничные влажные с участием *Carex globularis, Equisetum sylvaticum, Empetrum nigrum, Sphagnum girgensohnii* и др.

Болотнотравяная группа

Ельники данной группы приурочены к богатым проточным, но избыточно увлажненным местообитаниям в нижних частях логов, в поймах рек, на окраинах низинных болот, в плохо дренированных нижних частях склонов. Они характеризуются древостоем из ели и березы IV–V бонитета. Кустарниковый ярус средней густоты, состоит из ив, шиповника, рябины, *Lonicera pallasii*. В напочвенном покрове преобладают, *Filipendula ulmaria, Equisetum sylvaticum, Calamagrostis canescens,* присутствуют *Aconitum septentrionale, Geum rivale, Cirsium heterophyllum, Trollius europaea,* участвуют таежные виды – черника, брусника, седмичник, майник и др. Мохово-лишайниковый ярус характеризуется значительным проективным покрытием (>50 %) эвтрофных видов сфагновых мхов (*Sphagnum squarrosum, S. centrale, S. russowii, S. warnstorfii*), на кочках преобладают *Hylocomnium splendens* и *Rhytiadiadephus triquetrus*.

Хвощево-сфагновая группа

Леса данной группы представлены ельниками V–Va бонитета с примесью березы, которые формируются в местообитаниях, менее обводненных и не столь богатых элементами минерального питания, как болотнотравяная группа – в условиях слабопроточного режима питания и увлажнения (в верховьях логов, нижних частях склонов, в западинах). Кустарниковый ярус средней густоты из можжевельника, ив, шиповника. В травяно-кустарничковом ярусе доминируют лесной и луговой хвощи с большой примесью гигрофитного разнотравья (*Cirsium heterophyllum, Filipendula ulmaria, Crepis paludosa, Geum rivale* и пр.) и таежных видов (черника, вороника, брусника, линнея, *Carex globularis*). В моховом ярусе господствуют мезотрофные виды сфагнов (*Sphagnum warnstorfii, S. girgensohnii* и др.), а также зеленые мхи.

Разнотравная и приручейная группы

В условиях проточного режима питания и увлажнения, в дренированных нижних частях склонов и участках логов формируются богатые разнотравные ельники IV бонитета. Здесь возможна примесь осины, березы, на карбонатах – лиственницы. Кустарниковый ярус обычно хорошо развит, состоит из шиповника, рябины, *Lonicera pallasii*. В долинах рек также произрастают черемуха, ольха серая, ивы, смородины. Для напочвенного покрова, наряду с видами темнохвойной тайги (черника, зеленые мхи и пр.) характерны *Geranium sylvaticum, Galium boreale, Orobus vernus, Vicia sylvatica, Trientalis europaea, Maiantemum bifolium, Gymnocarpium dryopteris*, *Equisetum sylvaticum, E. pratense*; из мхов – *Rhytiadiadelphus triquetrus, Rhodobryum roseum,* присутствуют эвтрофные и мезотрофные виды сфагнов (*Sphagnum squarrosum, S.teres и* др). В ландшафтах, сложенных карбонатными породами, в данных местообитаниях присутствуют южнотаежные виды – *Aegopodium podagraria, Stellaria nemorum, Thelypteris phegopteris, Paris quadrifolia.*

В приручейных местообитаниях, на побережьях рек и ручьев появляются виды таежного широкотравья – *Aconitum septentrionale, Cirsium heterophyllum, Delphinium elatum, Thalictrum minus, Angelica sylvestris, Filipendula ulmaria, Veratrum album,* а также сибирские виды, наиболее характерные для выходов карбонатных пород: *Atragene sibirica, Hedysarum alpinum, Paeonia anomala, Ligularia sibirica, Cacalia hastata, Cortusa matthioli.*

Долгомошная группа

На слабо дренированных водораздельных моренных равнинах ельники черничные влажные постепенно переходят в ельники долгомошные, характеризующиеся еще более низкой продуктивностью (V–Va бонитет) и преобладанием сфагновых мхов в напочвенном покрове. Эта группа типов леса наиболее широко распространена на междуречье (около 50 % площади). Для напочвенного покрова ельников долгомошных характерно участие типично таежных видов (черника, брусника, линнея и др.) и видов заболоченной тайги (*Carex globularis*, водяника, голубика). В моховом ярусе в примерно равном соотношении присутствуют зеленые и сфагновые мхи *(Sphagnum girgensohnii,* с примесью *S. angustifolium, S. magellanicum* и др.), участвуют политриховые мхи (*Polytrichum commune*).

Сфагновая группа

Сфагновые леса занимают заболоченные олиготрофные местоположения на водораздельных равнинах, по краям болот и в заболоченных бессточных понижениях в большинстве ландшафтов. Данные местообитания характеризуются мощным горизонтом сфагнового торфа. Древостой угнетенный, Va–Vb бонитета, слабо сомкнутый. Кустарниковый ярус представлен *Betula nana, Salix lapponum, S. borealis, S.myrtilloides.* В травяно-кустарничковом ярусе преобладают болотные осоки и кустарнички (*Chamaedaphne calyculata, Andromeda polifolia, Rubus chamaemorus, Vaccinium uliginosum, Ledum palustre*), а также участвуют типично таежные виды (черника, брусника). В моховом ярусе доминируют сфагновые мхи (на кочках – *S. fuscum*, в мочажинах – *Sphagnum magellanicum, S. angustifolium, S. balticum,* с участием *S. warnstorfii, S. robustum* и др.), обычна примесь *Polytrichum commune* и *S. girgensohnii.*

Ельники сфагновые (с примесью сосны и березы) занимают бессточные мезотрофные западины, окраины переходных болот, а сосняки – окраины верховых болот, сами верховые болота, бессточные олиготрофные западины. В сфагновых сосняках преобладают болотные виды – хамедафна, подбел, виды клюквы, осоки (*Carex limosa, C. pauciflora*), в моховом ярусе – болотные сфагновые мхи (на кочках – *S. fuscum*, в мочажинах – *Sphagnum magellanicum, S. balticum*).

Нами было также описано ключевое сфагновое болото с сосной, богатое видами сосудистых растений (по всей видимости, за счет питания карбонатными грунтовыми водами) с *Angelica sylvestris, Cirsium oleraceum, Ligularia sibirica, Polygonum bistorta, Equisetum palustre, E. fluviatile, Eriophorum polystachyon, Menyanthes trifoliata* и др. со значительным участием орхидных (*Listera ovata, Leucorchis albida, Corallorhiza trifida, Dactylorhiza fuchsii, Gymnadenia conopsea*). Среди сфагновых мхов преобладают *S. warnstorfii, S. centrale*.

Особенности растительного покрова в основных ландшафтных районах массива

В пределах территории по геологическим особенностям можно выделить 3 крупных ландшафтных лесорастительных района (рис.41):

1. Северотаежный на безвалунных глинах и суглинках осташковского оледенения;
2. Северо- и среднетаежный с многочисленными выходами коренных карбонатных пород (мергели, известняки, гипсы), частично перекрытых маломощной суглинистой мореной московского оледенения;
3. Среднетаежный на валунной суглинистой морене московского оледенения.

В пределах каждого района могут быть выделены серии, связанные с особенностями рельефа и почвообразующих пород.

Ландшафтный лесорастительный район 1 представляет собой слабоволнистую заболоченную равнину сложенную безвалунными суглинками и глинами осташковского оледенения. Сеть речных долин и логов слабо разработана. В связи с особенностями рельефа и почвообразующих пород в ландшафте, здесь преобладают леса *серии заболачивания*. На относительно дренированных участках произрастают ельники черничные и черничные влажные. По мере увеличения заболоченности формируются ельники долгомошные, ельники сфагновые и сосняки сфагновые. Большую площадь занимают верховые болота. Леса *аллювиальной серии* встречаются в проточных ложбинах, вдоль ручьев и в логах. Для серии характерны ельники и сосняки хвощево-сфагновые и болотнотравяные. На песчаных отложениях (речной аллювий, флювиогляциальные отложения) в расчлененной части ландшафта формируются сосняки лишайниковые и черничные, а также ельники черничные и чернично-сфагновые.

Растительность **ландшафтного лесорастительного района 2** исследована только в северной части массива, частично приведена по литературе (Сабуров, 1972). Район может быть подразделен на следующие местности:

1. Водораздельные заболоченные равнины, сложенные преимущественно моренными суглинками. *Серия заболачивания.* В пределах данного типа местности в зависимости от степени заболоченности и трофности сформированы ельники черничные влажные, ельники сфагновые и постепенно изреживающиеся сосняки сфагновые. В бессточных котловинах формируются верховые и переходные болота и сосняки сфагновые на верховых и переходных торфах. *Аллювиальная серия.* Для проточных ложбин, ручьев и логов характерны ельники приручейные, хвощево-сфагновые и болотнотравяные. *Эллювиальная серия*. На возвышенных слабонаклонных участках урочища более дренированные. Для них характерны ельники черничные влажные (ровные и пологие участки) и ельники черничные (вершины склонов).

2. Расчлененная часть ландшафта с выходами коренных карбонатных пород. *Для мест выхода коренных пород* характерны сосняки с лиственницей. В травяно-кустарничковом ярусе присутствуют сибирские виды. На участках с более мощной мореной формируются ельники черничной и, реже, кисличной групп. При увеличении мощности морены в условиях поверхностного заболачивания развиты ельники чернично-сфагновые и долгомошные с участием сосны и лиственницы в верхнем ярусе древостоя. *Эллювиальная серия*. На пологих склонах развиваются сосняки черничные и лишайниково-брусничные с примесью лиственницы. На флювиогляциальных песках, перекрывающих карбонатные дочетвертичные породы, по мере снижения мощности песков сформированы сосняки лишайниково-брусничные и черничные с примесью лиственницы и ели. *Аллювиальная серия* развивается в логах, глубоко врезанных в равнину. В дренированных логах формируются ельники разнотравные, в более сырых – ельники приручейной и болотнотравяной групп. На супесчаных прирусловых валах произрастают ельники черничные и разнотравные, обогащенные сибирскими видами. На боровых террасах в долинах рек формируются сосняки лишайниковые. В понижениях между гривами развиты болота. Наиболее близкие к коренному берегу болота являются ключевыми (эвтрофными), поскольку питаются карбонатными грунтовыми водами.

Растительность **ландшафтного лесорастительного района 3** изучена экспедицией наиболее полно. Территория этого района представляет собой возвышенную равнину на суглинистой морене московского оледенения с разработанной сетью логов и речных долин. Наибольшую роль играют серии заболачивания и элювиальная (конечные морены, долины крупных рек); аллювиальная серия занимает небольшую площадь (лога, небольшие реки).

1. На слаборасчлененных водораздельных равнинах преобладает серия заболачивания – ельники долгомошные и сфагновые в сочетании с болотами и сосняками сфагновыми. Значительная доля болот носит переходный характер, в т.ч. встречаются болота аапа-типа, часть болот – ключевые, эвтрофные, что, видимо, следует связывать с карбонатностью грунтовых вод.
2. На расчлененных междуречьях значительную роль играет *элювиальная серия*. Для вершин и склонов моренных холмов и гряд характерны ельники черничные, на пологих склонах и слабо дренированных ровных участках сформированы ельники черничные влажные. На супесчаной морене на вершинах гряд формируются сосняки черничные. В бессточных западинах между грядами и холмами развивается серия заболачивания, обычно по мезотрофному ряду (ельники сфагновые, переходящие в осоково-сфагновые болота). Для аллювиальной серии, формирующейся в логах, характерны ельники хвощево-сфагновые и болотнотравяные.

3. На расчлененной части ландшафта (приречные участки) преобладают леса элювиальной и аллювиальной серий (на склонах – ельники черничные, в логах – ельники хвощево-сфагновые и болотнотравяные). На боровых песчаных террасах и на супесчаных отложениях вдоль речных долин преобладают сосняки лишайниково-брусничные и черничные.

9.4 Заключение

В Двинско-Пинежском массиве разнообразие растительных сообществ определяется, главным образом, режимом питания и увлажнения, которые, в свою очередь, зависят от положения сообщества в рельефе и ландшафте. Эти признаки в достаточной мере учтены при выделении ландшафтов и типов леса, что позволяет производить группировку местообитаний на ландшафтной и лесотипологической основах.

Наиболее богатые видами сосудистых растений сообщества формируются на ключевых болотах, в долинах ручьев и ложбинах стока, в нижних частях склонов, т.е. в местах с проточным увлажнением. По всей видимости, на склонах и в местах выходах грунтовых вод формируется наиболее благоприятный режим минерального питания, что особенно ярко проявляется в местах близкого залегания карбонатных дочетвертичных пород.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке WWF. Данные, использованные в данной работе, были собраны и любезно предоставлены группой специалистов: Рай Е.А., Яницкой Т.О., Журавлевой И.В., Луговой Д.Л. Определение мхов выполнено Чураковой Е.Ю. и Кушневской Е.В.

10 Причины и особенности распада коренных ельников водораздела рек Северная Двина – Пинега в Архангельской области

Борис Н. Огибин, Наталия А. Демидова
Северный научно-исследовательский институт лесного хозяйства, Архангельск

10.1 Введение

Согласно сложившемуся представлению о природе лесов, коренные ельники (Воропанов, 1950, Толмачев, 1974, Гусев, 1964, Дыренков, 1984, и др.) произрастают на занимаемых ими территориях длительное время, исчисляемое в северной тайге тысячелетиями. Происходит естественная смена поколений, формируются своеобразные пространственно-возрастные структуры древостоев ели, чем, вероятно, и обеспечивается более или менее равновесное состояние этих биосистем, их относительная стабильность. Однако механизмы и закономерности их становления изучены недостаточно. Вместе с тем, сохранившиеся летописи, статистическая и научная информация свидетельствуют об имеющихся фактах нарушений в виде равномерного, постепенного разреживания (отпада) древостоев ели по мере их развития вплоть до распада насаждений, что вызывало проблемы в ведении лесного хозяйства. Такие явления усыхания ельников на обширном пространстве Евразии отмечались неоднократно, начиная с XIV века, и в разных районах, но чаще были приурочены к средним и южным таежным широтам (Скуграви, 2004). Иногда размеры усыхания в отдельных лесных массивах достигали 40 млн. м^3 древесины.

Подобный распад ельников, носящий преимущественно естественный характер, без существенного влияния антропогенной деятельности или ее последствий, имел место и в Архангельской области. Значительное усыхание и расстройство ельников отмечено в начале XIX века на водоразделе рек Северная Двина и Пинега (Кузнецов, 1912). Здесь же были отмечены и менее масштабные проявления распада ельников в 1947 (рукопись Научного отчета Архангельского стационара

АН СССР, 1947) и в 1954 гг. (Неволин, Грицынин, 2002). Наблюдаемый ныне распад ельников в этом же районе области начался в конце девяностых годов прошлого столетия и продолжался вплоть до 2006 года. Усыхание ели распространилось от Выйского лесхоза на юге до Лешуконского и Пинежского на севере, охватив площадь 1 млн.890 тыс. га (Леонов, 2007).

Причинами подобных смен, распространенных по всему ареалу ели, чаще всего называют аномалии циркуляционных процессов в атмосфере, определяющие резкую смену погоды (сухие и жаркие годы), ветровалы, преобладание спелых и перестойных насаждений, развитие очагов корневых гнилей и стволовых вредителей, таких как короед типограф (Маслов, 1972, Катаев, Мозолевская, 1981 и др.). Сопутствующими факторами называют и антропогенные факторы: нерациональные способы рубок (в том числе – увлечение числа выборочных рубок в высоковозрастных ельниках), ведение хозяйства, ориентированного на монокультуры. Нередко указывают на цикличность (колебания от 20 до 100 лет) массового усыхания ельников.

10.2 Материал и методика

Основная часть натурных исследований по проекту выполнена в Верхневаеньгском лесничестве Березниковского лесхоза на водоразделе рек Северная Двина – Пинега в Архангельской области (рис. 42). На отобранных для экспериментальных работ участках ельников отсутствовали следы антропогенных воздействий и признаки повреждения насаждений пожарами. Лесная растительность на данной территории представлена преимущественно хвойными лесами, в основном спелыми и перестойными ельниками, произрастающими на моренных суглинках и супесях по платообразному водоразделу рек Северная Двина-Пинега. Эти ельники можно отнести к условно разновозрастным древостоям: возраст основной части древостоя – 150–290 лет, выраженного преобладания отдельных поколений не наблюдается.

10.3 Результаты и обсуждение

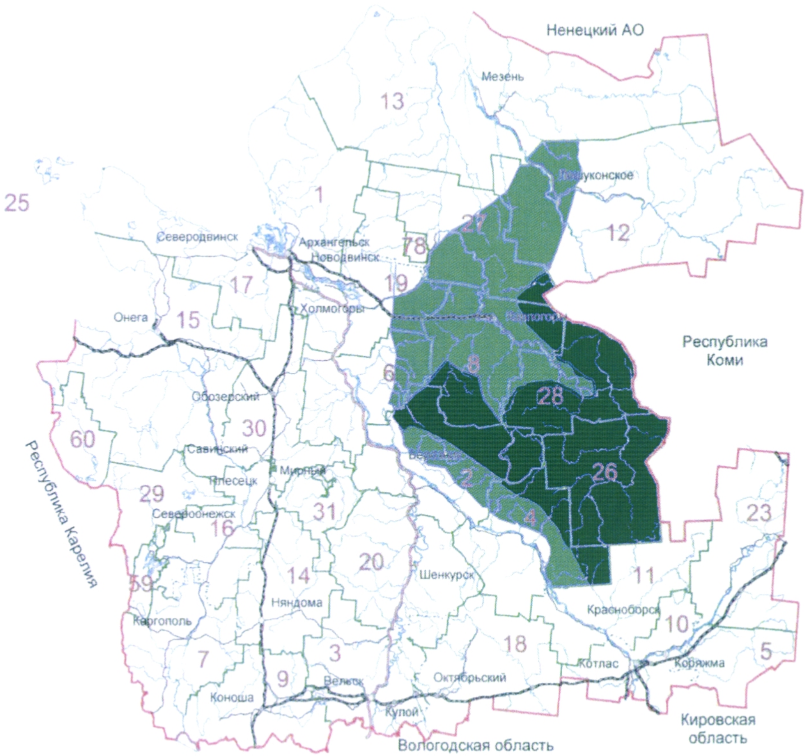
В результате опроса работников лесной охраны было установлено, что началом наблюдаемого распада ельников следует считать 1997–99 гг., когда в результате сильных ветров наблюдалось увеличение числа повреждений деревьев ветровалом и буреломом, захвативших, в среднем, 0,7% от общего количества деревьев ели. Кроме того, зимой 2000–01 и 2001–02 гг. на всей территории наблюдался массовый снеголом ели, в отдельных местах повредивший до 50% деревьев. На общем фоне ухудшения санитарного состояния ельников в анализируемые периоды отмечались значительные отклонения среднемноголетних значений метеорологических показателей от обычной картины, характерной для этих мест. Материалы метеостанций Верхняя Тойма и Двинской Березник свидетельствуют, что в течение 1995–2005 гг. среднесуточная температура воздуха вегетационных сезонов (с июня по август) превышала многолетнюю среднюю на 0,5–4,0^{0}С (табл. 10). Сумма осадков в эти же периоды отличалась от средней многолетней с -112 до +76 мм. Наиболее резкие отклонения от нормы наблюдались в июле месяце.

Таблица 10. Колебания гидротермического коэффициента Селянинова за июль-август 1995–2007 гг. (по метеостанциям Верхняя Тойма-Двинской Березник)

Годы	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007
ГТК	1,45	1,15	0,43	1,72	1,25	1,22	0,84	0,65	1,10	0,72	0,78	1,19	1,95

Примечание: ГТК= ΣР * 10/ΣТ, где ΣР – сумма осадков, мм; ΣТ – сумма среднесуточных температур за заданный период времени, °С.

Гидротермический коэффициент Селянинова за вегетационные периоды в целом колебался от 0,5 до 1,9 с минимальными значениями 0,43 (1997 г.) и 0,65 (2002 г.). Отметим, однако, что значение гидротермического коэффициента ниже 1,0 повторялось два года подряд в 2001–02 гг. и 2004–05 гг., что выводит данный показатель погоды в разряд одного из ключевых факторов, дающих толчок к усилению интенсивности ослабления и распада перестойных ельников (табл. 11). Отметим, что на усыхании подроста ели под пологом леса это не отразилось.



Лесхозы

1 Архангельский	12 Лешуконский	26 Выйский
2 Березниковский	13 Мезенский	27 Пинежский
3 Вельский	14 Няндомский	28 Сурский
4 Верхнетоемский	15 Онежский	29 Приозерный
5 Вилегодский	16 Плесецкий	30 Обозерский
6 Емецкий	17 Северодвинский	31 Пуксоозерский
7 Каргопольский	18 Устьянский	55 лесхоз №155
8 Карпогорский	19 Холмогорский	59 Кенозерский НП
9 Коношский	20 Шенкурский	60 Водлозерский НП
10 Котласский	23 Яренский	78 Пинежский государс
11 Красноборский	25 Соловецкий	твенный заповедник

Рис. 42. Схема расположения лесов Архангельской области.

Таблица 11. Распределение ели по состоянию и времени отмирания.

Категории состояния и периоды отпада ели	Количество деревьев %	Средний диаметр см
Всего	100	22,8
Живые		23,4
в т.ч. катег. сост.1–2	53,8	23,7
катег. сост.3	3,1	16,8
Погибшие стволы	43,1	21,6
в т.ч. в 2006–07 гг.	15,1	20,1
в 2004–05 гг.	19,5	23,5
в 2001–03 гг.	1,6	20,9
В 1998–2000 гг.	0,7	25,1
Старый валеж	6,2	18,8

Установлено, что текущее усыхание (распад) ельников происходило неравномерно по площади и изменялось от диффузного (усыхание в пределах 3–20%), имеющего место чаще всего, до куртинно-группового (21–55%), редко сплошного. В 1899–1900 гг. (Успенский, 1903) усыхание ели носило групповой характер (обычно по 10–20 деревьев) и было приурочено, в основном, к еловым борам и долгомошникам (в согре усыхали лишь отдельные деревья).

Среди факторов, обусловливающих усыхание ельников, очень часто упоминается массовое размножение вредных насекомых и развитие гнилевых болезней ствола и корней.

Наиболее активным из вредителей, заселяющим ослабленные ели, несомненно, является короед-типограф. Заселение им ели в текущем году часто можно было зафиксировать только по наличию буровой муки на поверхности стволов, т.к. по развитию кроны и охвоению эти деревья визуально не отличались от условно здоровых. Встречаемость поселений типографа на усыхающих елях в разные годы колебалась от 83 до 100%, а заселяемая им площадь поверхности стволов – от 53 до 89%. Однако средняя плотность поселения типографа во все проанализированные генерации едва превышала нижние границы средних величин, а численность молодого поколения была низкой (табл. 12). Оценку проводили в соответствии с градациями, принятыми действующим Наставлением по надзору. Таким образом, несмотря на высокие показатели встречаемости короеда-типографа на усыхающих елях, его размножение в районе исследований не могло существенно повлиять на интенсивность отпада деревьев.

Таблица 12. Плотность поселения типографа и успешность его размножения.

Генерация, год	Плотность поселения на 1дм²				Энергия размножения
	По количеству семей		По числу маточных ходов и брачных камер		
	среднее	лимит	среднее	лимит	
2005	2,36	1,6–3,2	5,82	4,2–7,8	0,3
2004	2,76	1,4–6,0	6,34	3,0–14,5	0,69
2002–2003	4,37	1,5–7,2	9,15	3,5–14,8	0,2

Из возбудителей корневых и стволовых гнилей ели были обнаружены: *Phellinus pini* var. *abietis* Pil. (еловая губка), *Polystictus circinatus* var. *triqueter* Bres.(еловый трутовик), *Fomitopsis annosa* Karst. (корневая губка). В обследованных древостоях поражение этими болезнями ели не превышало 10%. Чаще встречались многочисленные плодовые тела *Fomitopsis pinicola* Karst. (окаймленный трутовик) на ели и *Fomes fomentarius* L. (настоящий трутовик), *Phellinus igniarius* Quel. (ложный трутовик) на березе, но их развитие ограничивалось уже погибшими деревьями.

10.4 Выводы

- Описываемые процессы распада присущи перестойным ельникам.
- Толчком к их развитию являются засушливые вегетационные сезоны.
- Интенсивность распада еловых насаждений, вероятно, зависит от пространственно-возрастных особенностей древостоев.

11 Структурная перестройка старовозрастных ельников Архангельской области в результате их массированного пятнистого усыхания

Василий Ф. Цветков, Илья В. Цветков
Архангельский государственный Технический Университет

11.1 Введение

Сохраняет актуальность проблема массированного пятнистого усыхания старовозрастных ельников Архангельской области. Первые сигналы о появлении этого бедствия в лесу появились в 1999–2000 гг. Как сегодня выяснено, очаг, обнаруженный в Верхневаеньгском и Рочегодском лесничествах (среднее междуречье Северной Двины и Пинеги; приблизительно 42 ° в. д. и 63 ° с. ш.) был не единственным в регионе. Причем темпы разрастания площадей первичных пятен – фрагментов усыхания, были неодинаковыми в разных частях указанного района и за его пределами (Цветков, 2002; Цветков, Цветков, 2007а,б).

Как оказалось, явление это – не такое уж редкое в масштабе лесоводственных измерений и на европейском Севере в XIX–XX веках отмечалось не однажды. Широко известно это явление и лесоводам других территорий России (Центральной и Восточной Сибири, Западного Урала, Северо-Восточного Поволжья). Не раз отмечалось такого рода усыхание в Центральной России, в Костромских, Нижегородских и Подмосковных старовозрастных лесах. Но чаще всего, по свидетельству ученых (Факторы регуляции…,1983; Федоров, Сарнацкий, 2001), это явление отмечалось в Белоруссии. Лесоводы связывают его с чрезмерным осушением лесных заболоченных земель белорусского Полесья.

Явление массированного пятнистого усыхания ельников и пихтарников – не единственная траектория развития лесных экосистем среди разнообразных «сценариев» дигрессивной динамики лесов, но, очевидно, занимает особое место.

В многовековых циклах динамики коренных ельников имеет место определенная периодичность (Анишин,1970, Комин,1963, Столяров, Кузнецова, 1970; Казимиров,1971, Дыренков, 1984). Лесоводы связывают повторяющиеся 500–600(660)-летние циклы динамики ели и пихты с 40- или 80-летними (приближенно) интервалами между периодами увеличения отпада деревьев старшего поколения (генераций 240–280-летних елей). На эти этапы многовековых циклов в свою очередь накладываются (с определенным запаздыванием) стадии возобновления темнохвойных пород. В итоге, коренные насаждения ельников и пихтачей оказываются всегда разновозрастными, но с различной и постоянно изменяющейся возрастной структурой.

Цикл слагается из шести-восьми этапов, представляющих собой перекрещивающиеся траектории процессов отпада и возобновления древостоя. Завершается цикл этапом максимального разрушения остатков старших поколений. В европейской части тайги, по мнению Н.И. Казимирова (1971), более четко проявляются именно 80-летние этапы 600-летних циклов. Еще более сложную (но также цикличного типа) динамику насаждений показывает Е.П. Смолоногов (1990) на примере кедровых лесов Западной Сибири.

П.А. Анишин (1970) по итогам анализа динамики разновозрастных ельников Республики Коми разделяет многолетние циклы динамики ельников на 7 периодов (звеньев), последний из которых рассматривает как период интенсивного отмирания старших поколений ели. В этом периоде четко выражены разновозрастность и двухярусность древостоя. Первый ярус – 7Е(180)3Е(250). Второй ярус – 10Е(100). По-существу, древостои сложены тремя поколениями, которые И.И. Гусев (1978) обозначает как условно «приспевающие, спелые и перестойные древостои». Большинство цитируемых выше лесоводов считают рассмотренный сценарий динамики развития ельников наиболее характерным для коренных темнохвойных разновозрастных таежных лесов. Отметим, что в приведенных сценариях имеет место некоторая расплывчатость очертаний циклов – как в колебаниях численности и длительности отдельных этапов, так и в целом, что связано с различиями в природе лесных экосистем и условиях произрастания.

На этом фоне 80-летних повторений «вспышек» самосева имеют место спонтанно возникающие микроочаги возобновления ели, которые образуются за счет регулярного отпада деревьев мелкими группами. Такой ход событий известен как «оконная» динамика старовозрастных насаждений (Анишин,1981; Факторы регуляции…, 1983; Пугачевский,1992). Сегодня нет доказательного ответа на вопрос, какой же из этих двух сценариев надо считать первичным, основополагающим, а какой – вторичным, сопутствующим. Оба они базируются на естественных природных закономерностях.

Летом 2002 года в первоначально обнаруженном пункте в междуречье Северной Двины и Пинеги площадь усыхания ельников оценивалась ориентировочно (по выборочным обследованиям) в 300–350 тысяч га. По итогам лесопатологического обследования 2005 года, произведенного московскими специалистами, площадь усыхания превысила 1,5 млн. га. Окончательные размеры бедствия остаются не установленными. Существует точка зрения, что общая площадь усыхания, охватывающая по состоянию на 2008 год несколько лесхозов, превысила 7,5 млн. га. На долю погибшей и гибнущей древесины в этом ареале приходится не менее 180–200 тысяч га с общим запасом до 35–40 млн. $м^3$.

11.2 Материал и методика

Исследования явления массированного пятнистого усыхания ельников были продолжены в 2007 году в рамках Финляндско-Российского проекта «Северные бореальные леса». Проанализирована структура старовозрастных ельников, подвергшихся массированному пятнистому усыханию в разное календарное время, т.е. на разных этапах развития данного явления. Было выбрано два объекта исследований – насаждение в пункте «Ухменьга», подвергшееся массированному усыханию в 2002–2003 гг., а также древостой в пункте «Карпогоры», пораженный в 2000–2001 гг. Обследованные насаждения представляют собой совокупность старовозрастных (климаксового типа) ельников-черничников свежих (рис. 43). Выстраивание информации по обследованным объектам в хронологический ряд позволило не только расширить общую продолжительность наблюдений явления усыхания, но и попытаться углубить знания о кинетике распада древостоев посредством датирования времени отмирания деревьев. Была испытана модель датирования гибели деревьев по комплексу морфометрических, патологических и анатомо-физиологических признаков, позволяющая с вероятностью до 85% (Федоров, Гильманов,1980) устанавливать год гибели дерева с ретроспективой до 5 лет.

Традиционно при обследованиях деревья разделяли на известные категории состояния (классы повреждения): условно здоровые (I); ослабленные (II); сильно ослабленные (III); гибнущие (IV); свежий сухостой (V); старый сухостой (VI). Индексом VII обозначался ветровал, VIII – бурелом.

В основу модели датирования положено разделение совокупностей деревьев V и VI классов на подклассы. При обследовании насаждений выделяли следующие категории (классы и подклассы): сухостой свежий – деревья, погибшие в текущем году (V) и прошлом году (Va); сухостой недавний – деревья, погибшие 2–3 года назад (Vб); давний сухостой – деревья, погибшие 4–7 лет назад, в начале массированного усыхания (VI); старый сухостой – давно погибшие деревья, до начала массированного усыхания (VIa). Такой подход позволил сразу же с достаточной достоверностью разделить погибшие деревья на погибшие «до начала массированного усыхания» и «в период массированного усыхания», т.е. через 7–8 лет. Одновременно представилась возможность дифференцировать морфометрию различных категорий деревьев, а также роль биометрических и лесоводственно-таксационных показателей в определении статуса деревьев в древостое. Использовали опыт определения возраста деревьев по коре (Волосевич,1970).

11.3 Результаты и обсуждение

Рассматриваемое на примере лесов Архангельской области явление заметно отличается от изученных ранее. Здесь, на огромных пространствах коренных лесов оно приобрело характер природной катастрофы. Массивы старых еловых насаждений поражаются пятнами. Растет захламленность насаждений, они превращаются в непроходимые завалы мертвых деревьев. По свидетельству лесопромышленников, на лесосеках, попавших в очаг усыхания, выход самого ценного сортимента – пиловочника, снижается на 30–40 %.

Среди обследованных преобладали насаждения с составом 8–9Е1–2Б, характерным для старовозрастных ельников средней тайги. По структуре полога древостои среднеполнотные, с куртинной вертикальной сомкнутостью, разновозрастностные. Отдельные поколения ели не всегда четко выражены. В древостоях выделяется условно три возрастных категории со следующими основными возрастными интервалами: глубоко перестойные (200–260 лет), спелые и слабо перестойные (150–180) и приспевающие (90–140 лет). Соотношение среднего числа деревьев указанных возрастных категорий в свежих черничниках изменялась от 18 до 34, от 26 до 49 и от 20 до 44 % соответственно. В конкретных насаждениях возрастной интервал может изменяться и выходить за указанные рамки. Изменяются и соотношения возрастов между категориями. Не менее изменчивым оказалось также соотношение запасов стволовой древесины в древостоях приведенных возрастных категорий.

По представлениям биогеоценологов, массивы указанных лесов с полным основанием должны быть отнесены к категории климаксовых. Для таких лесов, как известно, характерны выраженная разновозрастность древостоя эдификатора, относительно невысокий, сбалансированный с отпадом прирост и установившийся видовой состав напочвенного растительного покрова. Предполагается, что на стадии климакса под «контролем» эффективной саморегуляции находится не только баланс фитомассы и видовое разнообразие, но также патогенный фон лесных биогеоценозов. Таким образом, процесс отпада в фитоценозах климаксового типа обусловлен естественными спонтанными явлениями (естественным старением, поражением еловой губкой и другими ксилотрофами, ветровалом, буреломом, снеголомом). Отпад в таких древостоях составляет 1–2 % от запаса стволовой массы при естественном течении событий (Гусев,1989; Цветков, 2006а, 2006б).

Сегодня по отношению к пространствам с охваченными катастрофой ельниками правильней говорить не как об очагах усыхания, а как об огромном ареале поражения своеобразного «кружевного» характера. Причудливые узоры в пространстве образуют разрозненные массивы еловых насаждений с разной выраженностью патологии, перемежающиеся условно не пораженными еловыми лесами и здоровыми насаждениями других пород (березняками, сосняками, осинниками).

Пятна усыхания распространены в насаждениях беспорядочно и представлены группами разных размеров от 0,02 до 1,0 га. Возрастная структура пораженных древостоев также весьма разнообразна. Можно говорить преимущественно о двух типах древостоев: а) с преобладанием деревьев старших поколений (перестойных); б) с доминированием приспевающих и спелых. Значительное количество погибших елей II и Ш поколений чаще отмечалась в древостоях, пройденных выборочными рубками (Веркольское лесничество). Общее долевое участие погибших деревьев ели по выделам колеблется в больших пределах – от 8 до 36 % от численности деревьев главной породы. Доля гибнущих и сильно ослабленных деревьев в обследованных насаждениях Карпогорского лесхоза не превышает 15 % по их состоянию на 2007 год.

Характер границ пятен усыхания в массиве ельника различен. Можно говорить о трех принципиально различающихся вариантах пространственной агрегации совокупностей гибнущих деревьев в пят-

Рис. 43. Фрагмент участка усыхающего ельника черничничного в кв. 124 Карпогорского лесничества (2007 г).

нах усыхания – с четкими контурами пятен, с размытыми границами таковых, а также с диффузным размещением усыхающих елей в массе живых деревьев.

Структура древостоев, пораженных различными типами пятнистого и диффузного усыхания, может существенно различаться. Если в одних случаях условно здоровые ели представлены особями из основной части полога, то в других – преимущественно деревьями III класса Крафта, т.е. близкими к средним по древостою. В Рочегодском лесничестве на лесосеках 2002–2003 годов погибшие деревья, отнесенные к категории «старый сухостой», были представлены, в основном, деревьями I–II классов и елями приспевающего поколения – деревьями IV–V классов Крафта. На части лесосек усыхали деревья, в основном, нижних классов, т.е. отмирание происходило по типично низовому типу.

Таким образом, отмирание деревьев ели в пятнах усыхания может протекать по верховому, низовому и диффузному типам. Последний подразумевает беспорядочное расположение пораженных деревьев в пространстве древесного полога. Существенно, что специфический «ударный» характер отмирания деревьев в последние годы меняет сложившиеся в лесной патологии представления о понятиях «свежий» и «старый» сухостой. При массированном усыхании многие деревья, погибшие в прошлом году по своему облику явно схожи со «старым сухостоем».

Обследованные древостои характеризуются небольшой примесью сопутствующих пород (береза, осина, сосна, лиственница по запасу составляют 8–11 %). Ель представлена тремя поколениями. Лесоводственная, биосоциальная структура и ряд показателей состояния еловых древостоев приведены в таблицах 13–16.

Таблица 13. Общая структура совокупностей деревьев ели разных поколений в двух пунктах обследованных усыхающих ельников.

Поколение	Кол-во деревьев, %	Возраст, лет*	Диаметр ствола, см*	Высота, м*	Доля запаса, %	Класс Крафта	Средний классс повреж-де-ния
Ухменьга (кв.48 Вершинского лесничества)							
III	28,6	70–135 (110)	10–14 (12,2)	8,8–11,1 (11,7)	9,9	III,10	II,24
II	60,8	100–190 (170)	16–31 (19,0)	14,0–18,3 (170)	39,9	II,88	II,14
I	10,6	175–240 (200)	32–46 (33,8)	18,8–23,8 (22,0)	50,2	II,24	III,70
Карпогоры (кв 4 Карпогорского лесничества)							
III	8,0	90–120 (115)	12–14 (13,0)	8,8–14,0 (12,1)	7,7	III,04	III,10
II	81,2	110–200 (180)	17–29 (18,2)	14,6–19,8 (17,2)	59,3	II,96	II,22
I	10,8	190–230 (205)	29–38 (32,3)	18,0–24,0 (21,3)	33,0	II,17	III,88

*приведены размах варьирования и среднее значение (в скобках)

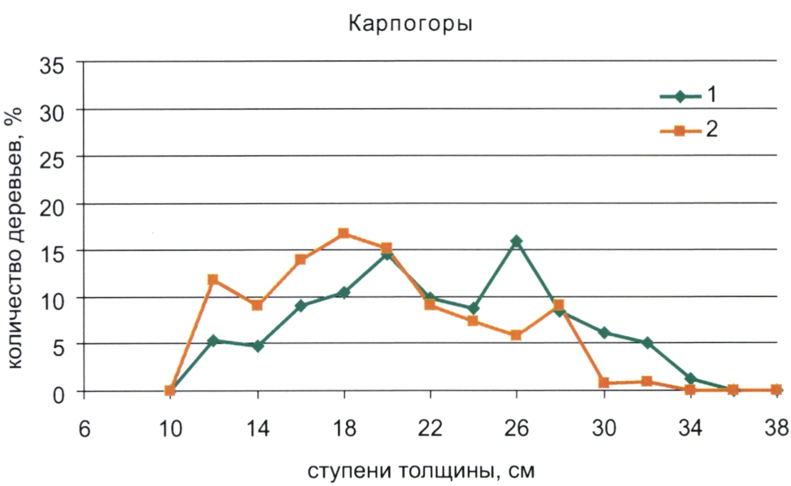


Рис. 44. Структура елового древостоя, подверженного пятнистому усыханию: 1) доля от общего количества деревьев, %; 2) доля условно здоровых деревьев по ступеням толщины, %.

Различия отмечаются в доле участия, социальных статусах и классах повреждения деревьев разных поколений. Имеют место различия в распределении деревьев по ступеням толщины и связанных с ними возрастным группам. В пункте «Ухменьга» деревья III поколения характеризуются большим возрастным интервалом и диаметром ступеней, чем в пункте «Карпогоры».

Меньше всего различий наблюдается по средним значениям биосоциальных классов деревьев ели. Характер распределения общего количества и условно здоровых деревьев ели по ступеням толщины показан на рис 44.

Структура древостоя ели по категориям состояния показана в таблице 2. Представленные различия древостоев по соотношению деревьев разных категорий обусловлены несколькими причинами и, прежде всего, различной длительностью стадии усыхания. Древостои существенно (более чем в пять раз) различаются по количеству условно живых деревьев ели. Имеют значение также различия в возрастной структуре древостоев, в общей густоте деревьев ели, в характере размещения деревьев разных поколений в пространстве. Эти показатели не могли не сказаться на показателях биосоциального статуса отдельных категорий деревьев, а значит, и на их толерантности.

Таблица 14. Распределение количества деревьев по классам состояния, шт./ %.

Объект	Общее количество	Живые	Условно здоровые	Ослабленные	Гибнущие	Погибшие
Ухменьга	1166 100	962 82,5	90 7,7	476 40,8	396 34,0	204 17,5
Карпогоры	894 100	560 62,6	406 45,4	78 9,3	76 7,9	334 37,4

Существенно, что различия в структуре пораженных популяций ели, связанные с различиями в возрастной структуре, соотношении поколений, полноте и пространственной организации древостоев, были выявлены и на других объектах исследований в 2007 году. Таким образом, процессы поражения древостоя и ход усыхания групп деревьев оказываются не такими уж гомогенными во времени. Об этом также убедительно свидетельствует структура групп погибших деревьев ели (табл. 15).

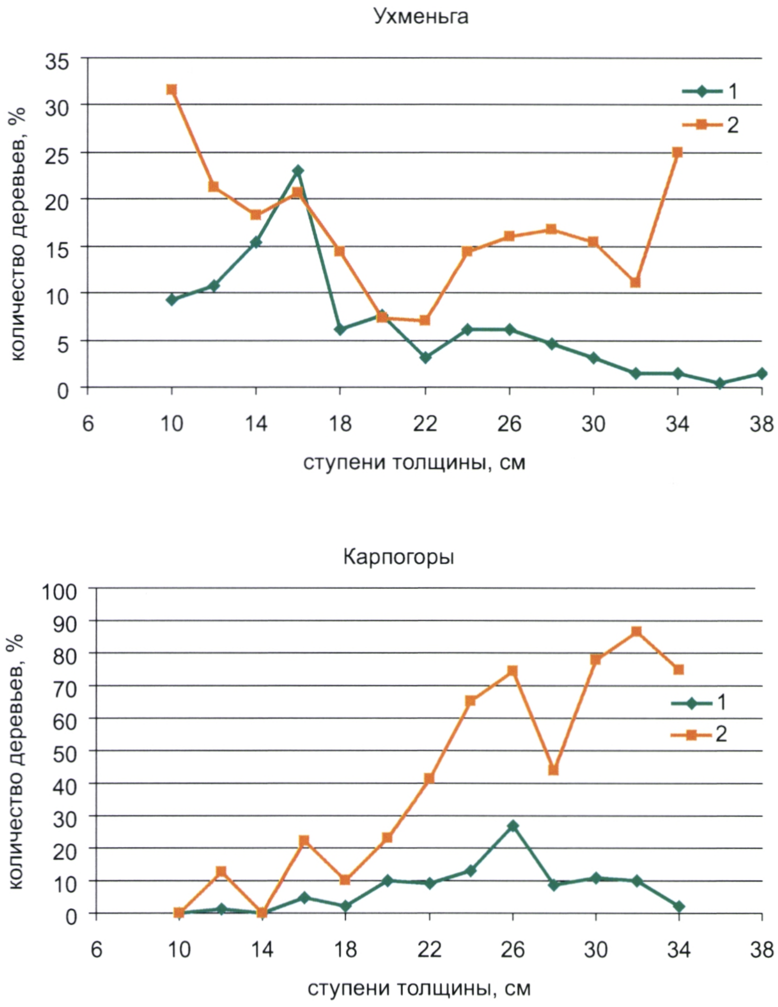


Рис. 45. Структура погибшей части елового древостоя в районах массированного пятнистого усыхания:
1) распределение погибших деревьев по ступеням толщины, %;
2) доля погибших деревьев в ступенях толщины, %.

Рис. 46. Пятно усохшего ельника в Карпогорском лесничестве через 5–6 лет после начала усыхания).

Таблица 15. Структура погибших групп деревьев, шт/ %.

Объект	Общее количество погибших деревьев	Погибшие до массового усыхания	Погибшие в период массированного усыхания и позже	Погибшие в первые 1–2 года массового усыхания	Погибшие в последующие 3–5 лет
Ухменьга	204 100	48 23,8	156 76,2	126 61,7	30 14,3
Карпогоры	334 100	28 8,4	306 91,6	202 60,5	104 31,1

В пятнах подверженных усыханию древостоев наблюдается сходное количество отпада в первые два года усыхания. На рис. 45 показано общее распределение в древостоях погибших деревьев по ступеням толщины и доля их в пределах каждой из ступеней. Рисунок демонстрирует, с одной стороны, процесс усыхания деревьев всех категорий крупности и возрастных групп в обоих древостоях. Главным образом усыхают деревья I и II поколений. С другой стороны, показаны различия по вкладу в погибшую часть разных частей древостоев. В районе Ухменьги погибшая часть деревьев III поколения значительно выше, чем в ельнике в Карпогорах.

Сопоставление данных по структуре древостоев разных категорий состояния с продолжительностью массированного усыхания позволяет получить показатели кинетики гибели ели, приведенные в таблице 16.

Таблица 16. Распределение мёртвых деревьев ели по категориям давности гибели, %.

Категории давности гибели деревьев	Год наблюдений					
	2	3	4	5	7	8
Погибшие в текущем году	60–66	20–22	2–7	2–1	1	
Погибшие в прошлом году	44–59	11–23	8–11	4	2	
Погибшие 2 года назад	51–62	30–36	6–9	3–5	4	3
Погибшие 3–4 года назад	-		34–47	14–21	9	1
В среднем	50	23	7	5	4	1

Разница между количеством деревьев, погибших в течение 8 лет, и погибших в период со второго по восьмой год после начала усыхания составляет 10%. Эти 10% приходятся, в среднем, на первый год массированного усыхания. Усредненный показатель по результатам всех имеющихся у авторов материалов позволяет показать обобщенную кривую кинетики усыхания. Усредненная кривая динамики гибели деревьев представляет собой куполообразную кривую с выраженной правой ассиметрией.

Исследования, проведенные в 2007–08 годах в Березниковском Верхнетоемском лесхозах в бассейне Северной Двины, а также а Карпогорском и Веркольском лесничествах в бассейне Пинеги, показали, что помимо коренных лесов интенсивное усыхание происходит и в производных насаждениях. Последние представлены участками продуктивных ельников, пройденных выборочными рубками в 30-е и 50–70-е годы прошлого века. Эти древостои были дважды или трижды омоложены посредством вырубки перестойных деревьев. При этом неизбежно происходило изменение породного состава насаждений. Насаждения такого типа тяготеют обычно к водоохранным зонам вдоль берегов рек, где производили рубки. Нередко в таких насаждениях отмечается значительное участие березы, осины и относительно молодой сосны.

Примесь ели в производных лесах, обследованных в 2007 году в Рочегодском, и Тимошинском лесничествах, к началу столетия (к моменту возникновения очага) оценивалась, в среднем, 2–3 единицами состава. Примесь других пород и осуществленное омоложение древостоев не повлияли на масштабы поражения ели. Такие производные насаждения в Веркольском лесничестве (кв. 14) оказались даже более расстроенными, чем коренные ельники Верневаеньгского и Рочегодского лесничеств. Здесь массированному усыханию ели оказались подвержены как коренные, так и производные насаждения, в том числе смешанные по породному составу.

Исследования показали, что в лесных массивах, пораженных пятнистым усыханием ели, дигрессивные явления развиваются по нескольким сценариям. Пятнистое массированное усыхание в перестойных насаждениях проявляется обычно на фоне других типов дигрессивных «траекторий» ели. Среди таковых, составляющих естественный патологический фон, встречаются: спонтанное отмирание деревьев по старости, спорадическое мелкогрупповое и рассеянное в пространстве отмирание от грибных болезней (еловой губки, трутовика Швейница и, возможно, других дереворазрушающих грибов). Почти повсеместно распространены ветровал и бурелом. Бурелом часто является заключительным аккордом для деревьев, пораженных ксилотрофными грибами. В некоторых случаях драматизм ситуации усиливается за счет снеголомов, от которых обычно страдают средние поколения «спелой» ели в разновозрастных насаждениях.

Наиболее распространены случаи массированного усыхания на фоне гибели по причине естественного старения. Почти повсеместно встречается отмирание деревьев, пораженных гнилевыми болезнями, а также вследствие ветровалов, буреломов и снеголомов. И все же при таких комбинациях «траекторий» на долю массированного усыхания приходится обычно 80–90% количества гибнущих деревьев.

Отмечено, что усыхание массированного типа происходит чаще через регулярный тип дефолиации (усыхает равномерно вся хвоя по всей образующей поверхности кроны) при почти одновременной интенсивной потере коры в средних и нижних частях ствола. При этом обычное для естественного старения явление дехромации (пожелтения или побурения хвои) перед ее отмиранием при массированном усыхании проявляется практически одновременно с дефолиацией. Значительно реже массированное усыхание идет по низовому типу. Такое течение событий чаще отмечается в густых куртинах хорошо выраженной разновозрастной структуры.

Отмирание естественного характера (при исчерпании деревом отпущенного ему жизненного ресурса) индицируется обычно относительно равномерно нарастающими во времени темпами дехромации,

Таблица 17. Темпы дигрессии куртин, групп и отдельных деревьев ели при разных «сценариях» дигрессии.

«Сценарии» отмирания по причинам дигрессии	**Продолжительность прохождения стадий дигрессии по категориям состояния (классам повреждения), лет**						
	I–II	**II–III**	**III–IV**	**IV–V**	**III–V**	**II–V**	**I–V**
1. Естественное старение	5–7(10)	3–5(7)	2–3	1–3	3–5	10–12	>12
2. Ударное подтопление	1	< 1	< 1	< 1	2–3	3–4	4–5
3. Регулярное подтопление	2–5	1–3	1–2	< 1	4–5	5–7	7–10
4. Гнилевые болезни (комлевые)	<10 (15)	3–5	2–3	1–2	3–5	5–10	>10–15
5. Эмиссии поллютантов, ударные(> 1,0мг/ м3)	1	1–2	1	2–3	4–6	5–7	6–8
6. Эмиссии поллютантов регулярные (<0,05 мг/м3)	5–7	3–5	2–3	1–3	7–10	10–12	>15
7. Ветровал, бурелом, снеголом							<1
8. «Оконная» динамика							1–15
9. Массированное пятнистое усыхание		до 1	до 1	до 1	1–2	1–3	2–3(4)

которая последовательно переходит в дефолиацию. Изменение цвета хвои и ее отпад могут проходить при этом как по низовому, очаговому, так и по регулярному типам.

«Траектории» отмирания деревьев при разных типах ухудшения жизненного состояния древостоев оказываются неодинаковыми. Представляется интересным сопоставить некоторые известные сценарии отмирания ели с анализируемым массированным пятнистым усыханием (табл. 17).

Как следует из таблицы 6, темпы отмирания при массированном усыхании сопоставимы с самыми катастрофическими случаями гибели ели.

Обследования древостоев, проведенные в разных пунктах региона, показывают, что структура гибнущей части еловых древостоев оказывается довольно разнообразной. Это обусловлено множеством причин, среди которых разные количественные соотношения сценариев дигрессии по численности деревьев и различия в кинетике процессов ослабления и гибели. Не могут не проявиться также различия в биосоциальной структуре совокупностей деревьев в древостоях, а также неодинаковые соотношения деревьев разных категорий взаиморасположения и функционально-хозяйственной роли в древостоях. Ввиду перечисленных причин, жизнеспособность насаждений будет снижаться разными темпами и с разной интенсивностью, неодинаковым окажется и материальный ущерб для народного хозяйства.

Ряд исследователей (Воронцов, 1958, 1978; Маслов, 1972; Факторы регуляции…, 1983, Манько, 1987; Федоров Н.И., Сарнацкий, 2001; и др.) выдвигали предположение, что вероятными причинами массированного пятнистого усыхания ели в старовозрастных насаждениях являются выходящие за рамки усредненных значений, отклонения от нормы сопряженных показателей влагообеспеченности и теплообеспеченности (сумм и режимов осадков, величин стока и испарения вместе с колебаниями сумм эффективных температур по периодам). Известно, что очень важный для функционирования лесных биогеоценозов гидротермический коэффициент Селянинова в районах европейской тайги изменяется по годам в три и более раза. Подобные стрессы, теоретически, не могут оставаться без последствий.

По-видимому, охарактеризованное явление – биологически и экологически обусловленное природное свойство популяций ели и, вероятно, пихты. Кстати, массированное усыхание ценопопуляций пихты сибирской авторы наблюдали в августе 2008 года в Уренском районном лесничестве Нижегородской области. Известно, что подобное явление отмечается периодически и у других видов *Picea* (у ели белой и черной на американском континенте, у ели аянской в Приморье). Рассматриваемое свойство ели, также как изменение с возрастом ее теневыносливости, способности к вегетативному размножению и исключительному полиморфизму, определенным образом сопряжено с циклами развития популяций. Можно предположить, что в процессе очередного цикла развития насаждений в биогеоценотических связях постепенно накапливается комплекс сложных противоречий, который завершается взрывным массированным усыханием группы деревьев в пользу продолжения существования омолаживающейся популяции. Очевидно, что накопление противоречий происходит по-разному в экосистемах разного строения и фитоценотической структуры, в разных районах ареала и типах лесорастительных условий. Поэтому отсутствует четкая периодичность в явлении массированного усыхания. Безусловно, существуют какие-то «спусковые крючки», которые также нарушают периодичность явления. Нельзя исключать воздействие изменения климата, аэротехногенного загрязнения окружающей среды, отступлений в правилах эксплуатации лесов, которых становится все больше, и других факторов.

В одном можно не сомневаться – рассматриваемое явление массированного усыхания и расстройства еловых лесов – явление обратимое. Пройдут годы (несколько десятилетий) и произойдет естественное восстановление лесных жкосистем, подвергшихся массированному пятнистому отмиранию деревьев. Это произойдет быстрее, если человек оставит эти экосистемы в покое, предоставит природе самой выбирать пути оздоровления экосистем.

Исследования показывают, что преобладающая часть ельников в ареале массированного усыхания хорошо обеспечена подростом главной породы (Табл. 18). Подобная ситуация, в целом, характерна для большей части еловых лесов региона.

Таблица 18. Доля площадей с подростом разной густоты, %.

Тип леса	Густота подроста, тыс. шт./га				
	< 1,5	1,5–2,0	2,0–3,0	3,0–3,5	3,5–4,5
Ельник травяный	14	24	33	22	7
Ельник черничный свежий	15	28	27	21	9
Ельник черничный влажный	23	37	23	17	-
Ельник долгомошный	20	41	22	16	1
Среднее	18	36	24	19	3

Как показывают наблюдения, доминирует повсеместно подрост средних и крупных категорий с хорошим жизненным состоянием (баллы 6,7–8,6 по 10 балльной шкале). В 2008 году студенты кафедры лесоводства и почвоведения Архангельского государственного технического университета, изучали состояние лесовозобновления в усыхающих ельниках Верхнетоемского и Карпогорского лесхозов и выявили эффект оздоровления подроста ели в пятнах усыхания. Так, увеличивалась средняя продолжительность жизни хвои подроста ели с 9,6 до 10,4 лет, что свидетельствует об оздоровлении деревьев под пологом леса.

В определенной степени потенциал "самоомоложения" насаждений будет обусловливаться возрастной структурой подроста, о которой можно судить по насаждениям самых представленных типов леса (табл. 19).

Таблица 19. Возрастная структура подроста ели в ельниках черничных и долгомошных междуречья С.Двины и Пинеги (по данным лесоустройства).

Тип леса	**Доля подроста в возрасте, лет (%)**				
	< 20	**20–30**	**31–40**	**41–60**	**60–80**
Ельник черничный свежий	6	15	23	36	20
Ельник черничный влажный	6	12	14	40	28
Ельник долгомошный		8	13	49	30
Среднее	6		32	40	22

Высокий возраст подроста не является причиной ухудшения его жизненного состояния. Это давно подтверждено исследованиями, проведенными во многих районах тайги, в том числе в Архангельской области (Казимиров, 1971; Волосевич, 1970; и др.). Пространственное размещение подроста под пологом насаждений характеризует таблица 20.

Таблица 20. Характер пространственного размещения подроста ели.

Тип леса	**Доля площади с различными типами агрегации подроста, %**			
	Равномерно	**Мелкими группами**	**Группами средней плотности**	**Крупными группами (куртинами)**
Ельники травяный	12	30	30	28
Ельники черничный свежий	17	26	29	28
Ельники черничный влажный	13	33	21	33
Ельник долгомошный	20	38	20	22
Среднее	17	30	27	26

Представленная характеристика может служить надежной гарантией возможностей успешного восстановления усыхающих ельников. Вместе с тем не вызывает сомнения, что будущее рассматриваемых массивов еловых насаждений выглядит неоднозначно. Прежде всего, не может не повлиять на ход событий вовлечение или не вовлечение этих массивов в эксплуатацию. Большая часть ельников района передана в аренду лесопромышленникам. Части площадей «предписаны» сплошные санитарные рубки, но на большей части планируются и уже ведутся традиционные сплошнолесосечные рубки. Зная уровень эффективности применяемых технологий лесозаготовок, нетрудно прогнозировать развитие событий по каждому из наиболее вероятных путей динамики лесных экосистем. Принципиальных различий в результатах названных выше вероятных путей освоения лесов, однозначно, не будет выявлено.

Ход возобновительных процессов на участках вырубок весьма неоднороден. Рубки традиционно влияют на сохранность подроста предыдущих генераций, наличие источников обсеменения, характер нарушения напочвенного покрова. Имеют также значение складывающиеся метеорологические условия весеннего и ранне-летнего периодов в первые 2 года после рубки. Возобновительные процессы идут по-разному на участках бывших «окон», в пологе разного возраста, на участках, различающихся по характеру растительного покрова. Остается под вопросом окупаемость получения древесины в рассматриваемых насаждениях при неотвратимом снижении её качества и увеличении срока восстановления ельников.

Всестороннее осмысление рассматриваемых вопросов убеждает, что проблема периодически повторяющегося массированного пятнистого усыхания ели в регионе сегодня неразрешима. Решить ее можно единственным путем – упорядочением возрастной структуры лесов региона – устранением перекоса возрастной структуры в сторону преобладания в древостоях перестойных элементов, характерного для насаждений климаксового типа, и, следовательно, устранением перестойных насаждений в лесном фонде. Сегодня перестойные древостои составляют более 60%. При сегодняшнем положении дел лесоводство региона не может рассчитывать даже на более-менее вероятное прогнозирование возможностей предотвращения потерь от усыхания, поскольку его причины остаются не установленными. Необходимо проведение длительных обстоятельных комплексных исследований, включающих изучение особенностей взаимоотношений лесных экосистем с климатическими факторами, в том числе и на глобальном уровне.

11.4 Заключение

В заключение следует подчеркнуть следующие моменты.

1. Явление массированного пятнистого усыхания – достаточно известное, но весьма специфическое патологическое состояние еловых древостоев в старовозрастных лесах. Периодически оно проявляется во многих районах страны и за ее пределами. Обсуждаемая ситуация по масштабам проявления и наносимому ущербу – явление беспрецедентное.
2. Вместе с другими явлениями патологии лесов рассматриваемый случай следует считать одним из многих показателей неудовлетворительного состояния и использования лесов на европейском Севере России. Решение этой проблемы невозможно без решения многих других (отсутствие лесной политики, рассогласованность интересов разных отраслей лесного комплекса, природопокорительская стратегия лесопользования – безответственность в отношении перспектив, волюнтаризм, нежелание комплексного использования ресурсов, ориентация на кочующие предприятия, удаленность перерабатывающих производств от ресурсов и др.).
3. Явление массированного пятнистого усыхания отличается рядом особенностей, хотя чаще всего проявляется на фоне других, более естественных патологических явлений. По долевому вкладу в общий ущерб оно превалирует.
4. В числе отличительных черт этого патологического явления следующие:
   - масштабность проявления;
   - быстротечность (высокая интенсивность отмирания деревьев);
   - «кружевной» ареал очага;
   - избирательность в поражении более продуктивных насаждений.
5. Явление массированного пятнистого усыхания – специфическое биологическое свойство ели, наравне с ее другими свойствами, такими, как изменение теневыносливости с возрастом, исключительный полиморфизм даже на уровне ценопопуляций, неспособность к вегетативному размножению. Другие, обитающие в таежной зоне древесные породы, образующие леса иной возрастной структуры и с иной продолжительностью жизни, не подвержены такой патологии. Во многом интенсивности течения процессов поражения способствует человек. Своеобразным «спусковым крючком» могут служить система рубок с формированием огромных фронтов стен леса, отсутствие очистки лесосек, применение несплошных рубок, изменение климата и загрязнение окружающей среды.
6. Не исключено, что в качестве стресса, вызывающего наступление этапа распада, могут выступать климатические факторы (сложные комбинации тепло- и влагообеспеченности). На роль климатических факторов указывает, в частности, масштабность явления.

7. Решить проблему усыхания лесов невозможно, учитывая систему ведения хозяйства, существующую на сегодняшний день. Для этого нужно все леса (прежде всего ельники) привести в «состояние нормы» – убрать все перестойные древостои (за исключением лесов природных резерватов), перестроить структуру лесов всей формации.
8. Неизвестность причин явления усыхания не позволяет даже разработать систему прогнозирования его возникновения, что является свидетельством беспомощности и низкого уровня, как лесопользования, так и научного сопровождения лесного хозяйства.
9. Массированное усыхания ели в лесах области – явление обратимое. Природа справится с этим бедствием, хотя и с большим ущербом для лесоводства. Однако нет уверенности, что бедствие не повторится.
10. В любом случае, необходимо совершенствовать лесопользование. Приоритетные направления – внимание к дорожному строительству и приближение перерабатывающих производств к источникам сырья, а также комплексное использование всех ресурсов.
11. Необходимо проведение обстоятельных исследований по нескольким направлениям лесоводства и лесопользования.
12. Необходимо провести разработку «Основ лесной политики в регионе» и долговременной стратегии лесопользования. Пора прекращать обсуждение лесных проблем в узком кругу лесопромышленников. Задачи упорядочения лесопользования выходят далеко за рамки совершенствования лесоэксплуатации и переработки сырья. Давно назрел вопрос обсуждения состояния ресурсной базы. К решению комплекса проблем обязательно должны привлекаться лесоводы и специалисты по экономике использования ресурсов леса.

12 Характеристика фауны позвоночных животных малонарушенных лесов междуречья Северной Двины и Пинеги

Владимир И. Корепанов
СФ ГНУ ВНИИОЗ им. проф. Б.М. Житкова РАСН, Архангельск

Из списка орнитофауны Архангельской области, включающего около 300 наименований видов, на территории массива возможно обитание около 150 из них. Фауна млекопитающих насчитывает до 50 видов.

Основу животного населения составляют виды, связанные с древесно-кустарниковой растительностью. Из птиц это – глухарь, тетерев, рябчик, ястреб-тетеревятник, дербник, филин, большой пестрый дятел, трехпалый дятел, желна обыкновенная и глухая, кукушки, дрозды, клесты, синицы, зяблик, лесной конек, обыкновенная овсянка и др. К млекопитающим- дендрофилам относятся белка, куница, лось, росомаха, бурый медведь, рысь, заяц-беляк, бурундук. В лесном массиве сохранилась небольшая популяция лесных северных оленей численностью 25–30 голов.

Вторая по значению экологическая группа животных – обитатели водно-болотных угодий. Из птиц это – кряква, чирок-свистунок, гоголь, хохлатая чернеть, большой крохаль, речная крачка, озерная чайка, бекас, перевозчик, черныш, большой кроншнеп, серый журавль; из млекопитающих – бобр, выдра, норка, ондатра, водяная полевка, кутора.

Из дневных хищных птиц на территории массива обитают канюк, тетеревятник, болотный лунь, из крупных соколов – сапсан, из мелких – дербник. Регулярно встречаются беркут, вблизи водоемов – орлан-белохвост и скопа. Из ночных хищных птиц многочисленны ястребиная и ушастая совы, несколько реже встречаются воробьиный и мохноногий сычи, длиннохвостая неясыть, филин.

Фауна зимующих птиц (оседлых и кочующих) представлена малым количеством видов – это дятлы, клесты, синицы, тетеревиные, совы, ястребиные.

В результате проявившегося в последние 2 десятилетия массового усыхания древостоя, происходят заметные изменения сформировавшихся за века местообитаний животных. Окна вывала создают разновозрастную структуру лесонасаждений, что повышает мозаичность лесных угодий. На осветленных участках интенсивно произрастают травянистые растения, кустарнички и лиственные породы (осина, рябина, береза). По мере разложения упавшей древесины создаются благоприятные условия для естественного возобновления ели. Видовая насыщенность флоры на поврежденных участках в 2 раза выше, чем в коренных ельниках. Здесь также заметно выше скорость вегетации и плодоношения растений, что в массе привлекает в такие угодья растительноядных животных.

Показательным является пример популяции лося, которая в Двинско–Пинежском массиве находится в большей сохранности, чем на других территориях области. Ранее, до интенсивного усыхания, лоси обитали здесь только в летний период, а на зимние пастбища перемещались за десятки и сотни километры в районы вырубок и в поймы больших рек, где становились объектами интенсивной добычи охотников и волков. В последние годы в лесном массиве на месте погибших древостоев образовались участки, в достаточной мере обеспечивающие животных и летними, и зимними кормами, в результате чего прекратились массовые миграции лосей и сейчас они остаются в пределах массива круглый год. Здесь они достаточно защищены от преследования охотниками, поскольку территория из-за ветровала является трудно преодолимой для вездеходного, снегоходного, водного транспорта и даже для пешего передвижения.

Мелкие мышевидные млекопитающие (грызуны и насекомоядные) являются фоновыми видами и видами – индикаторами экологических параметров территорий. Численность и видовое разнообразие мелких мышевидных грызунов на участках упавшего древостоя в 1.6 раза выше, чем в сомкнутом старом ельнике. Закономерным является также значительное (в 15 раз) превышение численности насекомоядных зверьков на участке погибшего древостоя по сравнению с участком здорового леса, поскольку поврежденные и упавшие деревья способствуют резкому увеличению (вспышке) численности насекомых. Обилие насекомых обусловливает также высокую насыщенность поврежденных участков птицами (синицы, дятлы, кукушки, вальдшнеп, тетеревиные и др.). В свою очередь, повышенная продуктивность угодий по животным кормам привлекает сюда трофически связанных с ними хищных животных, в экологии которых также произошли значительные изменения. В настоящее время они в достаточной мере обеспечены кормами в пределах массива, хотя ранее их участки обитания включали вырубки, с/х поля, луга и др. Для волка, например, здесь мало подходит понятие синантропного вида, поскольку он не выходит, как ранее, ни к дорогам, ни к жилью человека. Возросшая численность зайца-беляка позволяет рыси удерживаться в пределах массива, хотя в других местах рысь, как и заяц-беляк, многочисленна только на зарастающих вырубках. Устойчивыми остаются популяции росомахи и бурого медведя.

В целом, старовозрастные, сильно захламленные леса обладают высокой биопродуктивностью, поэтому с наибольшей плотностью населены мелкими насекомоядными млекопитающими и птицами, а также трофически связанными с ними хищными животными.

13 Особенности фауны насекомых малонарушенных лесов междуречья Северной Двины и Пинеги

Борис Юрьевич Филиппов
Поморский государственный университет им. М.В. Ломоносова

13.1 Введение

Насекомые всегда являются неотъемлемой частью любых типов наземных биоценозов в разных ландшафтно-зональных условиях земного шара. Насекомые не имеют себе равных среди других систематических групп животных по числу видов, колоссальной численности и высокой степени экологической радиации ее представителей. Всё это делает насекомых, с одной стороны, важнейшим звеном различных экосистем, а с другой – удобной моделью любого рода экологических исследований, в том числе и при проведении мониторинга.

Общеизвестно, что при изучении закономерностей широтной дифференциации биоты Земли в качестве эталона удобно использовать типичные зональные плакорные сообщества, наиболее полно отражающие весь спектр условий, складывающихся в той или иной зоне (Чернов, 1975). При этом наиболее показательны в научном плане сообщества, находящиеся в центральных частях отдельной биогеографической зоны. Для таежной зоны такими модельными сообществами служат плакорные темнохвойные леса средней тайги. Исследований по энтомофауне среднетаежных лесов европейской части России относительно немного. В основном они носят либо обзорный характер (Козловская, 1957; Бызова, 1963; Кривошеина, 1966; Крылова, 1974; Криволуцкий и др., 1979), либо посвящены рассмотрению отдельных систематических (Грюнталь, 1996; Кузнецова, 1984) или экологических (в основном стволовых вредителей) групп насекомых (Татаринова, 2002). Зачастую в качестве объектов энтомологических исследований перечисленные авторы брали вторичные мелколиственные и хвойные леса, а также леса, подверженные рекреационным нагрузкам (Захаров и др., 1982). Таким образом, в отечественной научной литературе почти полностью отсутствуют сведения о структуре энтомофауны в малонарушенных таежных лесах европейской части России. Это в свою очередь существенно осложняет формулирование общебиологических закономерностей формирования биоты таежной зоны и фауны высоких широт в целом.

В связи с этим, исследования по фауне насекомых малонарушенных лесов в будущем, при сохранении последних, могут существенно трансформировать наши представления о типичных комплексах насекомых таежной зоны России. Поэтому целью работы ставилось предварительное изучение видового состава фауны насекомых одного из участков малонарушенных лесов европейской части России на территории Верхнетоемского района Архангельской области.

13.2 Материал и методика

Изучение видового состава фауны насекомых в мало нарушенных лесах проводилось в период комплексной научной экспедиции с 27 июля по 1 августа 2004 г. на территории Верхнетоемского района Архангельской области. Сбор материала осуществляли стандартными энтомологическими методами. Насекомых собирали с помощью энтомологического сачка, либо вручную. Параллельно, хорошо определяемые в природе виды насекомых учитывали визуально, без изъятия отдельных экземпляров из природы.

13.3 Результаты и обсуждение

Сведения о числе видов и видовом составе отдельных систематических групп насекомых отмеченных в районе исследования приведены в таблице 21.

Анализ полученных материалов собранных в ходе экспедиции указывает на специфичность энтомокомплекса, сложившегося на рассматриваемой территории. Прежде всего, следует отметить, что фауна насекомых обеднена. Относительно небольшое число видов насекомых, отмеченных на территории района исследования, связано с несколькими причинами. Одна из них заключается в том, что сборы проводили во второй половине лета. Это привело к тому, что весенний фенологический аспект энтомофауны в сборах почти отсутствует. Вторая причина связана с естественными факторами, которые, несомненно, можно рассматривать в качестве ведущих. На территории рассматриваемого района полностью отсутствуют многие рудеральные, синантропные насекомые и виды открытых пространств, распространение которых на север зачастую связано с сельскохозяйственной и иными видами деятельности человека. Так, нами не отмечены наиболее массовые в Архангельской области виды бабочек семейства белянки, такие как капустница (*Pieris brassicae*), брюквенница (*P. napi*), репница (*P. rapae*). В тоже время, отмечены виды этого семейства в биотопическом отношении приуроченные к естественным биоценозам. Это прежде всего боярышница (*Aporia crataegi*) и крушинница (*Gonepteryx rhamni*). Эта закономерность характерна и для многих других семейств насекомых рассматриваемой территории.

Другая особенность энтомофауны района исследования заключается в большом числе видов стволовых вредителей. Многочисленным в период наблюдений был большой черный еловый усач (*Monochamus urussovi*). Большое количество поваленных деревьев создает благоприятные условия для развития ксилобионтных насекомых. Эта экологическая группа представлена видами ксилофагами (питаются древесиной, например, усачи), сапро-ксилофагами (используют в пищу подгнившую древесину, как, например, трухляки) и сапро-ксило-мицетофагами (питаются смесью подгнившей коры или древесины и мицелия грибов, например, представители семейства короеды).

Разнообразная и многочисленная фауна стволовых вредителей способствует процветанию многих видов наездников. Здесь отмечены представители нескольких подсемейств, в том числе редкий в области наездник Рисса.

В связи с тем, что по территории рассматриваемого района протекает река Выя, в составе энтомофауны отмечены некоторые водные (жуки-водолюбы, вертячки и некоторые другие группы) и околоводные виды (стрекозы, поденки и пр.). За счет них фауна насекомых существенно расширяется. Заливные луга, тянущиеся вдоль берега реки, способствуют проникновению в лесной массив отдельных представителей луговой фауны. Это прежде всего отдельные виды бабочек, шмелей и мух-журчалок. Характерно, что в составе перепончатокрылых крайне малочисленны шмели, которых отмечено только два вида (*Bombus abrorum* и *B. schrencki*). Низкая численность шмелей в свою очередь сказывается на флористическом составе лугов, где обилие бобовых очень низкое, так как шмели служат единственными опылителями этого семейства на севере.

Отсутствие антропогенной нагрузки способствовало сохранению в районе отдельных редких видов насекомых, таких как стрекоза, красотка-девушка (*Calopteryx virgo*), шмель Шренка (*Bombus schrencki*), наездник Рисса (*Ryssa*). Поддержание численности этих и многих других редких видов насекомых в настоящее время возможно только при сохранении естественных мест их обитания.

В тоже время в лесах без рекреационной нагрузки нами отмечена невысокая численность муравьев рода *Formica*. Муравейники представителей этого вида были не многочисленны и никогда не превышали в высоту 1,3 м. Одно из объяснений этого факта может быть связано с высокой влажностью почвы в изученных лесах. В тоже время высокая влажность почвы в прибрежных лугах, а также в сфагновых и хвощево-сфагновых ельниках способствовала высокой численности многих гидрофильных групп насекомых, таких как комары-долгоножки (Tipulidae), мошки (Simuliidae) и мокрецы (Heleidae). В целом следует отметить, что численность кровососущих насекомых в районе соответствовала средним показателям для таежной зоны.

13.4 Заключение

Таким образом, общие характерные признаки энтомофауны рассматриваемой территории заключаются в следующем:

1. На территории малонарушенных лесов нами отмечено обитание не менее 120 видов насекомых из 10 отрядов и 51 семейства.
2. Низкое число видов насекомых отражает специфику энтомокомплексов малонарушенных лесов, за счет отсутствия видов открытых пространств и рудеральных биотопов. Большинство отмеченных насекомых относится к коренным таежным видам.
3. В период проведения экспедиции отмечено специфичное соотношение численности отдельных групп насекомых, что видимо, можно рассматривать как отличительную черту малонарушенных лесных территорий. Отмеченная экологическая особенность заключается в высокой численности стволовых вредителей и их паразитов – наездников.
4. В связи с отсутствием антропогенной нагрузки на рассматриваемой территории сохраняют на высоком уровне численность популяций многие редкие виды насекомых (например, стрекоза красоткадевушка, шмель Шренка).

Отмеченные закономерности видового состава и численности насекомых во многом связаны с уникальной особенность рассматриваемой территории, которая длительный период времени не испытывала влияние человека. Отсутствие сплошных вырубок и дорог препятствует проникновению на указанную территорию многих видов насекомых более южного происхождения. Кроме того, длительное существование экосистем без пожаров способствовало сохранению типичной таежной энтомофауны.

Приведенные выше факты и их анализ приводит к выводу о том, что исследованный участок малонарушенных лесов средней тайги Архангельской области можно рассматривать как эталон таежных экосистем, функционирующих без вмешательства человека. Рассматриваемые энтомокомплексы в Архангельской области крайне немногочисленны. В частности они отсутствуют даже на охраняемой территории государственного природного заповедника “Пинежский”, в связи с тем, что заповедник расположен в области интенсивного карстообразования.

Уникальные особенности рассматриваемых лесов и незначительное число подобных территорий на севере России свидетельствуют в пользу того, чтобы леса Выйского лесничества Верхнетоемского района перевести в состав особо охраняемых природных территорий.

Таблица 21. Видовой состав насекомых участка малонарушенных лесов на территории Верхнетоемского района Архангельской области

Отряд	Семейство	Род	Вид
Ephemeroptera	Baetidae	Baetis	?
		Cloeon	?
Odonata	Calopterygidae	Calopteryx	C.virgo L.
	Lestidae	Lestes	L. dryas Kirby
	Coenagrionidae	?Enallagma	?
		Coenagrion	C. hastulatum Charp.
			C. pulchellum V. d. Lind
	Aeschnidae	Aeschna	A. juncea L.
			A. grandis L.
	Corduliidae	Cordulia	C. aenea L.
		Somatochlora	S. metallica V. d. Lind.
	Libellulidae	Libellula	L. quadrimaculata L.
		Sympetrum	S. flaveolum L.
		Leucorrhinia	L. dubia V. d. Lind.
			L. rubicunda L.
Blattoptera	Blattidae	Ectobius	E. sylvestris Poda
Plecoptera	?Perlidae	?	?
Homoptera	Aphrophoridae	Philaenus	P. spumarius L.
	Cicadellidae	Psylla	P. alni L.
			P. betulae L.
	Aphididae	?	?
Hemiptera	Pyrrhocoridae	Pyrrhocoris	P. apterus L.
	Acanthosomatidae	Elasmucha	?E. betulae DeGeer
	Aradidae	Aradus	A. cinnamomeus Panz.

Coleoptera	Carabidae	Nebria	N. rufescens Stroem
		Carabus	C. granulatus L.
		Cychrus	C. caraboides L.
		Trechus	T. rivularis Gyll.
			T. secalis Payk.
		Patrobus	P. assimilis Chaud.
		Pterostichus	P. diligens Sturm
			P. strenuus Panz.
			P. oblongopunctatus F.
		Calathus	C. micropterus Duft.
		Agonum	A. fuliginosum Panz.
		Dromius	D. agilis F.
	Gyrinidae	Gyrinus	G. marinus Gyll.
			G. paykulli Oschs.
	Dytiscidae	Hyphydrus	H. ferrugineus L.
		Acilus	A. canaliculatus Nic.
	Hydrophilidae	Hydrobius	H. fuscipes L.
		Hydrous	H. aterrimus Esch.?
		Hydrophilus	H. flavipes Stev.
	Silphidae	Silpha	S. carinata Herbst
		Oiceoptoma	O. thoracica L.
	Lucanidae	?	1–2 вида
	Scarabeidae	Oryctes	O. nasicornis L.
		Trichius	T. fasciarus L.
		Cetonia	?
		Geotrupes	G. stercorarius L.
			G. stercorosus Scr.
		Potosia	P. metallica Hbst.
	Cantharidae	Lampyris	L. noctiluca L.
	Elateridae	Corymbites	C. pectinicornis L.
	Coccinellidae	Adalia	A. bipunctata L.
		Propylaea	P. quatuordecimpunctata L.
		Coccinella	C. septempunctata L.
	Cerambycidae	Monochamus	M. urussovii Fisch.
			M. galloprovincialis Ol.
		Sapedra	S. carcharias L.
		Rhagium	?
		Leptura	L. rubra L.
			L. virens L.
			L. sexguttata F.
		Strangalia	S. nigripes Deg
	Pythidae	?Salphingus	?
	Chrysomelidae	Galeruca	G. tanaceti L.
		Phyllotreta	?
		Cassida	?
	Attelabidae	Apoderus	A. coryli L.
		Deporaus	D. betulae L.
		Byctiscus	B. betulae L.
			B. populi L.
	Ipidae	Scolytus	S. ratzeburgi Jans.
		Blastophagus	B. minor Hart.?
		Ips	I. typographus L.

Lepidoptera	Cossidae	Cossus	C. cossus L.
	Pieridae	Aporia	A. crataegi L.
		Gonepteryx	G. rhamni L.
		Colias	C. palaeno L.
	Lycanidae	Callophrys	C. rubi L.
		Lycaena	L.helle Den. et Schiff.
	Nymphalidae	Aglais	A. urticae L.
		Nymphalis	N. antiopa L.
		Neptis	N. aceris Lep.
		Melithea	M. maturna L.
Hymenoptera	Cimbicidae	Trichisoma	T. silvaticum Leach
		Clavellaria	C. amerinae L.
		Cimbex	C. femorata Schrank
			C. connata Schrank
			C. lutea L.
	Tenthredinidae	Tenthredo	T. flavicornis F.
			T. arcuatus Forst.
			T. mesomelas L.
	Ichneumonidae	Ophion	?
		Rhyssa	?
	Apidae	Bombus	B. hypnorum L.
			B. schrencki F. Mor.
	Formicidae	Formica	F. rufa L.
			F. polyctena
			F. pratensis
		Lasius	L. niger L.
			L. fuliginosus Latr.
		Myrmica	?
Diptera	Tipulidae	Tipula	T. pruinosa Wd.
	Culicidae	Anopheles	?
		Aedes	?
		Culex	?
	Ceratopogonidae	Leptoconops	?
	Heleidae	?	?
	Simuliidae	Simulium	?
	Stratiomyidae	Stratiomys	?
	Tabanidae	Chrysops	?
		Haematopota	H. pluvialis L.
		Tabanus	T. tarandinus L.
			T. schineri Lyneb.
	Asilidae	Laphria	?
	Empididae	Empis	E. borealis L.
	Syrphidae	Helophilus	?
	Scatophagidae	Scatophaga	S. stercoraria L.
	Calliphoridae	Calliphora	?

Примечание: знаком "?" отмечены таксоны, точное определение которых не проведено или вызывает сомнение.

14 Ведение лесного хозяйства, ориентированного на естественное развитие лесов и сохранение биоразнообразия

Тимо Куулувайнен
Университет Хельсинки, кафедра лесной экологии

14.1 Принципы ведения лесного хозяйства, обеспечивающие сохранение биоразнообразия

Как было замечено в главе 1, леса, сформированные после традиционных сплошных рубок, значительно отличаются от разнообразных по структуре лесов, сформированных в результате естественных нарушений и сукцессий. Имитация динамики естественных нарушений является важным исходным пунктом в лесоводстве, которое стремится обеспечить сохранение биоразнообразия в эксплуатационных лесах (Hunter 1999, Bergeron et al.1999, Kuuluvainen 2002).

При правильном ведении лесного хозяйства деятельность планируют таким образом, чтобы рубки и другие хозяйственные мероприятия имитировали естественные нарушения леса и способствовали бы формированию соответствующих местообитаний. При этом ставится задача выработать технологию ведения лесного хозяйства, нацеленную на достижение компромисса между экономическими, экологическими и социальными приоритетами лесопользования. Обобщённый принцип ведения устойчивого лесного хозяйства может звучать следующим образом: чтобы вернуть эксплуатационным лесам черты естественной лесной экосистемы с её мозаичной и иерархичной организацией, необходимо изменить такие параметры лесохозяйственных мероприятий, как интенсивность нарушений, качество, объём работ и регулярность их проведения (рис. 47).

На практике это означает, что в насаждениях уместно применение различных видов рубок (Bergeron et al. 2002). Наравне со сплошными рубками применяют различные постепенные и группово-постепенные рубки (вырубают мелкими окнами), расширяют диапазон размеров

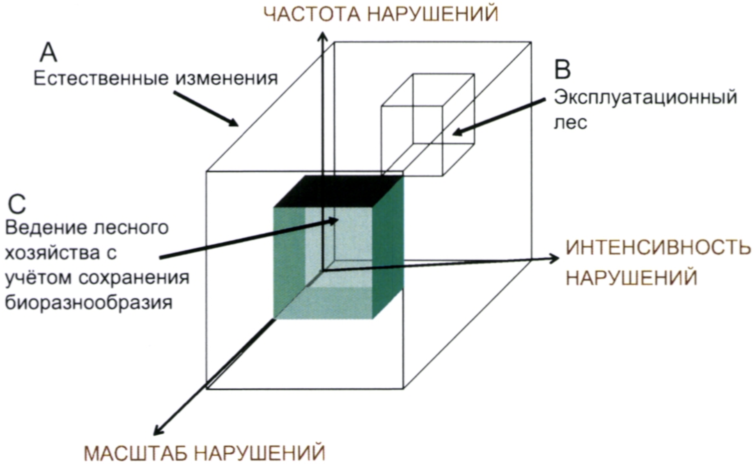


Рис. 47. Иллюстрация изменений частоты, качества и масштабов нарушений: А – в коренных лесах с сильной динамикой естественных изменений частоты, интенсивности и масштабов нарушений, В и С – в эксплуатационных лесах. Вариант В демонстрирует состояние эксплуатационного леса со слабовыраженными признаками нарушений. Вариант С демонстрирует состояние эксплуатационного леса, в котором лесное хозяйство ведётся с учётом естественной динамики нарушений, и тем самым обеспечивается сохранение структуры и местообитаний, характерных для коренного леса (Bergeron et al. 2002).

делянок и длительности оборота рубки и оставляют часть древостоя развиваться до перестойного состояния (Kuuluvainen 2002). Важными элементами лесной среды являются, кроме прочего, крупномерные живые и мёртвые деревья, нарушения почвенного покрова (густые сплетения корней и их фрагменты), а также характерные для многоярусных насаждений отдельные старые деревья (Jonsson & Esseen 1990, Esseen et al. 1997, Siitonen 2001).

Для развития устойчивого лесного хозяйства не хватает необходимых знаний о естественной структуре и динамике леса (Bergeron et al. 2002, Hunter 1999, Franklin et al. 2002, Kuuluvainen 2002, Lindenmayer & Franklin 2002). Следует отметить, что характер протекания естественных нарушений и сукцессии лесов меняется в зависимости от территориальных и географических факторов, поэтому план лесохозяйственной деятельности должен составляться для каждой территории с учётом ее специфики.

Лесное хозяйство, направленное на сохранение природного разнообразия, отличается от лесного хозяйства, практика которого базируется на традиционных сплошных рубках. Традиционное лесоводство стремится контролировать и унифицировать структуру как отдельных деревьев, так и всего насаждения и таким образом достичь в ближайшей перспективе экономических целей. Лесное же хозяйство, направленное на сохранение биоразнообразия, стремится создавать и поддерживать лесные экосистемы с присущими им развитием и мозаикой местообитаний. В этом случае сохраняется также устойчивость экосистем, их способность восстанавливаться после нарушений, а также адаптироваться, например, к изменяющимся климатическим условиям.

Далее познакомимся с принципами устойчивого лесного хозяйства, которые можно применять для достижения различных целей, как в области выращивания древостоя, так и в области охраны биоразнообразия.

Сохранение структурной неоднородности насаждений

Целью традиционного ведения лесного хозяйства является эффективное выращивание древесины в насаждениях с равномерной вертикальной и горизонтальной структурой. Традиционные способы рубок главного пользования – сплошнолесосечные, рубки с оставлением семенных деревьев и защитного полога – предусматривают полное или почти полное удаление первого поколения древостоя, в результате чего формируется новое одновозрастное поколение деревьев. Модели рубок ухода также преследуют цель сформировать однородные по структуре полога и размещению деревьев в пространстве насаждения. В основе этих стандартных способов ухода за лесом заложен принцип эффективного выращивания древесины, но они позволяют лишь в малой степени обеспечить сохранение биоразнообразия.

Лесное хозяйство, ведение которого осуществляется на основании имитации естественной динамики лесов, а также на базе сохранения биоразнообразия стремится сохранить в насаждениях структурную неоднородность и в то же время обеспечить разнообразие среды обитания организмов. При этом помимо живого древостоя во внимание принимается и мёртвая древесина. Способы осуществления хозяйственной деятельности в этом случае выбираются в зависимости от целевого назначения древостоя и обеспечивают достижение определённой высотно-возрастной структуры и нужного породного состава. Хотя дина-

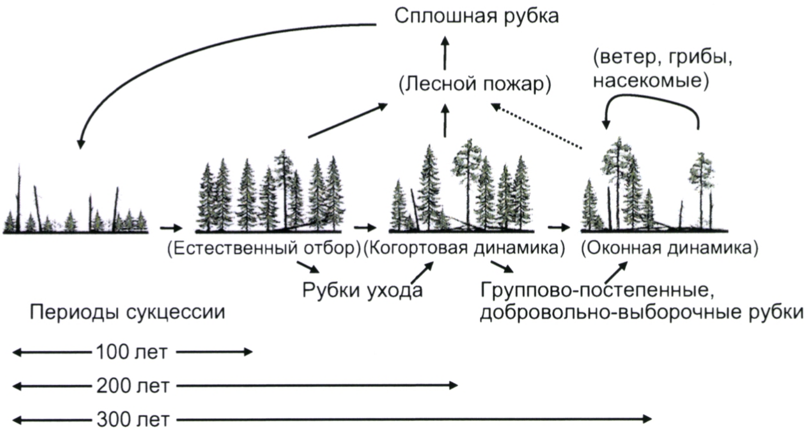


Рис. 48. Имитация развития естественного леса на различных стадиях и динамики нарушений (в скобках) заключается в интенсивности и частоте проведения различных вариантов рубок. Цель – формирование сложной структуры ландшафта, близкой к естественной (Bergeron et al. 2002).

мика нарушений и сукцессии в естественных лесах имеет многовариантный характер, относительно бореальных лесов мы можем выделить три основных схемы нарушения-восстановления древостоя и три типа соответствующих им лесных экосистем: 1) катастрофические нарушения, вызывающие гибель всех деревьев и последующие сукцессии одноярусного леса; 2) периодически повторяющиеся низовые подстилочно-гумусовые пожары и другие обширные фрагментарные нарушения, формирующие неоднородный древостой с разновозрастным, многоярусным пологом, где преобладающей породой часто является сосна (когортная динамика); 3) образование в результате нарушений мелких окон, формирующих фрагментированный лес с неоднородной высотно-возрастной структурой, преобладающей породой в котором часто является ель (рис. 48, Angelstam & Kuuluvainen 1994).

Способами осуществления лесохозяйственной деятельности, имитирующей естественную структурно-динамическую организацию леса, являются: 1) сплошные рубки и рубки ухода в одновозрастном насаждении, группово-постепенные рубки (вырубают мелкими окнами); 2) рубки ухода и постепенные рубки, предполагающие формирование сложного по возрасту и высоте древостоя и оставляющие

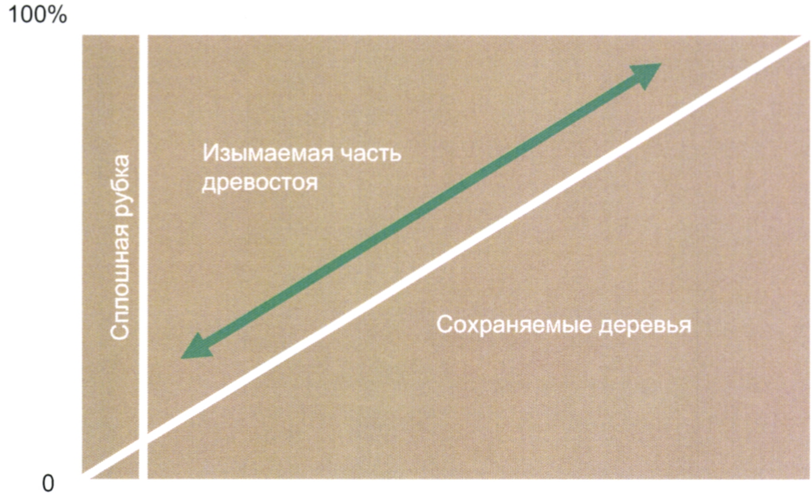


Рис. 49. Ведение лесного хозяйства, обеспечивающего сохранение биоразнообразия, предусматривает широкую вариативность таких параметров, как интенсивность рубок и доля изымаемой части древостоя. Такой подход позволит имитировать мозаичные структуры лесных экосистем, близких по механизму формирования к естественным. Традиционная система ведения лесного хозяйства предусматривает лишь малую часть возможных структурных вариаций (Franklin et al. 1997).

делянку лесопокрытой; 3) группово-постепенные (вырубают мелкими окнами) и добровольно-выборочные рубки, с помощью которых стремятся сформировать в старом насаждении типичную оконную структуру и сохранить делянку лесопокрытой. Все эти способы рубок объединяет стремление оставлять на участке унаследованные от предыдущего поколения древостоя элементы, образованные в результате естественных нарушений, такие как разновысотные живые и мёртвые деревья.

Несмотря на то, что представленные выше модели развития лесов и способы осуществления лесопользования систематизированы в три группы, решения, направленные на обеспечение биоразнообразия, не должны приниматься шаблонно и такие параметры, как оборот рубки и интенсивность рубок могут варьировать в широких пределах. Например, при проведении традиционной сплошной рубки из древостоя удаляют более 90% запаса древесины, но такие параметры, как интенсивность рубок или доля изымаемой части древостоя за один прием

Таблица 22. Важные с точки зрения естественных лесных экосистем и биоразнообразия процессы, к которым стремится устойчивое лесное хозяйство. Ключевые компоненты экосистемы характеризуют состояние леса в определённый период. Протекающие здесь процессы связаны с динамикой нарушений и сукцессиями.

Важные с точки зрения биоразнообразия компоненты экосистемы, которые необходимо сохранить или восстановить	
В насаждении	В лесном массиве
• Старые деревья, как хвойные, так и лиственные • Сломанные, наклонные и дуплистые деревья • Деревья, являющиеся субстратом для многочисленных видов лишайников • Валёж различного размера, особенно крупномерный • Скопления разлагающейся древесины • Сухостой • Обгоревшие живые и мёртвые • деревья • Густые сплетения корней • Смешанные древостои (сосна, ель и лиственные деревья) • Неоднородный по структуре и породному составу нижний ярус • Многоярусный полог древостоя • Сложная возрастная структура древостоя • Разные уровни водоемов	• Дифференциация фрагментов биотопов по размерамплощади, близкая к естественной • Дифференциация по размерам площадейи количество стадий первичной (пожарной) сукцессии, близкие к естественным • Перестойные (>250 лет) насаждения • Близкое к естественному ландшафтное примыкание (экологические коридоры под пологом леса и фрагментированные местообитания) • Близкие к естественным экотоны • Ценные природные объекты (ключевые биотопы)
Динамика, постоянство которой стремятся обеспечить	
В насаждении	В лесном массиве
• Оконная динамика случайных нарушений • Мелкие фрагментарные нарушения почвенного покрова • Послепожарные сукцессии • Сукцессии, возникающие в результате других нарушений • Естественные сукцессии древостоев и самоизреживание • Разнообразные сукцессии разложения древесины • Естественные сукцессии болот	• Сохранение режима лесных пожаров • Близкое к естественному количество первичных сукцессий с господством лиственных пород • Близкое к естественному количество стадий вторичных сукцессий • Близкие к естественным динамика разложения древесины на уровне ландшафта и распределение ее в пространстве • Естественная гидрология болот

рубки, можно значительно снизить для тех объектов, где необходимо обеспечить сохранение биоразнообразия и сохранить площадь покрытую лесом (рис. 49, Franklin et al. 2002).

Соотношение видового состава древесных пород, его возрастную, пространственную и ярусную структуру, и, конечно, количество сохраняемых перестойных и мёртвых деревьев можно также регулировать путём проведения лесоводственных уходов. Таким образом поддерживается типичная для девственных лесов неоднородная структура, от которой, в свою очередь зависит биоразнообразие. Работая на уровне насаждения, стремятся также влиять на формирование структуры лесного ландшафта. Так, сохраняя старые деревья, можно увеличить долю насаждений с характерными для старого леса чертами. Многие виды живых организмов, обитающие на гниющей древесине, приживаются в более разреженных лесах, если они находят подходящий субстрат (крупномерные мёртвые деревья) (Siitonen 2001).

Одновременно с проведением постепенной рубки обеспечивают возобновление древостоя, существенным плюсом для которого является наличие валежа и почвенных нарушений (Kuuluvainen 1994). Однако по сравнению со сплошными рубками, процесс возобновления участков постепенных рубок характеризуется замедленным развитием подроста.

Сохранение естественной структуры и связующих компонентов лесного массива

Проводя лесоводственные мероприятия с имитацией естественной динамики нарушений и обеспечением охраны биоразнообразия на территориальном уровне, следует стремиться к целевой модели лесного массива по следующим параметрам: 1) возрастная, высотная и пространственная дифференцированные структуры насаждений; 2) ландшафтное примыкание. Эти, связанные между собой целевые параметры, можно смоделировать, если в основу положить механизм естественной дифференциации леса по трём схемам нарушения-восстановления и соответствующим им трем типам лесных экосистем.

По сравнению с современными эксплуатационными лесами, в естественных лесных массивах доля старых насаждений является значительной и ландшафтное примыкание в них выражено сильнее. Естественные леса также отличаются от эксплуатационных дифференциацией выделов по площади, причем границы выделов при этом весьма расплывчаты. Увеличить долю старых древостоев в эксплуатационных лесах можно путём увеличения периода оборота рубки в части насаждений. Облик старых лесов можно также поддерживать постепенными рубками, сохраняя крупномерные живые и мёртвые деревья.

Дифференцированные структуры (возрастная, высотная и пространственная) целевой модели насаждений зависят от рассматриваемой территории и от того, насколько близкой к естественной хотят эту территорию сохранить. Образованная в результате случайных сильных пожаров дифференциация насаждений по возрасту обычно описывается отрицательным экспоненциальным распределением (Van Wagner 1978), согласно которому в ландшафте преобладают младшие классы возрастов. Однако подобное распределение не применимо для Фенноскандии и Северо-Запада России, где лесные пожары случаются редко и далеко не всегда уничтожают древостои полностью (Pennanen 2002). Последнее связано с раздробленной из-за наличия вод и болот топографией ландшафта, а также с тем, что после пожаров в сосновом лесу наиболее крупные деревья часто выживают.

В эксплуатационных лесах проведение рубок главного пользования неизбежно приводит к нарушению целостности лесопокрытой площади. Наилучшее ландшафтное примыкание в сочетании с наименьшим количеством пространств, подверженных краевым эффектам, достигается путём правильного выбора размеров и видов рубок, размещения лесосек в пространстве, а также за счёт создания таких связующих компонентов, как экологические коридоры под пологом леса и соответствующие фрагменты местообитаний.

Если бы лес развивался в естественных условиях, то в ландшафте доминировали бы древостои, включающие старые деревья (рис. 2 на с. 13). Понятно, что в эксплуатационных лесах такие факторы, как количество старых насаждений и ландшафтное примыкание не могут обеспечить возврат природы к исходному состоянию. Поэтому на практике усилия должны быть направлены на сохранение по возможности наибольшего числа объектов, содержащих элементы старовозрастных лесов.

С точки зрения сохранения биоразнообразия, важное наследие предшествующего поколения древостоя находится также и в молодых лесах (рис. 3 на с. 15). На эти элементы следует обратить особое внимание, так как часто они имеют для биоразнообразия бóльшее значение, чем собственно возраст насаждения. Такими элементами являются, например, отдельные экземпляры крупных деревьев и крупномерный валеж (Lindenmayer & Franklin 2002).

Сохранение малых водных экосистем

Важной частью биоразнообразия лесных массивов являются малые водные экосистемы, такие как ручьи, ключи, пруды и набольшие озерца, а также приуроченные к ним болотные и прибрежные зоны. Важность малых водных экосистем обусловлена присущими им местообитаниями, которые не встречаются в других фациях лесного ландшафта. Породный состав приручейных и прибрежных насаждений разнообразен: обычно здесь можно встретить ольху серую и чёрную, осину, берёзу пушистую, черёмуху, бредину и другие породы деревьев. Видовой состав подпологовой растительности прибрежных лесов также отличается изобилием. Разнообразие растительного мира поддерживает разнообразие видов всего сообщества живых организмов.

Ввиду повышенной влажности и преобладания в составе насаждений преимущественно лиственных пород, пожары в прибрежных лесах случаются редко. Обычно для таких лесов характерно восстановление мелкими окнами с последующим формированием сложных древостоев. Малым водным экосистемам присущи обилие разлагающейся древесины, сомкнутый полог и особый микроклимат, обеспечивающий тень и укрытие. Сохраняя биоразнообразие малых водных экосистем, важно принимать во внимание эти особенности.

Согласно последним данным, для сохранения качества воды и биоразнообразия русел малых водотоков, необходимо обеспечивать минимальную ширину защитной полосы 20–30 м (Bergquist 1999). С другой стороны, существование требовательных к условиям среды видов предполагает создание защитной полосы шириной 50–100 м (Lindenmayer & Franklin 2002). Сохранение естественной динамики разложения древесины на территории защитных полос является важным условием сохранения биоразнообразия малых водных экосистем и окружающей их среды.

14.2 Модели ведения лесного хозяйства, в основе которых лежит естественная динамика нарушений

Имитация естественной динамики является приоритетным направлением деятельности в эксплуатационных лесах, стремящихся к устойчивому биоразнообразию (Hunter 1999, Lindenmayer & Franklin 2002). В последнее время для разных частей бореальной зоны были разработаны модели ведения лесного хозяйства, в основе которых лежит динамика случайных нарушений (Angelstam & Rosenberg 1993, Angelstam 1998 Bergeron et al. 1999, 2002). Эти модели объединяет то, что имитация естественной динамики обеспечивается с учетом возникновения открытых площадей после рубок, а также с учетом сохранения разновозрастных лесов, где не ведутся интенсивные рубки главного пользования.

Согласно когортной модели, в основе которой лежит пирогенная динамика (Bergeron et al. 1999, 2002), лесную территорию делят на три или более видов режимов хозяйствования, для каждого из которых устанавливают определённые виды рубок и обороты рубок (рис. 48). Часть лесной территории обновляют посредством проведения сплошнолесосечных рубок, например, за столетний оборот рубки. Таким образом имитируется естественное развитие леса, который с периодичностью раз в сто лет подвергается сильным пожарам, уничтожающим все деревья. Часть насаждений выращивают за более длительный, например, 200-летний период, в течение которого в них проводят постепенные рубки с целью высвобождения подроста. Таким образом, создаётся имитация условий для формирования местообитаний в результате длительного беспожарного периода. Часть лесной территории обновляют в конце оборота рубки посредством проведения сплошнолесосечных рубок, другую часть оставляют для дальнейшего развития. Последнюю часть лесов осваивают посредством различных добровольно-выборочных и группово-постепенных (мелкими окнами) рубок. Лес можно обновлять сплошными рубками и в возрасте, например, 300 лет. При любом режиме ведения лесного хозяйства целевые направления деятельности должны соответствовать естественной динамике лесных пожаров, присущей данной территории (Bergeron et al. 2002). Чем длительней предполагаемый межпожарный интервал, тем больше должна быть площадь объектов с характерными для старых лесов чертами.

В разработанной шведскими учёными ASIO-модели[1] сделана попытка продемонстрировать динамику, прежде всего пирогенную, естественных нарушений в лесах, относительно типа условий местопроизрастания. В этой модели леса разделены на четыре (в зависимости от частоты повторяемости пожаров) класса, включающих различные динамику естественного развития и режимы ведения лесного хозяйства (Angelstam 1998).

ASIO-модель применяют для разделения лесной территории на четыре упомянутых выше класса, используя данные о типах условий местопроизрастания и рассчитав частоту случайных нарушений, долю лесов с длительным беспожарным периодом и площадь, пройденную огнём в течение года. Сравнивая современное состояние леса с ситуацией, смоделированной на основе естественной динамики, можно наметить краткосрочные и долгосрочные цели сохранения и развития лесных экосистем, опираясь, например, на существующие знания о пороговых значениях в области экологии видов. Приведём для примера данные последних исследований, согласно которым пороговый минимум среды обитания для ряда видов, требовательных к наличию разлагающейся древесины, соответствует значению 20 м^3 гниющей древесины на гектар (Martikainen et al. 2000, Penttilä et al. 2004). Если в течение длительного лесопользования лес полностью лишился какихлибо типов местообитаний, их можно восстановить, возвращая территорию к исходному состоянию (Angelstam 1998).

[1] класс A (Aldrig) – леса, произрастающие на плодородных почвах. Предполагается, что лесные пожары или вовсе не возникают или возникают чрезвычайно редко. В таких лесах господствует естественная мелко-оконная динамика (Angelstam 1998, Kuuluvainen 1994).
класс **S** (Sällan) – леса, произрастающие на плодородных суходолах. Предполагается, что лесные пожары возникают реже, чем раз в сто лет.
класс **I** (Ibland) – леса, произрастающие на влажных суходолах. Предполагается, что лесные пожары возникают чаще, чем раз в сто лет.
класс **O** (Ofta) – леса, произрастающие на суходолах. Предполагается, что лесные пожары возникают в среднем раз в 40–60 лет.

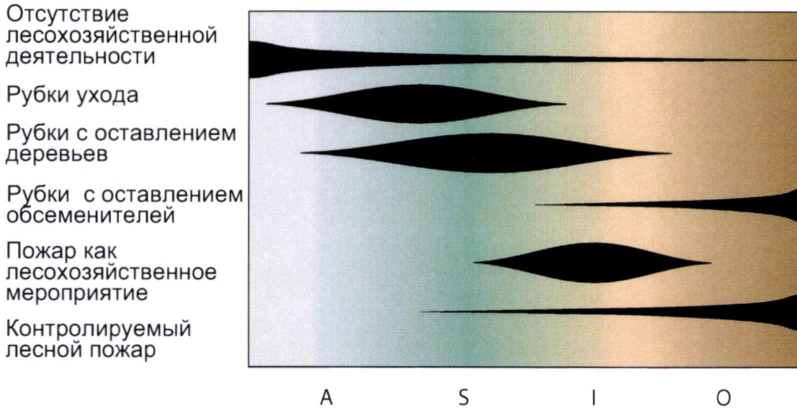


Рис. 50. Различные лесохозяйственные мероприятия применительно к ASIO-модели (Rülcker et al. 1994).

Применяя ASIO-модель, следует учитывать не только естественную динамику пожаров, но и влияние огня на элементы лесной экосистемы. В свою очередь этот показатель зависит от интенсивности и активности пожаров, а также от того, как деревья выдерживают воздействие огня. Как ранее было отмечено (глава 1), часто повторяющиеся пожары в лесах с преобладанием сосны могут практически поддерживать лесные экосистемы в устойчивом состоянии. Так, с одной стороны, крупномерные сосны выживают после низовых пожаров, с другой – пожары препятствуют вторжению других древесных пород, но содействуют возобновлению сосны (Kuuluvainen 2002).

15 Сохранение биоразнообразия: рекомендации по ведению лесного хозяйства на основе результатов исследований

Тимо Куулувайнен, Туомас Аакала, Хейкки Кауханен, Туомо Валлениус, Анна-Лиза Юлисирмиё, Рейо Пенттиля

15.1 Учёт структуры и экологии северных ельников при ведении лесного хозяйства

Согласно результатам исследований, проведённых в национальном парке Паллас-Юлляс, а также в Мурманской и Архангельской областях, для ельников, где пожары являются редким явлением, характерна слабо выраженная динамика нарушений в отличие от интенсивной, неровной и непрерывной динамики разложения древесины. Проведенные наблюдения позволили выявить как относительно равномерное отмирание деревьев т. н. фоновый отпад, так и периоды массовой гибели древостоев. Данные особенности развития ельников являются вызовом для лесного хозяйства, стремящегося сохранить уникальные природные элементы. Согласно критериям ASIO-модели, эти леса относятся к классам A и S.

Наиболее ценные и уязвимые в экологическом отношении участки рекомендуется оставить за пределами лесохозяйственной деятельности (см. рис. 50). В особенности это касается примыкающих к малым водоёмам участков и лесов, произрастающих на плодородных рыхлых почвах. Эти экосистемы являются важной средой обитания, создающей условия для репродукции и распространения живых организмов на лесных площадях, отведённых под лесохозяйственные мероприятия. В ином случае, заготовку древесины на подобных участках рекомендуется вести очень осторожно и желательно в зимнее время.

На других территориях самыми лучшими видами рубок, способствующими сохранению элементов исходного древостоя, являются различные группово-постепенные (мелкими окнами), добровольно-выборочные рубки, а также рубки с оставлением сохраняемых деревьев.

При этом в избытке оставляют древесные группы или полосы. Когда подобные рубки проводят в естественных старых лесах первый раз, здесь может наблюдаться рост гибели деревьев, который приостановится по мере восстановления вырубок. Используя любые виды рубок, следует стремиться к сохранению режима разложения древесины.

Как известно, редкие пожары в северных ельниках, уничтожающие древостой полностью, по интенсивности нарушения соответствуют сплошнолесосечным рубкам (Sirén 1955, Wallenius et al. 2005). Однако, надо помнить, что в отличие от сплошной рубки, на пройденном пожаром участке образуется большое количество мёртвой древесины (Siitonen 2001). Время от времени в северныхельниках можно проводить сплошные рубки, но в этом случае необходимо убедиться, что на лесосеке остаётся достаточное количество мёртвых и сохраняемых деревьев. Сплошную рубку в северных ельниках нельзя использовать в качестве основного способа обновления без потери свойственных этим лесам экологических особенностей и биоразнообразия.

15.2 Ведение лесного хозяйства в северных лесах: имитация естественной пожарной динамики

В сфере лесоводства имитация пожарной динамики уместна в случаях, когда огонь используют в лесохозяйственных целях или когда с помощью рубок искусственно формируют пирогенные структуры ландшафта. Результаты исследований пожарной истории северо-востока Лапландии показали, что северные сосняки горели, в среднем, один раз в 350 лет в течение последнего тысячелетия. Большинство из тех лесных пожаров, по всей видимости, имеет антропогенное происхождение. Возгорания на севере Фенноскандии от естественных причин, таких, как удар молнии, были слишком редким явлением, чтобы имитировать его. Во всяком случае, этот тип нарушений нельзя принимать за основу для широкомасштабных лесохозяйственных работ. ASIO-модель не совсем подходит для северных сосняков, которые по типу места произрастания в большинстве случаев относились бы к классу O (частые пожары), но по фактической частоте повторяемости пожаров – к классу S (редкие пожары). Низкая частота пожаров позволяет заключить, что для развития лесных экосистем большее значение имеют другие нарушения (ветер, снег, дереворазрушающие грибы) (см. главу 3).

Однако частота лесных пожаров является весьма непостоянным показателем. Большинство лесных пожаров антропогенного происхождения, затронувших значительную часть сосняков северной таежной подзоны, пришлось на семнадцатый-восемнадцатый века. Принимая во внимание долголетие сосны, можно сделать вывод, что наибольшая часть древостоев современного леса была сформирована после этих пожаров. Но для обновления сосняков Северной Фенноскандии не всегда требуется пирогенное воздействие. Так, после широкомасштабного пожара в северных широтах возобновление леса может продолжаться десятки лет. Предполагается, что граница северных лесов была смещена к югу в связи с пожарами, вызванными человеком (Renvall 1919).

На территории Швеции и Финляндии насчитывается около ста видов организмов, обитающих на лесных гарях (Rassi et al др. 2001, Wikars 2004). Эти виды составляют 0,5% всего видового состава сообщества. Популяции многих из них сосредоточены в средней и южной подзонах тайги, где леса горели в два раза чаще, чем на севере.

Относительно хорошо сохранился видовой состав гарей на шведских и финских ландшафтах, где почти не было лесных пожаров уже более 100 лет. Однако не известно, как будет развиваться ситуация по мере продолжения беспожарного периода. В настоящее время в зону проведения редких палов включают и северные эксплуатационные леса, но результаты этих мероприятий сказываются на видовом составе гарей не лучшим образом. Когда целями являются сохранение видов, обитающих на гарях, и имитация пирогенной динамики, проведение хозяйственных палов и имитационных выжиганий в северных бореальных лесах менее актуально, чем в средне и южнотаежных лесах.

В России в настоящее время лесные пожары случаются значительно реже, чем несколько лет назад. Однако ввиду неэффективной противопожарной профилактики и большой доли пожаров антропогенного происхождения, ежегодная площадь лесных пожаров в России значительно превышает аналогичный показатель по северным странам. Поэтому проведение искусственных палов в России не представляется необходимым.

Хотя имитация пирогенного механизма формирования северных лесов в хозяйственных и экологических целях является делом не простым, можно было бы стремиться к естественной пожарной динамике в крупных национальных парках и не освоенных лесных массивах, где уместно допустить пожар от удара молнии. Если мы стремимся к динамике пожаров, характерной для естественных условий, необходимо вовремя опознавать вызванный деятельностью человека пожар и ликвидировать его. Из практических соображений необходимо выделить особые территории, в пределах которых каждому пожару будет дана оценка и, в зависимости от причины его возникновения, направления ветра и расположения на местности, пожар будет либо ликвидирован, либо нет. Обширные гари заселены различными типами растительности, поэтому интенсивность одного и того же пожара сильно варьирует в пределах зоны горения. Эти естественные колебания вместе с большим количеством мёртвой древесины обеспечивают разнообразие местообитаний на гарях. Такого разнообразия можно достичь путём проведения палов в средней и южной подзонах бореальных лесов. Значимость проводимых экологических мероприятий тем выше, чем выше мозаичность элементов микрорельефа и древостоя, которую стремятся создать в пределах гари.

15.3 Учет видового состава при обработке ельников

Для развития естественных еловых лесов характерна оконная динамика и режим длительного разложения древесины. Живые организмы, приуроченные к еловым лесам, приспособились, в первую очередь, к затенённым и влажным условиям среды обитания. Результаты исследования пожарной сукцессии еловых лесов показали, что развитие старого леса с богатым видовым составом и большим количеством мёртвой древесины, является очень медленным процессом, который после широкомасштабного пожара длится как минимум 200 лет. Старовозрастные ельники обладают широким диапазоном видов, в том числе редких и уязвимых. Результаты имеющихся исследований доказывают огромное значение естественных старых ельников, как в качестве хабитатов для видов узкой специализации, так и в качестве среды обитания, создающей условия для репродукции и распространения видов вообще. Таким образом, существуют причины для того, чтобы сохранять в пределах лесного ландшафта определённую долю старых, включающих перестойные древостои, лесов с непрерывным режимом длительного разложения древесины. Из ельников особенно ценными с точки зрения биоразнообразия являются приручейные и окрайковые заболоченные ельники, а также кислично-черничные ельники. Рубки на этих участках проводить не рекомендуется. Фрагменты местообитаний, включающих особенно большое количество гниющей древесины, также следует оставлять вне заготовительной деятельности.

После проведения сплошных рубок на участках радикально меняются условия освещённости и влажности. В отличие от сплошнолесосечных, более оптимальными считаются группово-постепенные, добровольно-выборочные, узколесосечные рубки, а также рубки с сохранением деревьев. Эти виды рубок способствуют лучшему сохранению микроклимата елового леса, необходимого количества мёртвой древесины и видового разнообразия. Также на уровне ландшафта важно сохранить необходимую для расселения видов связь местообитаний. Это возможно, если не охватывать рубками такие естественные экологические коридоры, как влажные ложбины и прибрежные зоны ручьев и если сохранять в пределах ландшафта соединяющие лесосеки линейные элементы и фрагменты местообитаний.

Согласно результатам исследований, количественные показатели дереворазрушающих грибов (по численности и видовому разнообразию) сохраняются высокими на протяжении всех стадий пожарной сукцессии, и это, несмотря на сильные изменения видового состава по мере сукцессионной смены древесных пород. Особенно большим количеством видов, в том числе исчезающих, отличались свежие гари, выступающие в роли отправных пунктов активного распространения видов в послепожарный период. Проведение лесохозяйственных палов в еловых лесах могло бы способствовать значительному увеличению количества разлагающейся древесины и деревьев лиственных пород, заселяющих гари, и повысить тем самым уровень видового разнообразия сапрофитов. Во всяком случае, применение метода лесохозяйственных палов можно рекомендовать в небольших объёмах при восстановлении ельников на уровне ландшафта.

Исследование показало, что часть исчезающих видов и видов-индикаторов старовозрастных лесов выживают также и на ранних стадиях сукцессии. Оставленная на возобновляемом участке разлагающаяся древесина, и, прежде всего, крупномерный валёж хвойных, обеспечивает сохранение в эксплуатационных лесах, как упомянутых видов, так и видового состава сообщества в целом. Мёртвая древесина лиственных деревьев способствует повышению разнообразия видов, поэтому следовало бы рекомендовать оставлять примесь лиственных на всех лесохозяйственных участках.

БЛАГОДАРНОСТИ

Хотим выразить тёплые слова благодарности тем, кто принимал участие в проекте "Северные хвойные леса" или в подготовке этого издания: Александру Алхимчикову, Александру Бижону, Светлане Чукаревой, Олегу Ежову, Ханну Херва (Hannu Herva), Яри Хиетанену (Jari Hietanen), Владиславу Янишевскому, Андрею Юнтунену, Матвею Юнтунену, Лауре Кахала (Laura Kahala), Лейсане Каримовой, Антти Кобергу (Antti Koberg), Роману Куржунову, Рейо Кюрё (Reijo Kyrö), Антти Лавикайнену (Antti Lavikainen), Тиине Лавикайнен (Tiina Lavikainen), Свену Локка (Sven Lokka), Вейо Локка (Veijo Lokka), Антти Лянненпя (Antti Lännenpää), Евгению Могутову, Петтери Мёнкконену (Petteri Mönkkönen), Рауно Оваскайнену (Rauno Ovaskainen), Ирйе Палтто (Irja Paltto), Рауно Пехконену (Rauno Pehkonen), Петеру Пелтонену (Peter Peltonen), Николаю Петухову, Михаилу Плец, Йоуни Пуоскари (Jouni Puoskari), Паси Путтонену (Pasi Puttonen), Весе Салонену (Vesa Salonen), Сергею Щеголёву, Лидии Щеголёвой, Леониду Шульге, Оксане Шведовой, Владиславе Соколовой, Андрею Судакову, Роберту Тихонову, Аарре Вуонтисярви (Aarre Vuontisjärvi), Мари Викхолм (Mari Wikholm) и Исмо Юли-Туоми (Ismo Yli-Tuomi).

За финансовую поддержку благодарим главных спонсоров – Европейское Сообщество и Министерство окружающей среды Финляндии, а также – Академию Финляндии и Фонд "Метсямиестен Сяятио" (Metsämiesten Säätiö). За поддержку в организации финансирования благодарим Союз Лапландии и Центр окружающей среды Лапландии.

Литература

Анишин П.А. К вопросу о возрастной структуре разновозрастных ельников Коми АССР // Вопросы лесоустройства и таксации лесов Европейского Севера, 1970, вып. 2. С. 91–98.

Анишин П.А. Генезис северных ельников // Лесоведение. 1984. №.5. С. 10–18.

Атлас Архангельской области.— М., 1976.— 72 с.

Бызова Ю.Б. Фауна почвенных ногохвосток и клещей севера среднеевропейской тайги // Pedobiologia, 1963, Bd. 3.

Бобров Е.Г. История и систематика рода Picea A.Dietr. / Новости систематики высших растений, 1970. Т.7. С. 5–40.

Волосевич И.В. К определению возрасте ели по коре // Вопросы лесоустройства и таксации лесов Европейского Севера, 1970, вып. 2. С 124–134.

Воронцов А.И. Некоторые закономерности усыхания лесов в различных физико-географических условиях. // Научно-технич. конф. Московского лесотехнического ин-та, 1958. Тез докл. М., 1958. С. 16–19.

Воронцов А.И. Патология леса. М, 1978. 272 с.

Воропанов П.В. Ельники Севера. М, 1950. 180 с.

Геоботаническое районирование Нечерноземья европейской части РСФСР. /Под ред. В.Д.Александровой, Т.К.Юрковской. Л, 1989. 63 с.

Гордягин А. Я. Материалы для познания почв и растительности Западной Сибири // Тр. Общ. Естествоиспытателей при Имп. Казанском университете, 1900, т. 34, вып. 2. 222 с.

Горшков В.В. Характеристики восстановления лесных экосистем после пожаров // Доклады Академии Наук России. 1993. Т. 333. № 6. С. 811–813.

Грюнталь С.Ю. Комплексы жужелиц в различных типах леса средней тайги // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1996. Т. 101. Вып. 1. С. 50–60.

Гусев И.И. Строение и особенности таксации северных ельников. Москва, 1964. 75с.

Гусев И.И. Продуктивность ельников Севера. Л, 1978. 232 с.

Гусев И.И. Закономерности формирования естественного отпада в таежных ельниках // Лесной журнал. 1989. № 4. С. 3–5

Джонгман Р.Г.Г, Тер Брак С.Дж.Ф, Ван Тонгерен О.Ф.Р. Анализ данных в экологии сообществ и ландшафтов. М., 1999, 306 с.

Добрынин Д. А., Столповский А. П. Ландшафтное разнообразие и система особо охраняемых природных территорий Архангельской области. ОГУ «Дирекция особо охраняемых природ. территорий регион. значения». – Архангельск, 2008. – 36 с. Рукопись.

Дыренков С.А. Структура и динамика таежных ельников. Л,1984. 174 с.

Зайцева И.В., Кобяков К.Н., Никонов В.В., Смирнов Д.Ю. Коренные старовозрастные леса Мурманской области // Лесоведение, №2, 2002. С. 14–22.

Захаров А.А., Бызова Ю.Б., Друк А.Я., Залесская Н.Г., Мазанцева Г.П., Покаржевский А.Д., Сергеева Т.К., Уваров А.В., Янушев В.В. Почвенные беспозвоночные – индикаторы состояния рекреационных ельников Подмосковья // Биоиндикация состояния окружающей среды Москвы и Подмосковья. М., 1982. С. 40–53.

Интегрированнная система статистической обработки и графической визуализации данных. Т.2.1. Калинин, 1990. 248 с.

Исаченко А.Г. Ландшафты СССР. Л., 1985. 320с.

Казимиров Н.И. Ельники Карелии. Петрозаводск. Карельск. Фил. АН СССР. 1971. 139 с.

Карта дочетвертичных образований 1:1000 000 P-38,39, ВСЕГЕИ, СПб. 1998

Карта четвертичных образований 1:1000 000 P-38,39, ВСЕГЕИ, СПб. 1998

Карты четвертичных образований 1:200 000, ВСЕГЕИ, СПб.1995, 2001

Катаев О.А., Мозолевская Е.Г. Экология стволовых вредителей. Ленинград, 1981. 87 с.

Козловская Л.С. Фауна лесных почв Котласского лесхоза // Тр. Ин-та леса и древесины. М., 1957. Т. 36. С. 56–72.

Комин Г.Е. К вопросу о возрастной структуре насаждений. // Лесной журн. 1963. № 3. С. 37–42.

Кривошеина Н.П. Почвообитающие беспозвоночные основных типов леса Кадниковского лесничества Вологодской области // Влияние животных на продуктивность лесных биогеоценозов. М., 1966. С. 166–180.

Криволуцкий Д.А., Семяшкина Т.М., Михальцова З.А., Груздев В.И. Почвенная фауна средней тайги на Тиманском кряже // Зоол. журн. 1979. Т. 58. Вып. 7. С. 1063–1065.

Крылова Л.П. Почвенная мезофауна разных типов леса средней тайги Коми АССР. Автореф. дис. … канд. биол. наук. М., 1974. 27 с.

Кузнецова Н.А. Группировки коллембол в экологическом ряду ельников юга Архангельской области // Фауна и экология ногохвосток. М., 1984. С. 68–77.

Кузнецов Н.А. Задвинские ельники. Лесной журнал, 1912, вып. 10. с. 1165–1204.

Леонов Д.С. Об экспедиционных обследованиях ФГУ «Российский центр защиты леса» на территории Архангельской области. // Усыхающие ельники Архангельской области, проблемы и пути их решения. Архангельск, 2007. с. 53–55.

Манько Ю.И. Ель аянская. Л.: Наука, 1987. 280 с.

Маслов А.Д. Усыхание еловых лесов от засух на европейской территории СССР. // Лесоведение, 1972, № 6, с. 77–87.

Мозолевская Е.Г., Катаев О.А., Соколова Э.С. Методы лесопатологического обследования очагов стволовых вредителей и болезней леса. М., 1984. 152 с.

Мухин В.А. Роль базидиальных дереворазрушающих грибов в лесных биогеоценозах // Лесоведение, 1981. №1. С. 46–53.

Мухин В.А. Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно–Сибирской равнины. Екатеринбург, 1993. 231 с.

Наставления по надзору, учету и прогнозу массовых размножений стволовых вредителей лесов. Москва, 1975. 89 с.

Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам / Стороженко В.Г., Бондарцева М.А., Соловьев В.А., Крутов В.И. М., 1992. 221с.

Научный отчет: Типы леса Конецгорского ЛПХ (руков. И.С. Мелехов). Архангельск, 1947. 28 с. Рукопись.

Неволин О.А., Грицынин А.Н. История Березниковского лесхоза. Архангельск, 2002. 464 с.

Нешатаев В.Ю. Динамический статус лишайниковых лесов Кольского полуострова // Проблемы динамической типологии лесов (Тез. докл. Всероссийского рабочего совещ.) Архангельск, 1995. С.23–24.

Нешатаев В.Ю., Нешатаева В.Ю. 1999а. Еловые леса и редколесья Лапландского заповедника.// Коренные леса таежной зоны Европы: современное состояние и проблемы сохранения./ Материалы Международн. Конф. Петрозаводск,6–8 июля 1999 г. Петрозаводск. С. 210–212.

Нешатаев В.Ю., Нешатаева В.Ю. 1999б. Сравнительный анализ лесной растительности Лапландского заповедника и долины реки Поной (Кольский полуостров).// Тез. докл. Международн. конф. “Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Фенноскандии”.(Петрозаводск, 6–10 сентября 1999 г.). Петрозаводск. С. 194.

Нешатаев В.Ю. (ред.) Растительность, флора и почвы Верхне-Тазовского государственного заповедника // Нешатаев В.Ю., Потокин А.Ф., Томаева И.Ф. Добрыш А.А., Чернядьева И.В., Потемкин А.Д., Егоров А.А. // СПб, 2002. 164 с.

Нешатаев В.Ю. – ред. 2008. Лапландский государственный заповедник. Восточная часть. Растительный покров. Масштаб 1:50000. СПб: СПбГЛТА, БИН РАН, ООО «Аконит». 2 листа.

Никонов В.В., Лебедева Р.М. Ель и еловые леса в центральной части Кольского полуострова // Изучение растительных ресурсов Мурманской области. Апатиты, 1976. С. 53–64.

Огибин Б.Н. Методическое пособие по изучению насекомых-ксилофагов в ельниках Севера. Архангельск, 1983. 15 с.

Отчет группы экспертов о комплексной исследовательской экспедиции в массив малонарушенных лесов междуречья Северной Двины и Пинеги. Всемирный фонд дикой природы, Архангельск. 2006.

Пугачевский А.В. Ценопопуляции ели: структура, динамика, факторы регуляции. Минск. 1992. 204 с.

Пушкина Н.М. Естественное возобновление растительности на лесных гарях. // Тр. Лапландского государственного заповедника. М., 1960. С. 5–125.

Раменская М. Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л., 1983. 216 с.

Растительность европейской части СССР. Л., 1980. 429 с.

Сабуров Д.Н. Леса Пинеги. Л. Наука, 1972, 173 с.

Саксонов С.В. Организация и функционирование системы флористического мониторинга // Изв. Самар. науч. центра РАН. Спец. вып. «Актуальные проблемы экологии». 2004. Вып. 2. С. 207 – 219.

Самбук Ф. В. Печорские леса; Геоботанический очерк // Тр. Ботан. музея АН СССР, 1932, вып. 24. С. 63–250.

Север Европейской части СССР. Под ред. Рихтера Г.Д., М., 1966, 452 с.

Скуграви В. Вспышки массового распространения короеда-типографа в Европе с XIV в. до середины XX в. // Бюлл. №4 Постоянной комиссии по биологической защите леса. Экологически безопасная защита растений от вредителей и болезней. Пушкино, 2004. с. 95–117.

Стойко С.М. Экологические основы охраны редких, уникальных и типичных фитоценозов // Ботан. журн., 1983. Т.68, № 11. С. 1574-1583.

Столяров Д.П., Кузнецова В.Г. Разновозрастные ельники и ведение хозяйства в них. М., 1970.168 с.

Стороженко В.Г., Бондарцева М.А., Соловьев В.А., Крутов В.И. Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам. М., 1992. 221с.

Татаринова А.Ф. Фауна и экология ксилобионтных жесткокрылых (Insecta, Coleoptera) европейского Северо-Востока России. Автореф. дис. … канд. биол. наук. М., 2002. 22 с.

Толмачев А.И. О происхождении и развитии темнохвойной тайги. Москва, 1954. 156 с.

Факторы регуляции экосистем еловых лесов. Под общ. редакцией докт. биол. наук В.Г. Карпова Л., 1983. 318 с.

Федоров Н.И., Сарнацкий В.В.Особенности формирования еловых лесов Беларуси в связи с их периодическим массовым усыханием. Минск, 2001. 182 с.

Федоров В.Д. , Гильманов Т.Г. Экология. М., 1980. 464 с.

Цветков В.Ф., Чертовский В.Г. Классификационные типологические схемы лесов и лесорастительное районирование Мурманской области. Архангельск, 1979. 36 с.

Цветков В.Ф. К состоянию коренных еловых лесов на водоразделе Ваеньги и Юлы (междуречье С.Двины и Пинеги) // Старовозрастные леса в Архангельской области: перспективы сохранения. Международный семинар. Архангельск, 2002. С.5–9.

Цветков В.Ф. Широкомасштабное усыхание коренных ельников в междуречье С.Двины и Пинеги//Пути рационального воспроизводства, использования и охраны лесных экосистем в зоне хвойно-широколиственных лесов /Сб. научн. чтений, посвященных 70-летию заслуженного лесовода Аглиуллина Ф.В. в Казани 17.–19 .01. 2006. Чебоксары, 2006а. С. 516–523.

Цветков В.Ф. К проблеме усыхания ельников в междуречье С.Двины и Пинеги. //Устойчивость экосистем и проблем сохранения биоразнообразия на Севере: матер. междунар. конференции, посвященной 75-летию ПАБСИ и 100-летию со дня рождения Н.А. Аврорина в г. Кировске 26–30 авг. 2006. Т.1. Кировск, 2006б. С. 241–245.

Цветков В.Ф., Цветков И.В. Проблема массированного усыхания ели в старовозрастных лесах Архангельской области //The last large intact forests in Northwestern Russia: Protection and sustainable use. Workshop on targets and tools for the maintenance of ecological and socio-cultural values of large intact forest areas in Russia. Steinkjer. Norway. 2007a . P. 60–61.

Цветков В.Ф., Цветков И.В. К проблеме усыхания еловых лесов в Архангельской области // Усыхающие ельники Архангельской области, проблемы и пути их решения. Сборник. Департамент лесного комплекса. Архангельск. обл. центр защиты леса Арханг. области. Архангельск. 2007б. С. 20–30.

Чернов Ю.И. Природная зональность и животный мир суши. М., 1975. 222 с.

Цинзерлинг Ю.Д. География растительного покрова северо-запада европейской части СССР.// Тр. Геоморфологического ин-та, 1932, вып. 4. 377 с.

Частухин В.Я., Николаевская Н.А. Биологический распад и ресинтез органических веществ в природе. Л., 1969. 324 с.

Ярошенко А.Ю., Потапов П.В., Турубанова С.А. Малонарушенные лесные территории Европейского Севера России. М., 2001. 75 с.

Яковлев Б.А. Климат Мурманской области. Мурманск, 1961. 99 с.

Aakala, T., Kuuluvainen, T., De Grandpré, L. & Gauthier, S. 2007. Trees dying standing in the northeastern boreal old-growth forests of Quebec. Canadian Journal of Forest Research 37(1): 50–61.

Aakala, T., Kuuluvainen, T., Gauthier, S. & De Grandpré, S. 2008. Standing dead trees and their decay class dynamics in the northeastern boreal old-growth forests of Quebec. Forest Ecology and Management 255(3–4): 410–420.

Ahti, T., Hämet-Ahti, l., Jalas, J. 1968. Vegetation zones and their sections in northwestern Europe. Annales Botanici Fennici 5: 169–211

Alexandrova V.D.& Jurkovskaya, T.K. 1989. Geobotanical regionalization of the Non-Chernozem zone in European Russia, Nauka, Leningrad, p. 64.

Andren, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. Oikos 71: 355–366.

Angelstam, P. 1998. Maintaining and restoring biodiversity in European boreal forests by developing natural disturbance regimes. Journal of Vegetation Science 9: 593–602.

Angelstam, P. & Rosenberg, P. 1993. Aldrig Sällan Ibland Ofta. Skog och Forskning 1: 34–40.

Angelstam & Kuuluvainen, T. 1994. Boreal forest disturbance regimes, successional dynamics and landscape structures – a European perspective. Ecological Bulletins 51: 117–136.

Attiwill, P.M. 1994. The disturbance dynamics of forest ecosystems: the ecological basis for conservative management. Forest Ecology and Management 63: 247–300.

Axelsson, A.-L. & Östlund, L. 2000. Retrospective gap analysis in a Swedish boreal forest landscape using historical data. Forest Ecology and Management 147: 109–122.

Barbault, R. & Sastrapradja, D. 1995. Generation, maintenance and loss of biodiversity. in Heywood, W.D. editor, Global biodiversity assessment. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.

Berg, E., von, 1995: Kertomus Suomenmaan metsistä 1858. Kustannusosakeyhtiö Metsälehti, Helsinki. Näköispainos. 93 s.

Bergeron, Y., Harvey, B., Leduc, A. & Gauthier, S. 1999. Forest management guidelines based on natural disturbance dynamics: stand- and forest-level considerations. The Forestry Chronicle 75: 49–54.

Bergeron, Y., Leduc, A., Harvey, B. & Gauthier, S. 2002. Natural fire regime: a guide for sustainable management of the Canadian boreal forest. Silva Fennica 36(3): 81–95.

Bergquist, B. 1999. Påverkan och skyddzoner vid vattendrag i skogs- och jordbrukslandskapet. En litteraturöversikt. Fiskeriverket Rapport 3: 1–118.

Blomqvist, A. G. 1888. Kulowalkeasta. Simeliuksen perillisten osakeyhtiön kirjapaino, Helsinki. 15 s.

Clark, J. S. 1990. Fire and climate change during the last 750 yr in northwestern Minnesota. Ecological Monographs 60: 135–159.

Engelmark, O. 1999. Boreal forest disturbances. Teoksessa: Walker, L.R. (toim.). Ecosystems on disturbed ground. Ecosystems of the World 16. Elsevier. Amsterdam. s. 161–168.

Engelmark, O. & Hytteborn, H. 1999. Coniferous forests. Acta Phytogeographica Suecica 84: 55–74.

Ennallistamistyöryhmä 2003. Ennallistaminen suojelualueilla. Suomen ympäristö 618. Ympäristöministeriö, Helsinki.

Esseen, P.A. & Renhorn, K.E. 1998. Edge effects on an epiphytic lichen in fragmented forests. Conservation Biology 12:1307–1317.

Esseen, P.-A., Ehnström, B., Ericson, L. & Sjöberg, K. 1997. Boreal forests. Ecological Bulletins 46: 16–47.

Fellman, J. 1980. Poimintoja muistiinpanoista Lapissa. WSOY, Porvoo.

Franklin, J.F., Berg, D.E., Thornburgh, D.A. & Tappeiner, J.C. 1997. Alternative silvucultural approaches to timber harvesting: variable retention harvest systems. Teoksessa: Kohm, K.A. & Franklin, J.F. (toim.). Creating a forestry for the twenty-first century: The science of ecosystem management. Island Press, Washington ss. 111–139.

Franklin, J.F., Spies, T.A., Van Pelt, R., Carey, A.B., Thornburgh, D.A., Rae Berg, D., Lindenmayer, D.B., Harmon, M.E., Keeton, W.S., Shaw, D.C., Bible, K. & Chen, J. 2002. Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example. Forest Ecology and Management 155: 399–423.

Fritts, H.C. 1976. Tree rings and climate. Academic Press, London.

Goldammer, J. G. & Furyaev, V. V. 1996. Fire in ecosystems of boreal Eurasia: Ecological impacts and links to global system. – Teoksessa: Goldammer, J. G. & Furyaev, V. V. (toim.), Fire in Ecosystems of boreal Eurasia. Kluwer Academic Publisher, London. S. 1–20.

Gordyagin A. Ya. 1900. Materials for the study of soils and vegetation of the Western Siberia. Proceedings of the Society of Naturalists of the Emperor's Kazan university, 1900, vol. 34, issue 22. s. 222.

Gromtsev, A. 2002. Natural disturbance dynamics in the boreal forests of European Russia: a review. Silva Fennica 36(1): 41–55.

Hansen, A.J., Spies, T.A., Swanson, F.J. & Ohmann, J.L. 1991. Conserving biodiversity in managed forests. Lessons from natural forests. BioScience 41: 382–392.

Holling, C.S. 2001. Understanding the complexity of economic, ecological and social systems. Ecosystems 4: 390–405.

Hunter, Jr., M.L. (toim.) 1999. Maintaining Biodiversity in Forest Ecosystems. Cambridge University Press.

Hyvärinen, E., Hokkanen, M., Kotiaho, J., Lehtonen, H., Päivinen, J., Similä, M. & Tukia, H. 2007. Ennallistettujen metsien seuranta. – Teoksessa: Päivinen, J. & Aapala, K. (toim.), Metsähallituksen luonnonsuojelujulkaisuja sarja B 10–29.

Jokimäki, J., Huhta, E., Itämies, J. & Rahko, P. 1998. Distribution of arthropods in relation to forest patch size, edge, and stand characteristics. Canadian Journal of Forest Research 28: 1068–1072.

Jonsson, B.G. and Esseen, P.A. 1990. Treefall disturbance maintains high bryophyte diversity in a boreal spruce forest. Journal of Ecology 78: 924–36

Kaipainen, T. 2001. Metsäpalohistoria Lieksan alueella. Pro gradu -tutkielma, Helsingin yliopisto, Helsinki. 31 s.

Kotiranta, H. and Niemelä, T., 1996. Threatened polypores in Finland. Ympäristö-opas 10:1–184. The Finnish Environment Institute, Helsinki.

Kuuluvainen, T. 1994. Gap disturbance, ground microtopography and the regeneration dynamics of boreal coniferous forests in Finland: a review. Annales Zoologici Fennici 31: 35–51.

Kuuluvainen, T. 2002. Natural variability of forests as a reference for restoring and managing biological diversity in boreal Fennoscandia. Silva Fennica 36(1): 97–125.

Kuuluvainen, T., Syrjänen, K. & Kalliola, R. 1998. Structure of pristine Picea abies forests in northeastern Europe. Journal of Vegetation Science 9(4): 563–574.

Kuuluvainen, T., Leinonen, K., Nygren, M. & Penttinen, A. 1996. Statistical opportunities for comparing stand structural heterogeneity in managed and primeval forests: an ezample from boreal spruce forest in southern Finland. Silva Fennica 30(2–3): 315–328.

Kuuluvainen, T., Mäki, J., Karjalainen, L. & Lehtonen, H. 2002. Tree age distri-butions in old-growth forest sites in Vienansalo wilderness, eastern Fennoscandia. Silva Fennica 36(1): 169–184.

Laestadius, P. 1833. Fortsättning af Journalen öfver missionsresor i Lappmarken innefattande12 åren 1828–1832. Gustaf Nordström, Stockholm, Sweden.

Larjavaara, M., Pennanen, J. & Tuomi, T. J. 2005b. Lightning that ignites forest fires in Finland. Agricultural and Forest Meteorology 132: 171–180.

Lehtonen, H., and Kolström, T. 2000. Forest fire history in Viena Karelia, Russia. Scandinavian Journal of Forest Research. 15: 585–590.

Lilja, S., Wallenius, T. & Kuuluvainen, T. 2006. Structure and development of old Picea abies forests in northern boreal Fennoscandia. Ecoscience 13(2): 181–192.

Lindenmayer, D.B. & Franklin, J.F. 2002. Conserving Forest Biodiversity. A Comprehensive Multiscaled Approach. Island Press, Washington.

Linder, P. & Östlund, L. 1998. Structural changes in three mid-boreal Swedish forest landscapes, 1885–1996. Biological Conservation 85: 9–19.

Lännenpää, A., Aakala, T., Kauhanen, H. & Kuuluvainen, T. 2008. Tree mortality agents in pristine Norway spruce forests in northern Fennoscandia. Silva Fennica 42(2): 151–63.

Martikainen, P. 2001. Conservation of threatened saproxylic beetles: significance of retained aspen Populus tremula on clear-cut areas. Ecological Bulletins 49: 205–218.

Martikainen, P., Siitonen, J., Punttila, P., Kaila, L. & Rauh, J. 2000. Species richness of Coleoptera in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland. Biological Conservation 94: 199–209.

Moe D. The post-glacial immigration of Picea abies into Fennoscandia. Bot. Not. 1970. 123. p. 61–66.

Neshatayev, V. Yu. Vegetation mapping and forest succession after fires in the Lapland State Reserve at the Kola Peninsula // Phytocoenosis, 1991, Vol. 3 (N.S.). Supplementum Cartographiae geobotanicae 2. Warszawa-Bialowieza.; p. 361–364.

Neshatayev, V. Yu. & Neshatayeva, V. Yu. Forest vegetation of Ponoi river valley (the unpolluted area). // Kozlov, M. V. Haukioja, E., Yarmishko, V. T. (eds.). Aerial pollution in Kola Peninsula: Proceedings of the Int. Worshop, St.-Petersburg, 14-16 April 1992. Apatity, 1993a. P. 346-360.

Niemelä, T. 2005. Polypores, lignicolous fungi. Norrlinia 13:1–320.

Niklasson, M. & Granström, A. 2000. Numbers and sizes of fires: Long-term spatially explicit fire history in a Swedish boreal landscape. – Ecology 81: 1484–1499.

Nitare, J. (toim.) 2000. Signalarter: Indikatorer på skyddsvärd skog. Flora över kryptogamer. Skogsstyrelses förlag, Jönköping. 348 s.

Pennanen, J. 2002. Forest age distribution under mixed-severity fire regimes – a simulation approach for middle-boreal Fennoscandia. Silva Fennica 36(1): 213–231.

Pennanen, J. & Kuuluvainen, T. 2002. A spatial simulation approach to the natural forest landscape dynamics in boreal Fennoscandia. Forest Ecology and Management 164: 157–175.

Penttilä, R., Siitonen, J. & Kuusinen, M. 2004. Polypore diversity in managed and old-growth boreal Picea abies forests in southern Finland. Biol. Conservation 117: 271–283.

Pitkänen, A. 1999. Paleoecological study of the history of forest fires in eastern Finland. University of Joensuu. Publications in Sciences 58.

Pitkänen, A., Huttunen, P., Jugner, H. & Tolonen, K. 2002. A 10000 year local forest fire history in a dry heath forest site in eastern Finland, reconstructed from charcoal layer records of a small fire. Canadian Journal of Forest Research 32: 1875–1880.

Pushkina, N.M. 1961. Diversity and features of fructification Agaricales mushrooms. 70 p. (The manuscript of the Lapland State Biosphere Reserve) (in Russian).

Ramenskaja, M.L. 1983. The analysis of flora of Murmansk region and Kareliya. Leningrad. 216 p. (in Russian).

Rassi, P., Alanen, A., Kanerva, T. & Mannerkoski, I. (toim.) 2001. Suomen lajien uhanalaisuus 2000. Ympäristöministeriö ja Suomen ympäristökeskus. 432 s.

Renvall, A. 1919. Suojametsäkysymyksestä I. Mäntymetsän elinehdot sen pohjoisrajalla sekä tämän rajan alenemisen syyt. Acta Forestalia Fennica 11: 1–143.

Renvall, P. 1995. Community structure and dynamics of wood-rotting Basidiomycetes on decomposing conifer trunks in northern Finland. Karstenia 35:1–51.

Rouvinen, S., Kuuluvainen, T. & Karjalainen, L. 2002. Coarse woody debris in old Pinus sylvestris dominated forests along a geographic and human impact gradient in boreal Fennoscandia. Canadian Journal of Forest Research 32: 2184–2200.

Rowe, S. J. & Scotter, G. W. 1973. Fire in the boreal forest. Quaternary Research 3: 444–464.

Rülcker, C., Angelstam, P. & Rosenberg, P. 1994. Natural forest-fire dynamics can guide conservation and silviculture in boreal forests. SkogForsk 2:1–4.

Siitonen, J. 2001. Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. Ecological Bulletins 49: 11–42.

Similä, M., Kouki, J., Mönkkönen, M., Sippola, A-L. & Huhta, E. 2005. Co-variation and indicators of species diversity: Can richness of forest-dwelling species be predicted in northern boreal forests? Ecological Indicators 6:686–700.

Sirén, G. 1955. The development of spruce forest on raw humus sites in northern Finland and its ecology. Acta Forestalia Fennica 62: 1–408.

Spies, T.A., Franklin, J.F. & Thomas, T.B. 1988. Coarse woody debris in douglas-fir forests of western Oregon and Washington. Ecology 69:1689–1702.

Suorsa, P., Huhta, E., Nikula, A., Nikinmaa, M., Jäntti, A., Helle, H. & Hakka-rainen, H. 2003. Forest management is associated with physiological stress in an old-growth forest passerine. Proceedings of the Royal Society of London Series B 270: 963–969.

Suorsa, P., Huhta, E., Jäntti, A., Nikula, A., Helle, H. Kuitunen, M., Koivunen, V. & Hakkarainen, H. 2005. Thresholds in selection of breeding habitat by the Eurasian treecreeper (Certhia familiaris). Biological Conservation 121: 443–452.

Syrjänen, K., Kalliola, R., Puolasmaa, A. & Mattson, J. 1994. Landscape structure and forest dynamics in subcontinental Russian European taiga. Annales Zoologici Fennici 31: 19–34.

Uotila, A., Maltamo, M., Uuttera, J., and Isomäki, A. 2001. Stand structure in semi-natural and managed forests in eastern Finland and Russian Karelia. Ecological Bulletins 49:149–158.

Wallenius, T. 2002. Forest age distribution and traces of past fires in a natural boreal landscape dominated by Picea abies. Silva Fennica 36(1): 201–211.

Wallenius, T. H., Pitkänen, A., Kuuluvainen, T., Pennanen, J. & Karttunen, H. 2005. Fire history and forest age distribution of an unmanaged Picea abies dominated landscape. – Canadian Journal of Forest Research 35: 1540–1552.

Van Wagner, C.E. 1978. Age-class distribution and the forest fire cycle. Canadian Journal of Forest Research 8: 220–227.

Wikars, L.-O. 2004. Brand beroende insekter – response på tio års naturvårdsbränningar Fauna & Flora 99(2): 28–34.

Yaroshenko, A.Y., Potapov, P.V., & Turubanova, S.A. 2001. The last intact forest landscapes in northern European Russia. Greenpeace Russia and the Global Forest Watch. Moskova. 75 s.

Zackrisson, O. 1977. The influence of forest fires in the North Swedish boreal forest. Oikos 29: 22–32.

Zackrisson, O. & Östlund, L. 1991. Branden formade skogslandskapets mosaik. Skog and Forskning 4:13–21 (in Swedish).

Zaitseva, I.V., Kobjakov, K.N., Nikonov V.V., Smirnov, D.Y. 2002. Original (old-growth) forests of Murmansk region. Silvics (Lesovedenie) 2:15–23 (in Russian).

Zanette, L., Doyle, P. & Tremont, S.M. 2000. Food shortage in small fragments: evidence from an area sensitive passerine. Ecology 81: 1654–1666.

Östlund, L. Zackrisson, O. & Axelsson, A.-L. 1997. The history and transformation of a Scandinavian boreal forest landscape since the 19th century. Canadian Journal of Forest Research 27: 1198–1206.

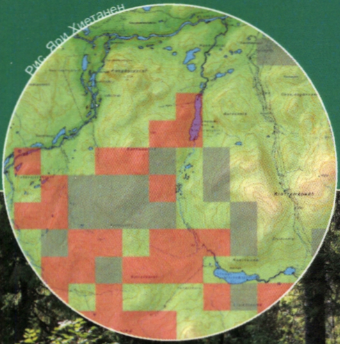
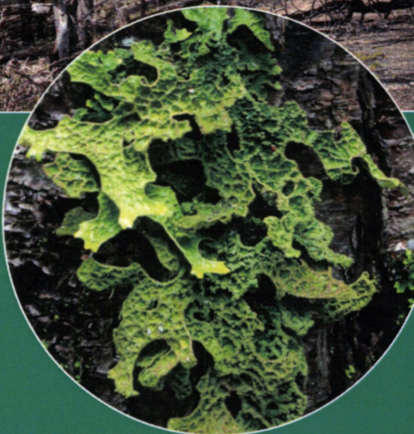


Рис. Яри Хиетанен

Рис. Хейкки Кауханен



METLA

ISBN 978-951-40-2211-1 (в пер.)
ISBN 978-951-40-2210-4 (PDF)