

МЕХАНИЗМЫ ДИНАМИКИ ЛЕСНОГО СООБЩЕСТВА В ФАЗЕ КЛИМАКСА НА ПРИМЕРЕ ОЛИГОТРОФНОГО СОСНЯКА ПУШИЦЕВО-СФАГНОВОГО

А.А. Маслов

Институт лесоведения РАН, Москва
am_pyrola@mail.ru

Вопрос о том, как протекают процессы динамики в коренных сообществах олиготрофных лесных болот, какие природные факторы могут вывести их из равновесного состояния в отдельные годы (десятилетия), представляет большой интерес для теории фитоценологии. Геохимическая и гидрологическая автономность таких болот облегчает анализ причин динамики. Кроме того, исторический тренд формирования болот на протяжении столетий может быть установлен по данным ботанического анализа торфа. Однако краткосрочные флуктуации, протекающие без существенной смены видового состава, могут не находить должного отклика в составе торфяной залежи и выявляются только по результатам прямых наблюдений на постоянных пробных площадях.

Сосняк на олиготрофном лесном болоте был выбран для долговременных наблюдений в 1979 г. при создании сети постоянных площадей слежения за динамикой заповедных лесных сообществ Московской области (Маслов, 1990). Неизменность видового состава сообщества на протяжении нескольких тысяч лет подтверждается данными ботанического анализа торфа (Березина и др., 2001). Поэтому ожидалось, что в общем ряду типов леса сосняк на болоте будет являть собой образец устойчивости и минимальной флуктуационной изменчивости. Неожиданно в течение нескольких лет на болоте наблюдалось массовое усыхание сосен. Вне пробной площади этот процесс имел местами сплошной характер. Одновременно с гибелью сосен появился и стал быстро развиваться подрост березы пушистой (*Betula pubescens*). Заметные изменения были отмечены и в нижних ярусах (Маслов, Петерсон, 1999). Дальнейшей целью исследований было выявление причин и механизмов столь быстрых динамических изменений (Маслов, 2001а, б).

Характеристика объекта исследований

Олиготрофное лесное болото близ д. Волково (Звенигородский лесхоз Московской обл.) имеет площадь 14 га и располагается в неглубоком бессточном понижении на высоком водоразделе реки Москвы. По гидрологическим свойствам оно относится к омбротрофным (верховым) болотам

с преимущественно атмосферным типом водного питания. Торфяная залежь на большей части болота имеет мощность 100–120 см. По данным споро-пыльцевого анализа, формирование залежи началось 9 тысяч лет назад (Березина и др., 2001). Нижние слои торфа представляют остатки осок, папоротников, древесины березы (низинная стадия). Довольно быстро низинная стадия формирования болота сменилась на переходную, а затем – на верховую, так что верхние 90–100-см залежи сформированы сфагновыми мхами, пушицей (*Eriophorum vaginatum*), кустарничками и сосной. Эти же виды формируют покров и в настоящее время.

Возрастная структура и динамика соснового древостоя

Возрастная структура чисто соснового древостоя в 1981 г. – условно разновозрастная, унимодальная. Пик возобновления приходится на 1871–1900 гг. (рис. 1). Появившийся в этот период самосев имел хорошие радиальные приросты. В эти же годы более старые угнетенные сосны резко ускорили рост, что происходит обычно при изреживании древостоя. На рубеже XIX и XX веков возобновление почти прекратилось (рис. 1). Одновременно резко упали приросты у более старых сосен. Во многом это объясняется высокой плотностью насаждения после смыкания крон деревьев – в 1981 г. число живых стволов на гектар составляло 1500.

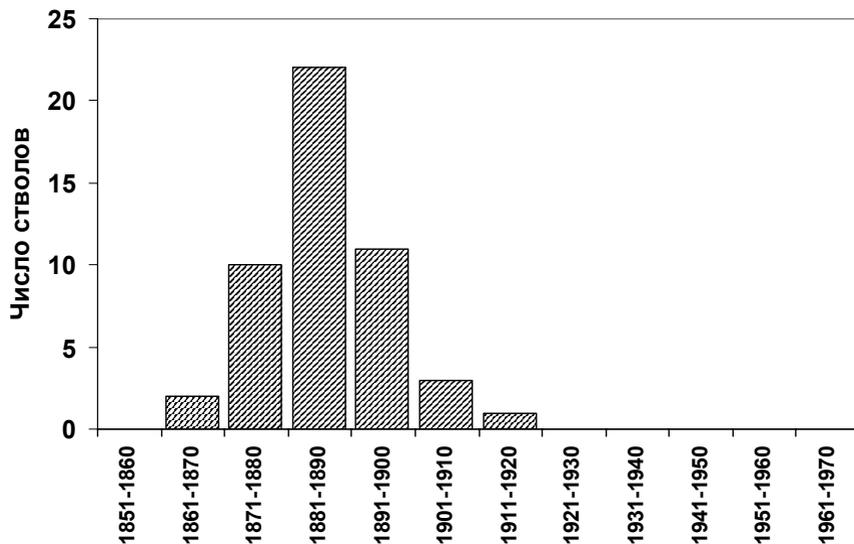


Рис. 1. Возрастная структура древостоя сосняка сфагнового по состоянию на 1981 г.

Начиная с 1982-го и вплоть до 1992 г. в сообществе протекала вспышка большого соснового лубоеда (*Blastophagus piniperda*), в результате чего число живых стволов сосны на постоянной пробной площади уменьшилось в 3 раза – с 1500 до 490 на га (рис. 2а). Сумма площадей поперечного сечения стволов уменьшилась более чем в 2 раза – с 22,8 до 9,1 м² на га (рис. 2б). В период вспышки радиальный прирост у поврежденных (но впоследствии выживших) деревьев падал почти до нуля, но с окончанием вспышки прирост таких деревьев восстановился. Многие сосны, особенно менее пострадавшие от атак лубоеда (вероятно, в силу физиологических особенностей), с окончанием вспышки не только восстановили приросты, но и увеличили их по сравнению с уровнем предшествующих десятилетий. Именно этим объясняется гораздо меньшее снижение суммы площадей поперечного сечения стволов по сравнению со снижением числа деревьев, а за пятилетку (1996–2001) – и увеличение данного показателя (рис. 2).

Насекомые-фитофаги как фактор динамики древостоя

В годы начала наблюдений (1979–1980) текущий отпад деревьев в насаждении не превышал нормы (1% по запасу), а среди факторов ослабления главными были угнетение, рак ветвей и смоляной рак-серянка ствола (возбудитель – *Peridermium pini*). Начиная с 1982-го и вплоть до 1992 г. в текущем отпаде деревьев полностью доминировал большой сосновый лубоед. В восточной части лесного болота отпад деревьев носил массовый характер — погибло более 90% сосен (Маслов, 2001а).

Все годы вспышки лубоед проявлял себя как первичный вредитель (данные Ю.В. Петерсона), плотно обрабатывая небольшую по высоте зону в нижней части ствола и оставляя затем дерево вторичным видам (*Polygraphus poligraphus*, *Sirex juvencus*, *Blastophagus minor*). Последний вид (малый сосновый лубоед) на единичных деревьях имел высокую численность одновременно с большим сосновым лубоедом.

Нападению подвергались как угнетенные, так и совсем здоровые деревья верхнего полога. При этом попытки связать предпочтения лубоеда с возрастом или размером деревьев, их жизненным состоянием не получили статистического подтверждения.

Чтобы найти причины вспышки, был проведен анализ *климатических характеристик* по данным метеопоста «Звенигород». Удалось показать, что отпад деревьев в результате вспышки лубоеда проходил тремя волнами (1982–1985, 1987–1990 и 1992 гг.), и эти волны развития лубоеда приурочены к сериям сухих лет. Не меньшее значение имели погодные условия мая — в 1988 и 1992 г. май был аномально сухим и теплым (Рудичева, 1992). Попытки поселения и гибель сосен в результате поселения лубоеда в 1992 г. наблюдались нами и в других типах сосняков (Маслов, 2001а).

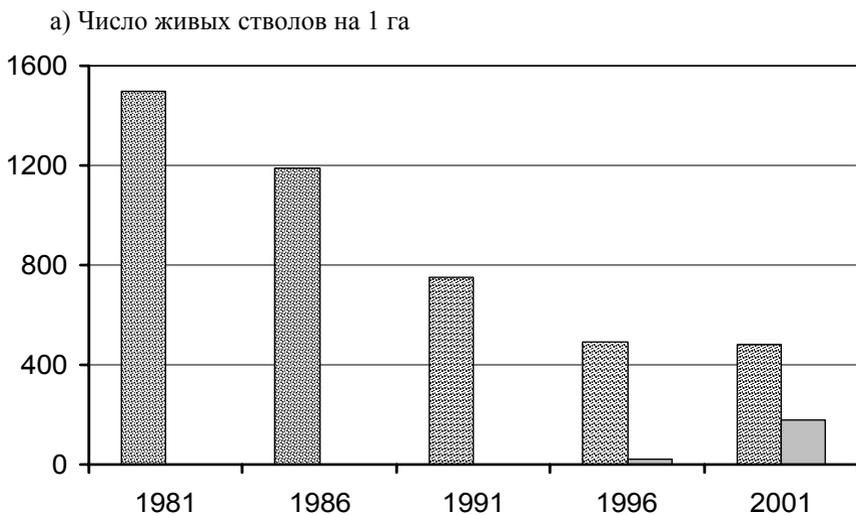


Рис. 2. Динамика древостоя сосняка сфагнового за 1981—2001 гг.

Погребение корневой шейки как первичный фактор ослабления сосен

В поисках более общей причины ослабления древостоя сосны (способствующей возникновению вспышек лубоеда) мы обратили внимание на гипотезу В.Н. Сукачева (1905), согласно которой на верховых болотах нарастание сфагнома приводит к постепенному погребению корневой шейки и корневых систем, в результате чего они лишаются доступа к кислороду. Происходит постепенное ослабление, и болотные сосны гибнут раньше, чем деревья на суходоле. Детальные данные о погружении сосен в торфяную толщу были опубликованы в малоизвестной работе А.Д. Дубаха (1927).

Для проверки гипотезы Сукачева глубина залегания корневой шейки была измерена в трех разных выборках: а) выжившие сосны, б) деревья, погибшие в ходе самой сильной волны усыхания, в) сухие деревья из зоны почти сплошной гибели в восточной части болота. Измерения проводились в сентябре 1998 г. Оказалось, что корневая шейка у большинства деревьев находилась не только под слоем сфагнома, но и под водой. У живых деревьев средняя глубина залегания составляла 23,5 см (рис. 3). У деревьев, погибших на пробной площади в 1991–1995 гг., средняя глубина залегания на 6 см больше и составляла 29,9 см. В зоне массовой гибели древостоя вне пробной площади средняя глубина залегания составляла 34 см. При этом средние значения глубины залегания корневой шейки по всем трем выборкам достоверно отличаются по критерию Стьюдента с вероятностью 95%. Интересно, что моды распределения глубин у деревьев, погибших на пробной площади, и в зоне массовой гибели, совпадают и составляют 30–35 см. Однако в зоне массовой гибели кривая распределения идет дальше вправо, и здесь присутствуют сосны с глубиной залегания корневой шейки 45–55 и даже 59 см.

Характер возобновления древесных пород

Начиная с 1984 г. с завершением первой волны гибели сосен в сообществе наблюдались появление и быстрый рост подроста березы пушистой. Следует подчеркнуть, что и до вспышки лубоеда мы наблюдали на болоте всходы сосны и березы (нередко в большом количестве), однако все эти всходы погибали на 1–3-й год после появления. После массовой гибели сосен в 1983–1984 гг. имевшиеся в сообществе всходы березы пошли в рост, в первую очередь на приствольных повышениях и на месте упавших стволов, погрузившихся в сфагнум.

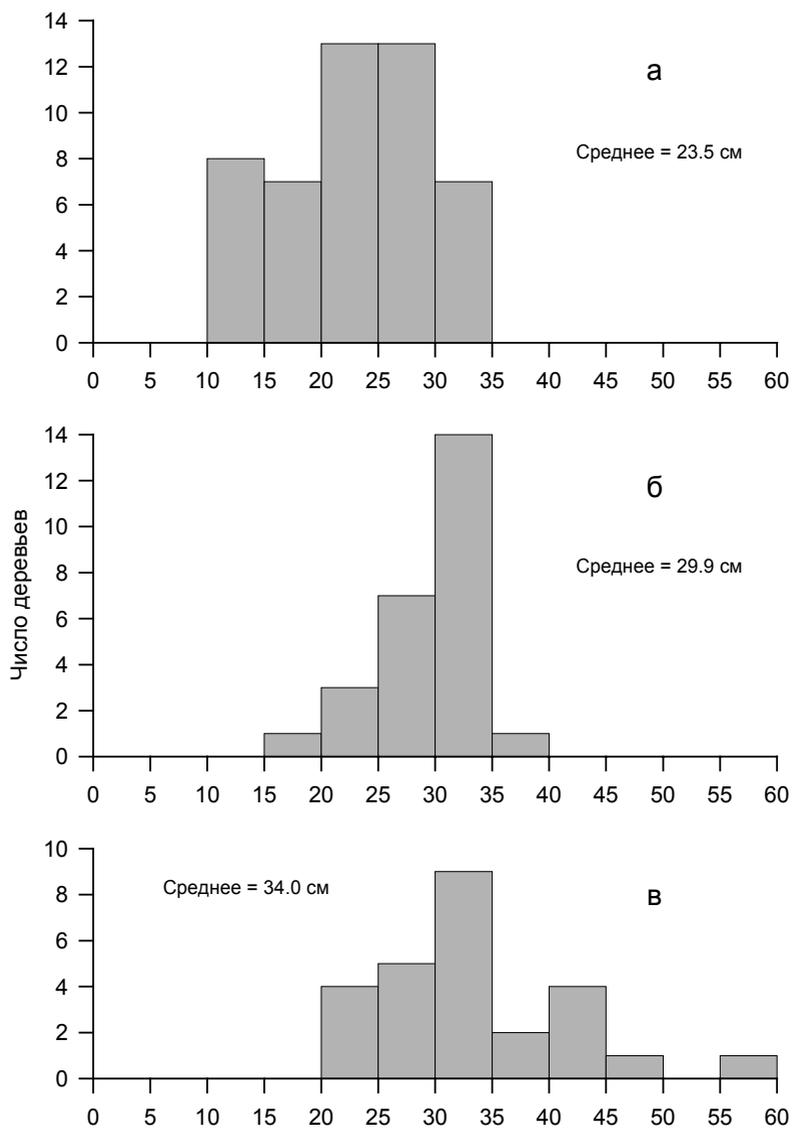


Рис. 3. Глубина залегания корневой шейки у болотных сосен:

a — деревья на постоянной пробной площади (ППП), пережившие вспышку лубоеда; *b* — деревья, на ППП, погибшие в 1991–1996 гг.; *c* — деревья из зоны почти сплошной гибели

Приживание новых проростков продолжалось всего 5 лет – с 1984 по 1988 г. (серия сухих лет) и прекратилось в 1989 г. – с началом серии более влажных лет (Маслов, 2001*b*). Выжившие березы, а также отдельные экземпляры сосны имели хороший прирост в высоту: у отдельных особей за 1988–1998 гг. он достигал средних значений 50 см в год. За 17 лет (к 2001 г.) береза сформировала разновысотный второй полог древостоя высотой 6–8 м. Кроме сосны и березы в подросте были отмечены единичные экземпляры ели высотой до 1 м и даже отдельные экземпляры осины.

Распространение корневых систем березы. Поскольку процесс приживания и быстрого роста подроста березы пришелся на серию довольно сухих годов (1984–1988), теоретически корневые системы берез могли пройти сквозь слой верхового бедного торфа (70 см) и обеспечить рост деревьев за счет элементов питания из переходного торфа. Чтобы подтвердить или опровергнуть такое предположение, летом 1999 г. проводилась раскопка корневых систем березы вблизи пробной площади. Обнаружено, что у всех четырех модельных деревьев корни и первого, и второго порядка отходят от ствола и следуют далее строго горизонтально под слоем оочеса, не заглубляясь в торфяную залежь. У двух деревьев отмечена типичная для верховых болот J-образная форма ствола в районе корневой шейки. Почти у всех берез выше корневой шейки образовалась система придаточных корней. Встречаясь со стволами упавших и погрузившихся в сфагнум сосен, корни берез (и корни живых оставшихся сосен) часто следуют вдоль них, густо оплетая валежины. Обнаружена также явная приуроченность корней сосны и березы к микроповышениям. Таким образом, корневые системы берез на болоте имеют поверхностный характер и получают питание из глубинных слоев торфа деревья не могут, что подтверждается многими авторами (Вомперский, 1968; Кудряшов, 1973).

Оценка размеров «ударного» поступления в почву азота

Основную причину внедрения и быстрого роста березы после массового отпада сосны мы видим в «залповом» (но не одновременном) поступлении элементов минерального питания в верхние слои почвы олиготрофного болота. Этим же можно частично объяснить увеличение приростов выживших сосен.

Оценка размеров отпада фитомассы деревьев за время вспышки лубоеда проведена на основе данных о высоте (H) и диаметре (D) каждого дерева пробной площади (табл. 1). Масса древесины ствола, древесины ветвей,

кору сучьев и коры ствола рассчитана как степенная функция от D^2N по регрессионным уравнениям Л.П. Смоляка с соавторами (1977). Остальные параметры модели были рассчитаны по литературным данным как процентные доли от массы фракций. Все данные по процентным долям соответствуют олиготрофным соснякам на болотах близкого типа с учетом их бонитета, возраста, полноты. При разбросе литературных данных по близким объектам мы брали усредненный процент (Маслов, 2001б).

Таблица 1. Величина отпада фитомассы сосен за время вспышки соснового лубоеда (числитель) и содержание в отпаде азота (знаменатель), кг/га абсолютно сухого вещества

Фракция фитомассы	1981–1986	1987–1991	1992–1996	Всего
Хвоя	<u>361</u>	<u>833</u>	<u>546</u>	<u>1739</u>
	3.6	8.3	5.5	17.4
Кора сучьев	<u>409</u>	<u>1931</u>	<u>492</u>	<u>2832</u>
	1.2	5.8	1.5	8.5
Кора ствола	<u>956</u>	<u>1975</u>	<u>1259</u>	<u>4190</u>
	2.9	5.9	3.8	12.6
Подземная фитомасса	<u>3608</u>	<u>8328</u>	<u>5456</u>	<u>17392</u>
	18.0	41.6	27.3	87.0
Древесина сучьев	<u>1007</u>	<u>2138</u>	<u>1371</u>	<u>4516</u>
	2.0	4.3	2.7	9.0
Древесина ствола	<u>9020</u>	<u>20820</u>	<u>13640</u>	<u>43480</u>
	18.0	41.6	27.3	87.0

Как следует из табл. 1, без учета древесины стволов (большая часть которых продолжала стоять как сухостой без коры и ветвей), в поверхностный слой болота за время вспышки лубоеда поступило в виде отпада 306 ц/га фитомассы, включая 17 ц/га хвои сосен. В этом количестве фитомассы содержалось 134 кг/га дополнительно «вброшенного» в почву азота. Постепенное разложение древесины стволов деревьев увеличит количество «дополнительного» азота еще на 87 кг/га.

Динамика популяций видов нижних ярусов

Анализ встречаемости видов нижних ярусов проводился на двух параллельных трансектах длиной 50 м, пересекающих пробную площадь и состоящих из примыкающих площадок размером 20×20 см. Общее число площадок составляло 1 тысячу. В табл. 2 представлены данные учетов встречаемости всех видов с 1981 по 2001 г. Из таблицы видно, что, несмотря на драматические изменения в древостое, видовой состав нижних ярусов за годы вспышки лубоеда не изменился. Единственный новый вид – щитовник игольчатый (*Dryopteris carthusiana*) – появился на обнаженной

торфяной почве ветровального бугра. Не изменился и список видов-доминантов: пушица (*Eriophorum vaginatum*), клюквка (*Vaccinium oxycoccus*), хамедафне (*Chamaedaphne calyculata*), *Sphagnum magellanicum*. Однако встречаемость отдельных видов за годы наблюдений менялась очень существенно. В связи с этим все виды сообщества разделены на три группы (табл. 2): виды, увеличившие численность, виды, уменьшившие численность, а также константные или случайные виды.

Таблица 2. Динамика популяций видов сосняка кустарничково-пушицево-сфагнового (встречаемость в % от 1000 постоянных площадок размером 20×20 см)

	1981 г.	1986 г.	1991 г.	1996 г.	2001 г.
Виды, увеличившие численность					
<i>Vaccinium oxycoccus</i>	58.2	79.2	97.6	78.0	66.5
<i>Chamaedaphne calyculata</i>	36.0	31.4	42.0	58.6	67.3
<i>Ledum palustre</i>	13.9	17.7	23.0	26.6	35.2
<i>Vaccinium uliginosum</i>	14.9	14.3	17.3	22.6	30.0
<i>Andromeda polifolia</i>	3.3	7.1	9.6	15.0	19.0
Виды, уменьшившие численность					
<i>Sphagnum angustifolium</i>	11.4	10.4	9.1	3.7	3.7
<i>Polytrichum strictum</i>	6.6	5.5	3.5	2.5	2.1
<i>Aulacomnium palustre</i>	2.6	1.8	1.2	0.7	1.3
Константные и случайные виды					
<i>Eriophorum vaginatum</i>	95.8	95.9	97.9	98.4	95.6
<i>Sphagnum magellanicum</i>	99.0	99.1	99.5	98.1	93.9
<i>Vaccinium myrtillus</i>	26.4	16.6	10.5	21.2	27.7
<i>Pleurozium schreberi</i>	7.3	5.8	3.5	6.9	9.6
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	6.1	5.7	3.0	5.5	9.7
<i>Dicranum rugosum</i>	0.7	0.5	0.3	0.4	0.5
<i>Dryopteris carthusiana</i>				0.1	0.1

Наиболее сильно (почти в 6 раз) увеличил свою встречаемость подбел (*Andromeda polifolia*). Клюквка, хамедафне и багульник (*Ledum palustre*) увеличили встречаемость в 1,5–3 раза. Согласно А.П. Соколу (1980), специально изучавшему экологические свойства болотных растений, все перечисленные виды кустарничков относятся к группе болотных видов, более требовательных к содержанию в почве элементов минерального питания (олигомезотрофы или эвритрофы). Другая группа кустарничков – олиготрофы: черника, голубика, брусника – в период гибели древостоя снижала численность, но с завершением вспышки лубоеда восстановила ее на прежнем уровне. Уменьшение встречаемости *Polytrichum strictum* и *Aulacomnium palustre* мы связываем с сокращением площади приствольных повышений, к которым были приурочены эти виды. С гибелью сосен большая часть приствольных повышений заросла сфагнумом.

Обсуждение результатов, концептуальная модель динамики

Появление на болоте относительно разновозрастного высокополнотного соснового древостоя в конце XIX века было связано с массовой гибелью предшествующего ему насаждения, о чем свидетельствует резкий рывок в росте более старых сосен и унимодальный характер возрастной структуры современного сосняка. Как полагают многие авторы (Лешок, Дыренков, 1988; Герасименко и др., 1998), основная причина «волн возобновления» на верховых сосновых болотах — это пожары и рубки. Так как следов пожара обнаружено не было, гибель деревьев могла быть связана с массовой рубкой, усыханием при изменении уровня грунтовых вод или со вспышкой вредителей.

Полученные нами данные подтверждают предположение В.Н. Сукачева (1905) об ослаблении (гибели) сосен на верховых болотах в результате погребения корневых шеек нарастающим слоем сфагнома. Нарастание сфагнома сверху сопровождается процессом разложения торфа под деревом. Происходит постепенное погружение сосен в слой очеса и верхний слой слабо разложившегося торфа ближе к уровню грунтовых вод, что приводит к более частому и продолжительному затоплению корневой шейки и скелетных корней (Тюремнов, 1976, с. 119). В результате предельным возрастом болотных сосен Сукачев считал 80–100 лет, так как при заглублении корневой шейки на 30–50 см деревья, как правило, погибают. Этой же точки зрения придерживался Н.И. Пьявченко (1975). Для топяной формы сосны он называл предельный возраст 120–150 лет. На верховых болотах Тверской области в сосняках близкого к нашему бонитета (V) предельный возраст деревьев составил 140 лет (Вомперский и др., 1982).

По нашим данным, основная масса погибших сосен была погружена в верхнюю часть болота на 25–40 см, однако связь заглубления с возрастом не была статистически достоверной. О непрямой связи с возрастом говорят результаты В.С. Ивковича (1986) по Белоруссии, согласно которым в близком к нашему сосняку багульниковом отдельные сосны доживают и до 200 лет, тогда как мода возраста приходилась на 90.

Ослабление древостоя сосны из-за погружения корневой шейки и скелетных корней деревьев в торфяную залежь создает предпосылки для вспышки фитофагов. При этом развитие вспышек, их интенсивность, как правило, тесно связаны с благоприятным для конкретного вида насекомых сочетанием климатических параметров года или серии лет (см., например, Матусевич, Маслов, 1982). Известно, что развитие вспышек большого соснового лубоеда происходит при значительном ослаблении древостоя, однако, достигнув высокой плотности популяции, жуки способны массово заселять и доводить до гибели здоровые деревья (Lengström et al., 1992). На

нашем объекте развитие вспышки большого соснового лубоеда было четко связано с сериями сухих лет в сочетании с аномально теплым периодом мая–июня, когда происходит развитие личинок.

На омбротрофных болотах количество атмосферных осадков и уровень грунтовых вод – довольно тесно связанные характеристики. Во время серии из сухих лет уровень вод понижается (Valgma, 1998). Однако сами серии сухих лет нельзя считать неблагоприятными для соснового древостоя в результате понижения уровня грунтовых вод. Многочисленные исследования на верховых болотах, включая мелиорированные (Вомперский, 1968), показывают, что сухие годы благоприятно сказываются на росте поверхностных корневых систем деревьев, улучшают условия разложения опада и торфа.

В изученном нами сообществе не отмечено отрицательного влияния засух на рост деревьев по диаметру в экстремальные 1972 и 1975 г. или сразу после них. По данным А.Я. Орлова с соавторами (1974), корневые системы сосны на верховых болотах гораздо сильнее страдают от затопления. Возможно, серии из сухих лет благоприятны для развития популяции большого соснового лубоеда из-за его зимовки на корневых лапах деревьев, что на болоте возможно лишь в годы низкого стояния грунтовых вод.

Следует подчеркнуть, что до периода вспышки лубоеда в 1988 и 1992 г. такой же аномально сухой и теплый май метеорологи наблюдали лишь в 1886 г. (Рудичева, 1992). Как раз на этот период приходится основная волна возобновления сосен на болоте и рывок в росте у более старых сосен. Логично предположить, что усыхание предыдущего древостоя происходило также во время вспышки большого соснового лубоеда столетней давности. В зависимости от однородности общего фона ослабления и интенсивности вспышек фитофагов на верховых болотах может происходить формирование условно разновозрастных или ступенчато разновозрастных древостоев сосны.

Изученное болото находится к западу от Москвы в фоновом экологически чистом районе (Экологическая карта., 1993). С пылью, осадками на лесные болота в аналогичном районе поступает из атмосферы от 1,6 до 2,6 кг на га азота в год (Глухова, 1995). За годы вспышки большого соснового лубоеда с хвоей, корой, ветвями и корнями усохших сосен в почву на болоте поступило 134 кг/га азота (см. табл. 1), что в 50–80 раз превышает годовую фоновую норму. С древесиной стволов (которые упали частично) в почву болота поступит еще около 90 кг/га азота.

Известно, что в первый год опад хвои, ветвей, коры и корней сосны на верховых болотах разлагается на 40–50% с высвобождением зольных веществ и азота. В дальнейшем процесс замедляется: хвоя сосны за 6 лет разлагается на 74%, древесина – на 31%. Таким образом, большая часть азота

высвобождается из опада в первые 1–2 года (Смагина, 1997; Verhoeven et al., 1990). На основании приведенных расчетов, мы делаем вывод, что в ходе вспышки лубоеда (1982–1992) и примерно два года после вспышки (1993–1994) азот и минеральные вещества на болоте высвобождались в «ударных» количествах, во много раз превышающих норму.

Необычным для верхового олиготрофного болота является появление и быстрый рост подроста березы пушистой. На мезотрофных болотах рост березы пушистой тесно коррелирует с содержанием в почве основных элементов питания, в частности азота (Корчагина, Егорова, 1977; Kaunusto, 1981). На олиготрофных болотах с мощностью торфа более 1 м береза, как правило, не растет.

Высвобождение за короткий период времени больших количеств азота и других элементов минерального питания во время первых двух волн вспышки лубоеда (1984–1988) привело к «взрыву возобновления» березы и появлению отдельных особей подроста ели, сосны и даже осины. Второй причиной «взрыва возобновления» является ослабление корневой конкуренции со стороны древесного яруса (Пьявченко, 1960).

Вывод о временном улучшении для растений болота условий минерального питания (с одновременным уменьшением корневой конкуренции) подтверждается тем, что единичные сосны, не поврежденные лубоедом, заметно улучшили рост по диаметру. В нижних ярусах свое участие в несколько раз увеличили виды кустарничков – олигомезотрофов и эвритрофов, более чутко реагирующих на улучшение минерального питания, в то время как виды кустарничков олиготрофов во время вспышки лубоеда свое участие уменьшили.

Фаза интенсивного поступления в почву азота в результате гибели деревьев впервые описана на олиготрофном болоте. Однако в условиях суходольных лесов такая фаза известна (см. например, Георгиевский, 1995). В ельниках на месте ветровалов индикаторами данной фазы служат малина и иван-чай, господство которых в окнах продолжается 10–20 лет. Особенность «нитрофильной фазы» на олиготрофном болоте заключается в том, что вместо малины и иван-чая (очень требовательных к аэрации) использовать данный ресурс смогла береза пушистая.

С окончанием интенсивного поступления элементов минерального питания возобновление березы прекратилось, однако рост ее продолжается за счет второй, медленной, фазы высвобождения из коры и древесины упавших деревьев. Фаза постепенного уменьшения количества доступного для растений азота, аккумулирующегося в фитомассе живых берез и сосен, по нашим расчетам, может длиться до 20–25 лет. После этого, по прогнозу, положение березы в сообществе станет неустойчивым с вероятностью гибели в неблагоприятный (возможно, влажный) год. В отличие

от сосны от погребения корневой шейки береза почти не страдает из-за образования придаточных корней. Ранее (Маслов, 2001б) мы отмечали, что внедрение березы пушистой и появление ели на олиготрофном сфагновом болоте с мощностью торфа более 1 м имеют беспрецедентный характер. Однако в работе А.А. Тишкова (1979, с. 66) удалось обнаружить упоминание о массовом появлении еловых всходов и переходе части всходов в подрост на верховых болотах Новгородской области после засухи 1972 г. Отмечалось также, что во влажные 1976–1977 гг. большая часть возобновления ели погибла.

В результате обобщения результатов (Маслов, 2001б) была разработана концептуальная модель динамики климаксного сообщества сосняка сфагнового в масштабе десятилетий (100–150 лет). На рис. 4 эта модель представлена в виде временной спирали, при этом последние фазы динамики носят характер прогноза.

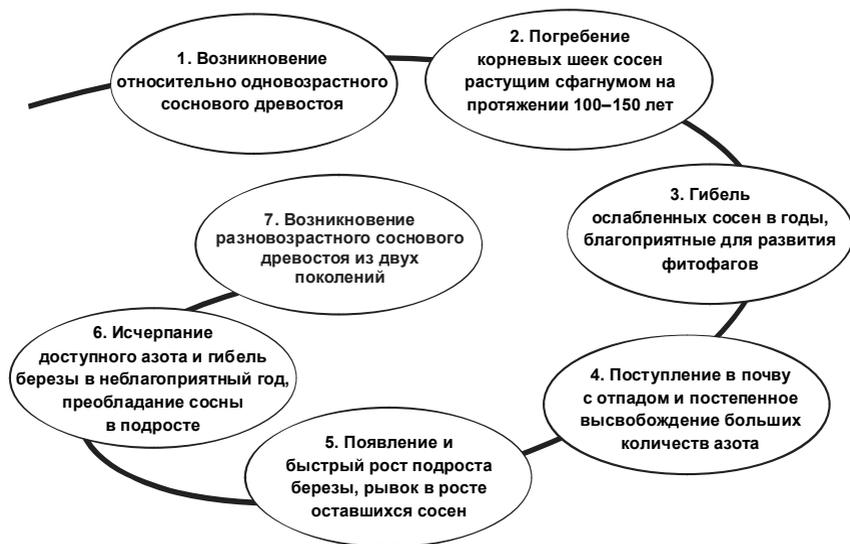


Рис. 4. Концептуальная модель динамики сообщества сосняка сфагнового на олиготрофном болоте в масштабе 100–150 лет (по: Маслов, 2001б)

Фаза 1. Появление на болоте относительно разновозрастного высокополнотного соснового древостоя (возможно, в результате «распада» предыдущего насаждения после вспышки фитофагов).

Фаза 2. Постепенное погружение сосен в верхний слой слабо разложившегося торфа все ближе к уровню грунтовых вод на протяжении 100–150 лет. Ослабление древостоя и гибель отдельных деревьев.

Фаза 3. Массовая гибель ослабленных сосен в годы, климатически благоприятные для развития фитофагов (серия сухих лет в сочетании с аномально теплым периодом мая–июня, когда происходит развитие личинок).

Фаза 4. Поступление в почву с отпадом и высвобождение больших количеств азота, особенно сильное в первые 2–3 года после массовой гибели сосен.

Фаза 5. Появление и быстрый рост подроста березы, а также подроста сосны и ели; рывок в росте оставшихся сосен.

Фаза 6 (гипотетическая). Истощение доступного азота и гибель березы в неблагоприятный год, преобладание сосны в подросте.

Фаза 7 (гипотетическая). После гибели березы в сообществе сосняка сфагнового возможно формирование чисто соснового древостоя из двух поколений сосны с разницей между поколениями 120–140 лет.

Выводы

1. Массовый отпад деревьев в сосняках на олиготрофных лесных болотах может быть следствием вспышек большого соснового лубоеда (*Blastophagus piniperda*). При этом развитие вспышек приурочено к сериям из сухих лет в сочетании с аномально теплыми и сухими условиями мая–июня.

2. Первичным фактором общего ослабления сосен на олиготрофном болоте является постепенное погружение в глубь торфяной залежи корневой шейки и скелетных корней деревьев в результате роста сфагнового покрова.

3. В результате массовой гибели сосен в почву олиготрофного лесного болота поступают с отпадом деревьев «ударные» дозы азота, в десятки раз превышающие обычную годовую норму. Ослабление корневой конкуренции со стороны древостоя и поступление в почву болота азота и других элементов минерального питания создают условия для внедрения и быстрого роста подроста березы пушистой, а также частично сосны и ели.

4. Разработана концептуальная модель динамики сообщества сосняка сфагнового в масштабе десятилетий (100–150 лет), согласно которой при истощении пула азота и других элементов минерального питания (из отпада сосны) подрост березы и ели должен погибнуть.

5. Характерной особенностью динамики климаксового сообщества является неизменность видового состава нижних ярусов, а также сложный (комплексный) характер взаимодействия разных динамических факторов

(рост сфагновой залежи, погодные условия, вспышки фитофагов), обеспечивающих цикличность фаз развития.

ЛИТЕРАТУРА

Березина Н.А., Гольева А.А., Кривохарченко И.С. К вопросу об истории растительности Звенигородской биостанции МГУ // Тр. Звенигородской биологической станции МГУ. 2001. Т. 3. С. 38–60.

Вомперский С.Э. Биологические основы эффективности лесосушения. М., 1968. 312 с.

Вомперский С.Э., Иванов А.И. Первичная биологическая продуктивность болотных сосняков // Биогеоценологическое изучение болотных лесов в связи с опытной гидрлесомелиорацией. М., 1982. С. 94–132.

Георгиевский А.Б. Динамика растительности окон в ельниках-черничниках южной тайги // Ботан. журн. 1995. Т. 80, № 4. С. 8–19.

Герасименко Г.Г., Ипатов В.С., Салтыковская Т.О. Динамика сфагновых сосняков северо-запада России // Ботан. журн. 1998. Т. 83, № 4. С. 1–15.

Глухова Т.В. Влияние атмосферных осадков и пыли на питание болот // Экологическая химия. 1995. Т. 4, № 4. С. 282–287

Дубах А.Д. Нарастание мха и торфа на болотах Белоруссии // Изв. Ленинградского лесного института. 1927. Вып. 35. С. 190–199.

Ивкович В.С. Возрастная структура древостоев сосны на верховых болотах // Заповед. Белоруссии. Минск, 1986. Вып. 10. С. 24–28.

Корчагина М.П., Егорова Н.В. Динамика основных элементов корневого питания в почве и листьях березы пушистой в связи с осушением и внесением удобрений // Стационарное изучение болот и заболоченных лесов в связи с мелиорацией. Петрозаводск, 1977. С. 55–67.

Кудряшов П.В. Корневые системы берез на разных почвах // Науч. тр. Моск. лесотехн. ин-т. М., 1973. Вып. 45. С. 67–70.

Лешок В.И., Дыренков С.А. Структура древостоев болотных сосняков южной Карелии // Болотные экосистемы европейского Севера. Петрозаводск, 1988. С. 78–93.

Маслов А.А. Количественный анализ горизонтальной структуры лесных сообществ. М., 1990. 160 с.

Маслов А.А. Динамика соснового древостоя на олиготрофном лесном болоте близ Звенигорода: вспышка большого соснового лубоеда и ее причины // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2001а. Т. 106, № 3. С. 45–51.

Маслов А.А. Динамика древостоя и нижних ярусов на олиготрофном лесном болоте близ Звенигорода: концептуальная модель процессов в масштабе десятилетий // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2001б. Т. 106, № 4. С. 71–77.

Маслов А.А., Петерсон Ю.В. Циклические смены древостоев на верховом болоте: анализ причин и последствий частичной гибели сосен // Болота и заболоченные леса в свете задач устойчивого природопользования. М., 1999. С. 127–131.

Матусевич Л.С., Маслов А.Д. Прирост ели по диаметру как показатель опасности размножения короеда типографа после засух // Лесоведение. 1982. № 3. С. 61–67.

Орлов А.Я., Кошельков С.П., Осипов В.В., Соколов А.А. Типы лесных биогеоценозов южной тайги. М., 1974. 232 с.

Пьявченко Н.И. О взаимовлиянии материнского древостоя и подроста в сосняке кустарничково-сфагновом // Труды МОИП. М., 1960. Т. 3. С. 213–219.

Пьявченко Н.И. О приспособляемости древесных растений таежной зоны к болотным условиям // Вопросы адаптации растений к экстремальным условиям Севера. Петрозаводск, 1975. С. 52–63.

Рудичева Л.М. Обзор погоды в мае 1992 г. // Метеорол. и гидрология. 1992. № 8. С. 121–123.

Смагина М.В. Результаты многолетнего опыта по разложению растительных остатков на поверхности торфа и в его деятельном слое // Гидротехническая мелиорация земель, ведение лесного хозяйства и вопросы экологии. СПб, 1997. С. 142–145.

Смоляк Л.П., Русаленко А.И., Петров Е.Г. Таблицы запасов надземной фитомассы сосняков БССР // Лес. х-во. 1977. № 2. С. 68–71.

Сокол А.П. Экологические шкалы болотных растений // Взаимосвязи компонентов лесных и болотных экосистем средней тайги Приуралья. Л., 1980. С. 230–240.

Сукачев В.Н. О болотной сосне // Лес. ж. 1905. Т. 35, № 3. С. 354–372.

Тишков А.А. Естественная и антропогенная динамика еловых лесов Валдая // Организация экосистем ельников южной тайги. М., 1979. С. 30–69.

Торемнов С.Н. Торфяные месторождения. 3-е изд. М., 1976. С. 119.

Экологическая карта Московской области (масштаб 1 : 350 000). М., 1993.

Kaunisto S. Natural regeneration of *Betula pendula* and *Betula pubescens* on a peat cutaway area // Suo. 1981. Vol. 32, N 3. P. 53–60.

Lengstrom B., Hellqvist C., Ericsson A. et al. Induced defence reaction in Scots pine following stem attacks by *Tomicus piniperda* // Ecography. 1992. Vol. 15, N 3. P. 318–327.

Valgma U. Impact of precipitation on the water table level of different ombrotrophic raised bog complexes, central Estonia // Suo. 1998. Vol. 49, N 1. P. 13–21.

Verhoeven J.T.A., Maltby E., Schmidt M.B. Nitrogen and phosphorus mineralization in fens and bogs // J. Ecol. 1990. Vol. 78, N 3. P. 713–726.

Благодарность

Автор благодарит коллег – Ю.В. Петерсона и Н.Г. Уланову – за помощь в проведении данной работы. Исследования проводились при частичной поддержке РФФИ (гранты 97–04–48675, 01–04–49198, 04–04–48469).