

*На правах рукописи*

*В. Нешатаев*

**Нешатаев Василий Юрьевич**

**АНТРОПОГЕННАЯ ДИНАМИКА ТАЁЖНОЙ  
РАСТИТЕЛЬНОСТИ  
ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ**

**03.02.08 – «Экология (в биологии)»**

Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологических наук

Санкт-Петербург – 2017

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении высшего образования «Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет им. С. М. Кирова»

Официальные оппоненты: **Крышень Александр Михайлович**, доктор биологических наук, старший научный сотрудник, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт леса Карельского научного центра Российской академии наук, директор;

**Дёгтева Светлана Владимировна**, доктор биологических наук, старший научный сотрудник, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук, врио директора;

**Черненькова Татьяна Владимировна**, доктор биологических наук, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов Российской академии наук, ведущий научный сотрудник.

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена»

Защита состоится 4 октября 2017 г. в 14.00 на заседании диссертационного совета Д 002.211.02 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Ботаническом институте им. В. Л. Комарова Российской академии наук по адресу: 197376, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д. 2.

Тел.: (812) 372-54-42; факс: (812) 372-54-43, [dissovet.d00221102@binran.ru](mailto:dissovet.d00221102@binran.ru)

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Федерального государственного бюджетного учреждения науки Ботанического института им. В. Л. Комарова Российской академии наук.

Автореферат разослан «        » \_\_\_\_\_ 2017 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
доктор биологических наук



Лянгузова Ирина Владимировна

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы исследования.** Большая часть территории РФ относится к таежной зоне. Антропогенные воздействия оказывают существенное влияние на разнообразие, продуктивность, возможности рационального использования и охраны таежной растительности. Несмотря на то, что в течение многих десятилетий экологи, лесоводы, геоботаники изучали динамику лесных экосистем, многие закономерности смен таёжных экосистем под влиянием человека оставались слабо изученными. Отсутствовало теоретическое обобщение закономерностей антропогенной динамики лесных экосистем. Не была разработана единая динамическая классификация лесных биогеоценозов. В последние десятилетия антропогенное воздействие на таёжные леса неуклонно возрастает, что требует особого внимания к изучению закономерностей динамики таёжных экосистем для научно обоснованного ведения лесного хозяйства в целях рационального, неистощительного лесопользования.

**Цель исследования** – выявление закономерностей антропогенной динамики таежной растительности Европейской России и прогноз динамики лесных экосистем под влиянием лесохозяйственной деятельности и катастрофических нарушений.

Для достижения этой цели были поставлены следующие **задачи**:

1. Выявить сукцессионные ряды таежной растительности, возникающие под влиянием основных антропогенных факторов (пожары, сплошные рубки, гидролесомелиорация) для Европейской России;
2. Проанализировать характер и скорость изменения состава, структуры, продуктивности таежных биогеоценозов в сукцессионных рядах, в зависимости от условий климата и исходных типов биогеоценоза;
3. Проанализировать изменения показателей биотопа в сукцессионных рядах, в частности, характера минерального питания растений при смене хвойных пород лиственными после рубок;
4. Проверить гипотезу А. Я. Гордягина о возможности смены сосняков лишайниковых зеленомошными темнохвойными лесами в ходе послепожарных сукцессий;
5. Проверить гипотезу о биологической равноценности местообитаний со сходным составом и структурой нижних ярусов растительности на почвах различного гранулометрического состава и на осушенных торфах;
6. Разработать научные основы динамической классификации таежной растительности Европейской России;
7. Проанализировать влияние антропогенных факторов на динамику разнообразия растительного покрова таежной зоны Европейской России на биогеоценотическом и ландшафтном уровнях.

**Научная новизна и теоретическое значение работы.** Впервые на основе сопряжённого анализа почв и растительности на обширном фактическом материале построены и проанализированы ряды динамики таежной растительности в основных типах лесорастительных условий; обобщены закономерности

антропогенной динамики таёжной растительности под влиянием пожаров, рубок и гидролесомелиорации, изученные на широтном градиенте – от северной тайги до подтайги в пределах различных геоботанических провинций и подпровинций: от Прибалтийско-Белорусской подпровинции до Урало-Западносибирской провинции.

Впервые построены достоверные сукцессионные ряды динамики таёжной растительности под влиянием пожаров, с учётом исходных типов леса, состава почвообразующих пород, подзонального положения и окружающей растительности. Доказана справедливость гипотезы А. Я. Гордягина о принципиальной возможности смены зеленомошных ельников сосняками лишайниковыми на дренированных песках и обратной смены. Впервые доказано, что сосняки лишайниковые в таёжной зоне России являются импульсно стабильными сообществами, существование которых поддерживается периодическими пожарами. Предложена модель «сеткообразной» сукцессии восстановления растительности после пожаров на сильно дренированных песках. Разработана концепция пирогенной дивергенции растительности, согласно которой разнообразие соотношений мхов и лишайников, сосны и темнохвойных пород на сильно дренированных песках обусловлено различной интенсивностью и частотой пожаров.

Теоретически обоснована и реализована математическая модель динамики растительности таёжного ландшафта и её разнообразия в ходе естественной динамики и под влиянием пожаров заданной частоты. Выявлены основные закономерности изменения разнообразия растительного покрова таежной зоны Европейской России на биогеоценотическом и ландшафтном уровнях под влиянием рубок, пожаров, гидролесомелиорации.

Впервые на репрезентативном фактическом материале показано, что биологическая равноценность (в смысле Каяндера) местообитаний черничной группы серий типов леса на дренированных песках, суглинках и осушенных торфах проявляется только на заключительной стадии сукцессии, а стадии восстановительных сукцессий после рубок и пожаров в них – различны. С позиций динамической типологии доказано принципиальное отличие начальных этапов восстановительной динамики после рубок и пожаров в сходных лесорастительных условиях, различающихся по гранулометрическому составу почвообразующих пород. Впервые с позиций динамической типологии обосновано разделение лесных биогеоценозов черничной группы серий типов леса на три серии типов леса, с учётом различия их местообитаний по гранулометрическому составу: 1) черничная на песках и супесях, 2) черничная на суглинках и двучленных наносах, 3) черничная торфяная осушенная.

На основе данных длительных рядов наблюдений подтверждены ранее высказанные предположения о сохранении в ходе восстановительных смен после сплошных рубок групп видов, индицирующих типы лесорастительных условий, в том числе для вырубков лесов на осушенных почвах. Разработана типология лесов европейской части РФ на осушенных торфах. Показано, что в ходе сукцессий, идущих под влиянием осушения, происходит увеличение количества видов в составе сообществ и индекса разнообразия Шеннона. Таким образом, с точки

зрения сохранения биологического разнообразия, сукцессии после осушения являются прогрессивными. В то же время, интенсивное тотальное осушение болот и заболоченных лесов может привести к уменьшению разнообразия растительности на уровне ландшафта, вследствие выравнивания условий увлажнения на ранее заболоченных местообитаниях и выпадения из состава сообществ на осушенных местообитаниях видов гигро- и гидрофитов.

С точки зрения целей и задач типологических классификаций обосновано преимущество динамической лесной типологии, не только как метода научного познания, но и как теоретического подхода, применимого для решения практических задач по рациональному использованию и охране лесной растительности.

**Практическое значение работы.** Полученные результаты являются теоретической основой для разработки динамической типологии таёжных лесов европейской части России. Результаты работы могут быть использованы для разработки типологической классификации лесов на осушенных землях европейской части РФ и Республики Беларусь, разработки концепции управления лесными пожарами в заповедниках РФ. Материалы исследований были использованы при инвентаризации и картографировании растительности Лапландского и Верхне-Тазовского государственных заповедников, природного парка «Сибирские увалы», заказников Ленинградской обл., при выделении и картографировании биологически ценных лесов Северо-Запада РФ. Результаты работы использованы при разработке курсов лекций по специальностям «Лесное хозяйство», «Информационные технологии в лесном хозяйстве», «Озеленение и ландшафтный дизайн».

**Основные положения, выносимые на защиту:**

1. Динамическая типологическая классификация адекватно отражает не только текущее состояние биогеоценозов, но и их положение в сукцессионных рядах и возможные изменения под влиянием антропогенных и природных факторов.

2. Установленные нами сукцессионные ряды динамики таежной растительности под влиянием рубок, пожаров, гидролесомелиорации достоверно отражают реальные процессы и могут быть использованы при разработке и уточнении динамической типологической классификации биогеоценозов таежной зоны европейской России.

3. Характер и скорость изменения состава, структуры и продуктивности таежных биогеоценозов в сукцессионных рядах зависят от соляро-климатических условий и от исходных типов биогеоценозов.

4. Биологическая равноценность местообитаний (в смысле Каяндера) лесов с чернично-зеленомошным покровом на дренированных песках, суглинках и осушенных торфах проявляется только на стадии спелого леса. Леса черничной группы серий типов леса на разных почвообразующих породах по-разному реагируют на пожары и рубки и должны быть отнесены к трем сериям типов леса.

5. Гипотеза А. А. Ниценко («правило сдвига») о существенном улучшении характера минерального питания растений при смене хвойных пород лиственными после рубок подтверждается лишь частично, т.к. характер таких изменений в большинстве случаев не столь значителен, как предполагал Ниценко.

6. Подтверждена гипотеза А. Я. Гордягина (1900) о принципиальной возможности смены сосняков лишайниковых зеленомошными темнохвойными лесами в ходе послепожарных сукцессий и обратного процесса под влиянием пожаров.

**Апробация работы.** Основные положения и материалы диссертации доложены на российских и международных конференциях и совещаниях, в том числе: II (X) Съезде Русского ботанического общества (Санкт-Петербург, 1998), III Всероссийской школе-конференции «Актуальные проблемы геоботаники» (Петрозаводск, 2007), XI и XII Перфильевских научных чтениях (Архангельск, 2007, 2012), Международном совещании «Circumboreal Vegetation Mapping Workshop» (Хельсинки, Финляндия, 2008); XII Делегатском съезде Русского Ботанического общества (Петрозаводск, 2008), Международном симпозиуме EVS «Flora, vegetation, environment and land-use at large scale» (Печ, Венгрия, 2010); Международной научной конференции «Биоразнообразие: результаты, проблемы и перспективы исследований» (Бишкек, Киргизия, 2010); Международном симпозиуме «20-th International Workshop of European Vegetation Survey» (Рим, Италия, 2011), Всероссийской научной конференции с международным участием «Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы» (Санкт-Петербург, 2011), IV Всероссийской Школе-конференции «Актуальные проблемы геоботаники» (Уфа, 2012), Международной конференции «Современные проблемы лесного хозяйства и лесоустройства» (Санкт-Петербург, 2012), Международном симпозиуме «108 Congresso Societa Botanica Italiana» (Тренто, Италия, 2013), Международной конференции «23rd International Workshop of the European Vegetation Survey» (Любляна, Словения, 2014), V Всероссийской геоботанической школе-конференции с международным участием (Санкт-Петербург, 2015); Международной научно-практической конференции LXVIII Герценовские чтения (Санкт-Петербург, 2015), Научно-технической конференции «Леса России: политика, промышленность, наука, образование» (Санкт-Петербург, 2016), Всероссийской научной конференции «Ботаническая наука в России: история и современность» (Санкт-Петербург, 2016), Международной научной конференции «Современные фундаментальные проблемы классификации растительности» (Ялта, 2016), Международном научном семинаре «Лесная типология: современные методы выделения типов леса, классификация и районирование лесной растительности», (Минск–Нарочь, 2016), заседаниях секций геоботаники, лесоведения и болотоведения Русского ботанического общества, научных семинарах Отдела геоботаники БИН РАН и кафедры дендрологии и ботаники СПбГТУ и др.

**Публикации.** Основные результаты и теоретические положения по теме диссертации опубликованы в 109 работах, из них 18 – публикации в изданиях, рекомендованных Перечнем ВАК РФ, и 2 монографии.

**Структура и объем работы.** Диссертация состоит из Введения, 6 глав, Заключения, Списка литературы и Приложения. Общий объем диссертации составляет 312 страниц, включая 44 рисунка и 62 таблицы. Список литературы насчитывает 490 источников, в том числе 72 – на иностранных языках.

## ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### Глава 1. Проблемы исследования антропогенной динамики растительности и постановка задач

**1.1. Формы антропогенной динамики таежной растительности.** Обсуждены три основные формы антропогенной динамики, анализ закономерностей которых имеет первостепенную важность: 1) лесные пожары – экстремальное воздействие на фитоценоз и почву; 2) сплошные рубки – экстремальное воздействие на фитоценоз и не столь значительное на почву; 3) гидротехническая мелиорация – мелиоративное воздействие на фитоценоз путём изменения гидрологического режима почвы.

**1.2. Состояние изученности антропогенной динамики растительности по видам воздействий и типам сукцессий.** На основе анализа литературы по основным формам антропогенной динамики растительности выявлены основные противоречия и недостатки исследований прошлых лет. В изучении антропогенных сукцессий неясным оставался целый ряд вопросов: как и с какой скоростью изменяются показатели фитоценозов, продуктивности древостоев, их биологическое разнообразие под влиянием антропогенных факторов в различных ботанико-географических подзонах, областях и округах, в зависимости от условий экотопа? В какой степени меняются признаки экотопа в ходе сукцессий после пожаров, рубок, понижения уровня грунтовых вод? В частности, происходит ли существенное улучшение условий минерального питания растений при смене хвойных пород лиственными после рубок (гипотеза «правила сдвига» А. А. Ниценко) и возможна ли смена сосняков лишайниковых зеленомошными темнохвойными лесами в ходе послепожарных сукцессий (гипотеза А. Я. Гордягина, 1900)? Как влияет состав почвообразующих пород на состав и структуру сообществ различных этапов возрастной и послепожарной динамики и следует ли его учитывать в лесной типологии и классификации растительности? Каков механизм сукцессий и каково соотношение биологических и экотопических факторов в ходе сукцессий?

**1.3. Обзор существующих подходов в лесной типологии и классификации растительности.** Критический анализ литературы выявил недостатки большинства современных классификаций лесной растительности и существующих направлений в лесной типологии: 1) отсутствие четко сформулированных целей классификации, ранжирования этих целей по важности; 2) незначительное количество данных конкретных типологических описаний, особенно по вырубкам, молоднякам и средневозрастным насаждениям, положенных в основу класси-

кации; 3) отсутствие количественных критериев выделения наиболее существенных признаков, преувеличение или недооценка каких-либо признаков, положенных в основу классификации; 4) недостаточный учет диагностических признаков производных типов леса и типов вырубок; 5) выделение излишних типов леса, слабо очерченных экологически, представляющих собой кратковременные фазы динамики одного и того же типа леса; 6) отсутствие количественных характеристик и стабильных диагностических признаков типологических единиц, которые пригодны для их распознавания на всех этапах смен, и признаков, диагностирующих отдельные возрастные фазы динамики.

На основе анализа литературы сформулированы цели и задачи исследования, определены перспективные методы исследования, обоснован выбор концепции классификации растительности.

## Глава 2. Материал и методика

**2.1. Методологическая основа исследования.** Объектами исследования являются фитоценозы, производные от лесных и болотных сообществ таёжной зоны или сменяемые ими в ходе сукцессии, а также их почвы. Принципы, положенные в основу исследования: 1) фитоценоз – относительно дискретная самоорганизующаяся система взаимодействующих популяций, находящаяся в тесной связи с экотопом и другими компонентами биогеоценоза; 2) диалектическое понимание единства и противоречия дискретности и непрерывности биогеоценотического и растительного покрова; 3) принцип познаваемости и классифицируемости фитоценозов и биогеоценозов по объективным критериям.

Рассмотрены основные динамические категории лесных биогеоценозов и сообществ. Понятия *коренной* и *климаксовый* биогеоценоз не тождественны. Под *коренными биогеоценозами* мы понимаем естественные, ненарушенные спонтанные, девственные биогеоценозы (сообщества). Они могут быть серийными. Например, коренные сосняки сфагновые представляют собой стадии образования сфагновых биогеоценозов болот. *Климаксовый биогеоценоз* – экосистема, в которой продукция органического вещества и его расход находятся в состоянии подвижного равновесия. Климаксовый биогеоценоз теоретически может существовать в неизменном виде неограниченно долго, при условии стабильного климата, гидрологического режима, отсутствии внешних воздействий. Климаксовые биогеоценозы не обязательно являются естественными и коренными. Так, абсолютно разновозрастный еловый лес на давно осушенном торфянике может быть искусственным климаксовым биогеоценозом. Сосняк сфагновый – это *субклимакс*, т.е. длительно существующее серийное сообщество. Еловый лес на осушенном торфянике отнесен к *условно-коренным* биогеоценозам, под которыми мы понимаем климаксовые биогеоценозы на трансформированных человеком местообитаниях, или с преобладанием заносных видов. Особое динамическое состояние – *пирогенный субклимакс*, длительнопроизводное сообщество, поддерживаемое периодически повторяющимися пожарами. *Кратковременно производный* вторичный биогеоценоз сменяется в течение жизни одного поколения леса коренным сообществом.



**2.2. Районы исследований.** Исследования проведены в следующих ботанико-географических районах: северная тайга – Кольско-Печорская подпровинция Североевропейской таежной провинции (Мурманская обл., северная Карелия); северная, южная тайга, подтайга – Уральско-Западносибирская таежная провинция (Республика Коми, Нижегородская обл., Пермская обл., Тюменская обл., север Республики Татарстан); средняя тайга и южная тайга – Валдайско-Онежская подпровинция Североевропейской таежной провинции (Ленинградская, Псковская, Новгородская обл., южная Карелия), подтайга – Белорусско-Прибалтийская подпровинция Североевропейской таежной провинции (юг Псковской обл., Калининградская обл., Республика Беларусь).

**2.3. Маршрутные исследования.** Использованы данные описаний почв и растительности на 2,5 тыс. пробных площадях (ПП) размерами 0,1–0,4 га. Определяемые на ПП показатели приведены в табл. 2.1. Определение класса бонитета проводили по шкале М.М. Орлова, расчет относительной полноты и запаса – по местным таксационным таблицам. При таксации насаждений на осушенных землях следовали методике В.Г. Рубцова и А.А. Книзе (1981), определяя класс бонитета лесорастительных условий.

Для 387 почвенных разрезов, заложенных на пробных площадях, были определены следующие аналитические показатели (по горизонтам): гранулометрический состав (по Качинскому), *pH* солевой (потенциометрически), сумма обменных оснований – трилометрически по ускоренной методике, гидролитическая кислотность – по Каппену, углерод и азот органического вещества в подстилке и торфе – по Анстету в модификации В.В. Пономаревой и Т.А. Николаевой (1961), в минеральных горизонтах – по И.В. Тюрину с колориметрическим окончанием, зольность подстилки и торфа – сжиганием в муфельной печи при 450–500°C; степень насыщенности основаниями и отношение C:N. Для 127 ПП определены объемный вес по горизонтам и запасы азота.

**2.4. Исследования на постоянных пробных площадях.** Объекты: вырубки и осушаемые леса. 26 постоянных пробных площадей (ПП) размерами 0,1–0,4 га размещены в средней, южной тайге и подтайге Валдайско-Онежской, Уральско-Западносибирской и Белорусско-Прибалтийской подпровинций. Продолжительность наблюдений 17–20 лет на каждой ПП. Учеты живого напочвенного покрова и подроста проводили на 15–25 стационарных площадках размером 1 м<sup>2</sup>, с периодичностью 1–5 лет. Всего проведено 1,5 тыс. учетов на постоянных пробных площадях, включающих 30 тыс. учетов на площадках размером 1 м<sup>2</sup>. На 16 ПП в 1980–1983 г. проведены подекадные замеры уровня грунтовых вод. 90 постоянных ПП были заложены в Лапландском заповеднике в 1986–1987 гг. и повторно обследованы в 2006–2007 гг.

### **2.5. Методы построения рядов динамики растительности**

*Прямые:* многолетние наблюдения на постоянных ПП, анализ материалов исследований прошлых лет, в том числе картографических и фондовых материалов.

*Косвенные методы* установления исходного состояния сообщества и давности воздействия: (по: Александрова, 1964, с дополнениями):

- Метод экологических рядов (сопоставление смежных сообществ с разной интенсивностью воздействия, но сходными стабильными показателями экотопа, например, смежных сообществ вырубок, молодняков и нерубленного леса, растительности у каналов и на межканальных пространствах, где интенсивность осушения ниже, и растительность ближе к исходной);
- Метод экологических реликтов (анализ состава видов болот и заболоченных лесов, сохранившихся после осушения, анализ состава видов, переживших пожар);
- Анализ возрастной структуры и хода роста древостоев до и после воздействия;
- Анализ ботанического состава верхних слоев торфяной залежи;
- Метод инициальных видов (анализ состава видов, появляющихся на ранних стадиях сукцессии, когда еще сохраняются основные признаки исходного биогеоценоза);
- Метод шрамов (анализ повреждений стволов деревьев пожаром, просадкой торфа при осушении) в сочетании с подсчетом годовичных колец или годовичных мутовок, образовавшихся после появления «шрама»;
- анализ косвенных свидетельств прошлой деятельности на ПП (наличие пней, каналов и др.), обследование почв на наличие углей.

**2.6. Статистические методы анализа данных.** Исследование зависимостей между объясняющими и результирующими показателями проведено методами корреляционного, дисперсионного и регрессионного анализов. Для анализа статистической достоверности и тесноты связи синтаксонов (фитоценозов) с показателями экотопа (или временными классами давности воздействия) использовали сопряженность ( $X^2$ ), меру Дайса и критерий  $\chi^2$ .

Для анализа изменений видового состава использовали меру включения видового состава стадии сукцессии  $B$  (например, вырубок) в стадию сукцессии  $A$  (например, старовозрастного ельника) вычисляли показатель  $I$ :

$$I = 100 * (a \cap b) / a,$$

где  $a \cap b$  – количество видов общих для стадий  $A$  и  $B$ ,  $a$  – количество видов на стадии  $A$ .

Для анализа биологического разнообразия использовали индекс Шеннона:

$$H = - \sum (P_i \log_2 P_i), \quad i = 1 \dots, n,$$

где  $P_i$  – для сообществ – вероятность встречи  $i$ -ого вида в плоскости изучаемого яруса, равная покрытию (сомкнутости крон для деревьев)  $i$ -ого вида в долях от единицы, для ландшафтов – вероятность встречи  $i$ -ого типа растительных сообществ в составе ландшафта,  $\Sigma$  – сумма.

**2.7. Картографо-математические методы исследования динамики растительности ландшафтов под влиянием пожаров.** Составлены карты растительности лесных земель Лапландского заповедника масштаба 1:50 000 (площадь 278 435 га) и Верхне-Тазовского заповедника площадью 631 308 га. По архивным материалам заповедников и данным полевого обследования определены годы пожаров по выделам растительности. При картировании использовали данные наземных ПП и распознавание контуров растительности по космическим снимкам в красном и зеленом диапазонах с помощью компьютерной программы распознавания образов (рис. 2.1). Разработанная методика позволила распознавать основные типы растительных сообществ и их послепожарные варианты трех групп давности пожара: 1) свежие гари, 2) гари 20–30-летнего возраста; 3) гари возраста 40 и более лет.

Таблица 2.1

Показатели, определяемые на ПП, и точность их измерения

Показатели, ед. изм.	Метод	Статистические оценки			
		N	X	V,%	p,%
Полнота древостоя, м <sup>2</sup> /га	Замер полнотомером Биттер- лиха в 3–5 точках	3–5	19–40	5–14	2–7
Средняя вы- сота древо- стоя эле- мента леса, м	Измерение высотомером по 4–10 деревьям преобладаю- щего элемента леса, по 1–3 для остальных элементов леса	4–6	15–27	2–7	1–4
Количество подроства, тыс. шт./га	Подсчёт на 10 круговых пло- щадках радиусом 1,79 м по категориям высоты	10	1,0–2,0	14–57	45–179
		10	2,1–3,0	17–28	54–90
		10	3,1–5,0	10–24	33–76
Проектив- ное покры- тие видов живого напочвен- ного по- крова, %	Глазомерное определение на 15–25 площадках размером 1 м <sup>2</sup> или сеточкой Раменского в 25 точках	15	20–40	37–71	9–20
		15	6–20	35–100	13–26
<b>Мощность почвенных горизонтов, см</b>					
A <sub>0</sub>	Измерение линейкой в 15–25 прикопках и по периметру разреза в 20 точках с после- дующим вычислением сред- него значения	15	1–6	11–48	3–12
		30	1–6	11–45	2–8
A <sub>1</sub> , A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> , A <sub>2</sub>		15	0–3	28–180	7–46
		30	0–3	66–131	12–24
ABh		15	9–15	15–42	4–11
		30	9–14	16–34	3–6
Мощность торфа, см	Зондировка мерным шестом	5	30–250	2–15	1–14

Примечание:  $N$  – количество замеров,  $X$  – среднее значение,  $V$  – коэффициент вариации,  $p$  – относительная погрешность.

Разработана оригинальная методика оценки точности геоботанических карт, основанная на вычислении евклидовой дистанции между центроидами закартированных выделов и выделов, наблюдаемых в природе при контрольном обследовании. Для карт заповедников погрешность не превышает 10%.

С помощью математического аппарата нестационарного Марковского процесса с временным размером шага моделирования, равным 10 годам исследована динамика растительности северотаежных ландшафтов площадью более 1 тыс. га и ее разнообразия на отрезках времени порядка сотен лет. В модельных экспериментах с различной частотой пожаров проведено исследование  $\beta$ -разнообразия растительного покрова с помощью индексов Шеннона для формаций и типов живого напочвенного покрова.

**2.8. Метод динамической классификации биогеоценозов.** Классификация биогеоценозов проведена на принципах лесотипологического направления СПбНИИЛХ (Федорчук, Дыренков, 1974; Федорчук, Нешатаев, 1986; Федорчук, 1995; Федорчук и др., 2005). Классификацию биогеоценозов вели одновременно по признакам растительности и наиболее устойчивым признакам экотопа на основе следующих принципов: 1) сжатия информации; 2) соответствия классификации ее целям и задачам; 3) иерархичности; 4) вероятностной (статистической) однозначности синтаксономических решений и дискретности единиц классификации; 5) вероятностной (статистической) достоверности содержательной характеристики синтаксонов; 6) оптимальности классификации (минимизация затрат на создание классификации, обучение пользователей при максимизации точности распознавания синтаксонов и достоверности диагностических признаков синтаксонов); 7) увязки биогеоценологической и фитоценологической классификации; 8) преемственности и воспроизводимости результатов классификации; 9) использование номенклатурных правил, обобщенных автором в традициях ленинградской геоботанической школы. Принцип увязки биогеоценологической и фитоценологической классификации заключается в том, что растительность одного типа биогеоценоза может быть представлена несколькими ассоциациями, но одна и та же ассоциация не может характеризовать растительность более чем одного типа биогеоценоза. Поскольку основной критерий классификации биогеоценозов, принятый нами, – динамический, при выделении низших единиц фитоценологической классификации (ассоциаций, субассоциаций, вариантов) учитывали признаки местообитания, определяющие динамические потенции биогеоценозов, элементами которых являются классифицируемые растительные сообщества. Основное значение этого критерия классификации состоит в том, чтобы выявить, определить "динамические границы" типологических подразделений. Данные по динамике биогеоценозов – это не только основной исходный материал для прогнозирования хозяйственно ценных свойств лесов. Они необходимы для достаточно полного выявления связей

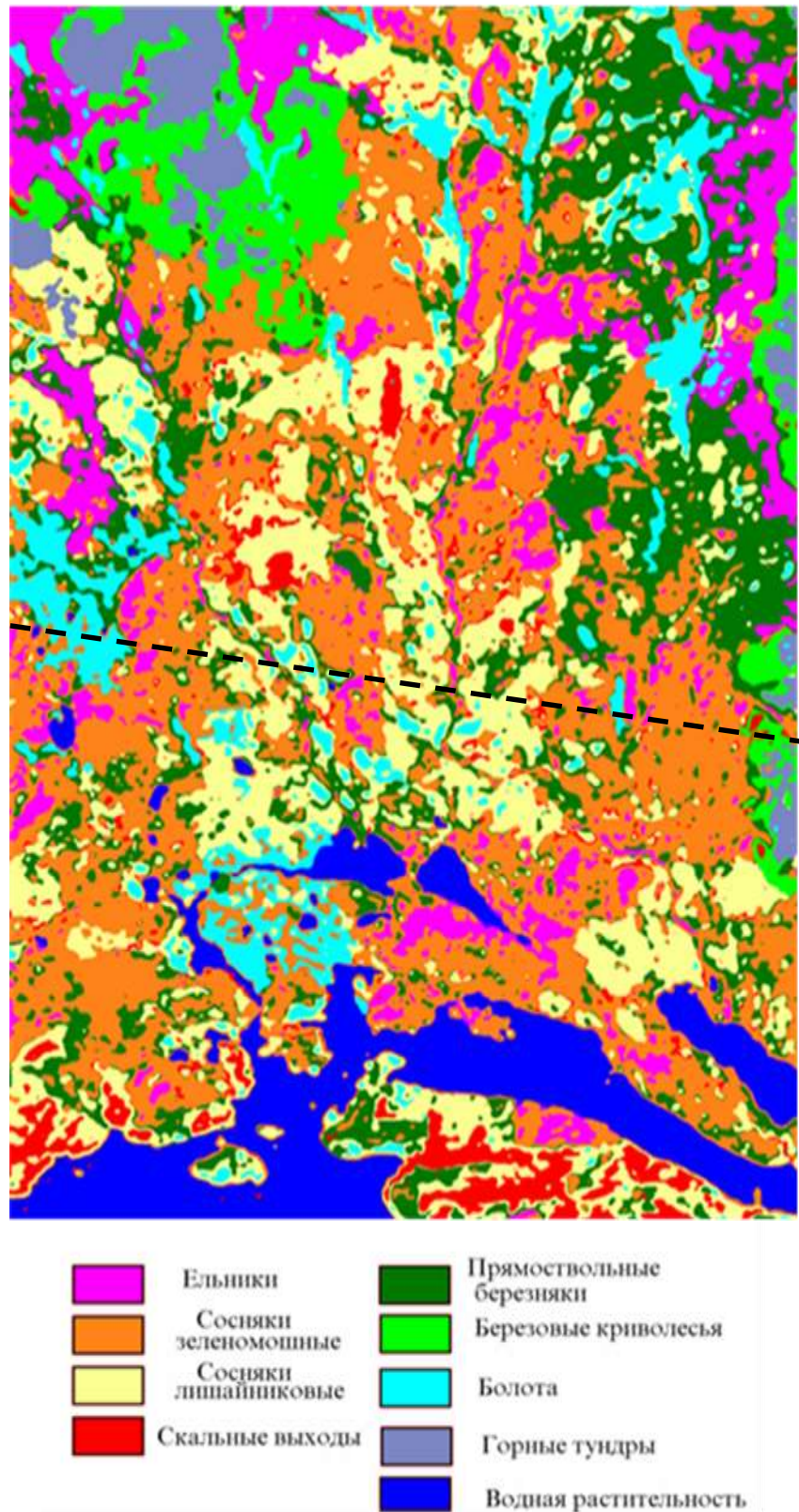


Рис. 2.1. Карта-схема растительности Лапландского заповедника (по: Nešatajev, 2008) – фрагмент. Пунктирная линия – направление геоботанического профиля с 90 постоянными пробными площадями (заложены в 1986–1987 гг. и повторно обследованы в 2006–2007 гг.).





Для исследования экологического пространства биогеоценозов использовали: 1) прямой градиентный анализ, основанный на измерении параметров увлажнения, уровня грунтовых вод и аналитических характеристик почв; 2) экологические шкалы Л. Г. Раменского; 3) анализ главных компонент – использовали для выявления важнейших экологических факторов и их интерпретации.

При выделении синтаксонов в качестве основы для выявления «переломных рубежей» в составе растительности использовали диагностические группы видов, получаемые при табличной сортировке описаний с помощью ИСС ЕСОРНУТО (Нешатаев, 1999) методом взаимного усреднения (*reciprocal averaging*) (М.О. Hill, 1973). В ряде случаев использовали кластерный анализ и анализ главных компонент. Экологическую однородность и своеобразие фитоценонов, выделенных с помощью групп дифференцирующих видов, контролировали с помощью ординации описаний по шкалам Л. Г. Раменского.

Синтаксономическую интерпретацию полученных фитоценонов проводили с привлечением результатов анализа сукцессионной динамики. Это позволило выявить ряд конвергирующих ассоциаций (в смысле А. П. Шенникова, 1929), сходных по доминантам, но имеющих различные динамические потенции. Динамические потенции сообщества (возможности его смены другими типами растительных сообществ) определяются его местообитанием и проявляются в особенностях видового состава.

### Глава 3. Динамика растительности на дренированных песках

**3.1. Характеристика местообитаний на дренированных песках.** Экоотоп – песчаные и супесчаные почвы (доля физической глины до 15%), оглеение отсутствует на глубине 1,5 м и более.

**3.2. Коренная растительность на дренированных песках.** Коренной растительностью на дренированных песках являются зеленомошные темнохвойные леса цикла *Empetroso-Vacciniosa* – в северной тайге, цикла *Vacciniosa* – в средней тайге, цикла *Psammophytoso-Myrtillosa* – в южной тайге.

**3.3. Послепожарная динамика на дренированных песках.** Рассматриваемые экотопы в наибольшей степени подвержены пожарам. В светлохвойных лесах преобладают низовые пожары с частичным повреждением древостоя, в темнохвойных – с полной гибелью древостоя, сопровождающейся сменой древесных пород преимущественно на сосну и лиственницу. В результате интенсивного пожара происходит полная гибель живого напочвенного покрова, и на начальных этапах его восстановления преобладают иные виды, чем в неповрежденном пожаром сообществе. Производные лесные сообщества представлены кустарничково-зеленомошными, зеленомошно-лишайниковыми и лишайниковыми сосняками, лиственничниками, березняками, осинниками.

Подтверждена гипотеза А. Я. Гордягина и доказан длительнопроизводный характер светлохвойных лишайниковых и зеленомошно-лишайниковых лесов на сильно дренированных песках различного минералогического состава. Доказательствами справедливости этой гипотезы являются следующие факты:

1) сосняки лишайниковые и ельники зеленомошные встречаются на одинаковых по гранулометрическому составу и уровню грунтовых вод типах земель;

2) во всех изученных сообществах сосняков лишайниковых (более 300 ПП) отмечены следы пожаров в виде огневых подсушин деревьев, углей в почве (Кольский п-ов, Ленинградская, Пермская, Псковская обл.), или они были начальными стадиями первичных сукцессий на дюнах (Калининградская и Мурманская обл.);

3) в ельниках зеленомошных на сильно дренированных песках следы пожаров отсутствовали или датированы давностью более 300 лет;

4) соотношение мхов и лишайников тесно связано с давностью и интенсивностью пожаров, их количеством в течение жизни древостоя (уравнение 3.1);

5) прямые наблюдения на постоянных ПП подтверждают тенденции смены лишайников мхами на сильно дренированных песках (Маслов, 2002; Сеннов, 1977; Nešatajev, 2008; Нешатаев и др., 2009).

Предложены модель «сеткообразной» сукцессии и концепция пирогенной дивергенции растительности на дренированных песках (рис. 3.1).

Стадии восстановления живого напочвенного покрова сходны по видовому составу мхов и лишайников во всех полосах таежной области Евразии и Северной Америки (рис. 3.1, 3.2): 1. Стадия пионерных мхов (*Ceratodon purpureus*, *Pohlia nutans*, *Polytrichum piliferum*, *P. juniperinum*); 2. Стадия бокальчатых и трубчатых лишайников (*Cladonia cornuta*, *C. gracilis*, *C. sulphurina*, *C. borealis*, *C. deformis*, *C. uncialis*); 3. Стадия кладин лесной и оленьей (*Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*) и цетрарии исландской (*Cetraria islandica*, отмечена в южной тайге и подтайге); 4. Стадия кладины звездчатой (*Cladina stellaris*); 5. Лишайниково-зеленомошная стадия (*Cladina stellaris*, *Pleurozium schreberi* и *Dicranum polysetum*); 6. Зеленомошная стадия (*Pleurozium schreberi* и *Dicranum polysetum*). При переходе сообществ в зеленомошную стадию в живом напочвенном покрове постепенно увеличивается роль таежного мелкотравья (*Trientalis europaea*, *Maianthemum bifolium*, *Linnaea borealis*, *Lycopodium annotinum*, *Goodyera repens* и др.), которое при пожарах погибает, т.к. его корневые системы располагаются в подстилке. Провинциальные и подзональные отличия заключаются в составе видов травяно-кустарничкового яруса.

Запасы азота в лесной подстилке и мощность подстилки возрастают в сукцессионном ряду. Соотношение мхи / лишайники ( $B$ , %) увеличивается с увеличением запасов органического вещества и азота. Факты существования на сходных элементах рельефа всего спектра сообществ от лишайниковых до зеленомошных (при давности пожара менее 200 лет) могут быть объяснены варьированием частоты пожаров ( $NF$ ), интенсивностью пожара, определяемой по относительной полноте сохранившихся после пожара деревьев ( $KDF$ , %) и временем сукцессии без пожаров ( $T$ , лет) – концепция пирогенной дивергенции фитоценозов, описываемая уравнением регрессии (для северной тайги):

$$B = 63,80 - 20,96NF + 1,38KDF - 0,01T \quad (3.1)$$



( $R = 0,57$ ,  $R^2 = 0,32$ ,  $SE = 20,31$ ,  $F$ -статистика = 55, значимость  $P = 4,9 \cdot 10^{-29}$ , наблюдений 348).

Смена пионерных видов мхов бокальчатymi и трубчатymi лишайниками рода *Cladonia*, а затем кустистymi лишайниками, из которых на более поздней стадии доминирует *Cladina stellaris* на местообитаниях, сильно поврежденных пожарами, может рассматриваться как пример модели нейтральности (в смысле J. Conel и R. Slayter, 1977). После 120–140 лет механизм сукцессии соответствует модели стимуляции, так как смена лишайников мхами связана с биогенной эвтрофикацией аккумулятивных почвенных горизонтов, за счет аккумуляции в них азота, поступающего с атмосферными осадками, и действия азотфиксаторов. Количество опада постепенно возрастает в ходе восстановления леса после пожара, что приводит к увеличению мощности подстилки и увеличению ее влагоемкости. Постепенно увеличивается сомкнутость древесного полога, в древостое появляются кедр и ель. Это приводит к уменьшению освещенности под пологом леса. Увеличение мощности подстилки и уменьшение освещенности под пологом леса приводят к стабилизации водного режима, что, с учетом увеличения трофности местообитания, способствует увеличению скорости прироста мхов настолько, что она начинает превышать скорость прироста лишайников. С продвижением на север скорость сукцессии уменьшается, а доля лишайниковых лесов в ландшафтах с преобладанием дренированных песков возрастает. Время, за которое происходит при отсутствии пожаров смена лишайников мхами на песчаных дренированных почвах, в условиях северной тайги превышает 250 лет и обычно больше периода оборота огня (80–120 лет), что препятствует завершению этой смены. Это хорошо согласуется с концепцией импульсной пирогенной стабильности сосновых лесов С. Н. Санникова (1992), и можно также говорить о концепции импульсной пирогенной стабильности лишайниковых сосняков.

**3.4. Динамика растительности на дренированных песках и супесях после сплошных рубок.** После сплошных рубок северотаёжных лесов на дренированных песках, как правило, возобновляется сосна, реже – береза; отмечено увеличение общего покрытия травяно-кустарничкового яруса, лишайников (вплоть до смены зеленомошного покрова лишайниковым), вереска, осоки верещатниковой и толокнянки. Видовой состав вырубок мало меняется, по сравнению с исходными сообществами, лишь незначительно увеличивается встречаемость *Carex ericetorum*, *Arctostaphylos uva-ursi*, *Festuca ovina*, *Calamagrostis epigeios*, *Chamerion angustifolium*, *Avenella flexuosa*.

После сплошных рубок средне- и южнотаёжных лесов черничной серии на песках преобладают *Calamagrostis arundinacea*, *C. epigeios*, *Avenella flexuosa*, *Pteridium aquilinum*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Calluna vulgaris*, *Chamerion angustifolium*, *Melampyrum pratense*, с вероятностью 0,5–0,6 возобновляются хвойные породы. В молодняках и средневозрастных лесах преобладают те же виды, что и на вырубках, а также *Vaccinium myrtillus*, *Rubus idaeus*, *R. saxatilis*, в моховом ярусе – *Pleurozium schreberi*, *Brachytecium* sp. sp.

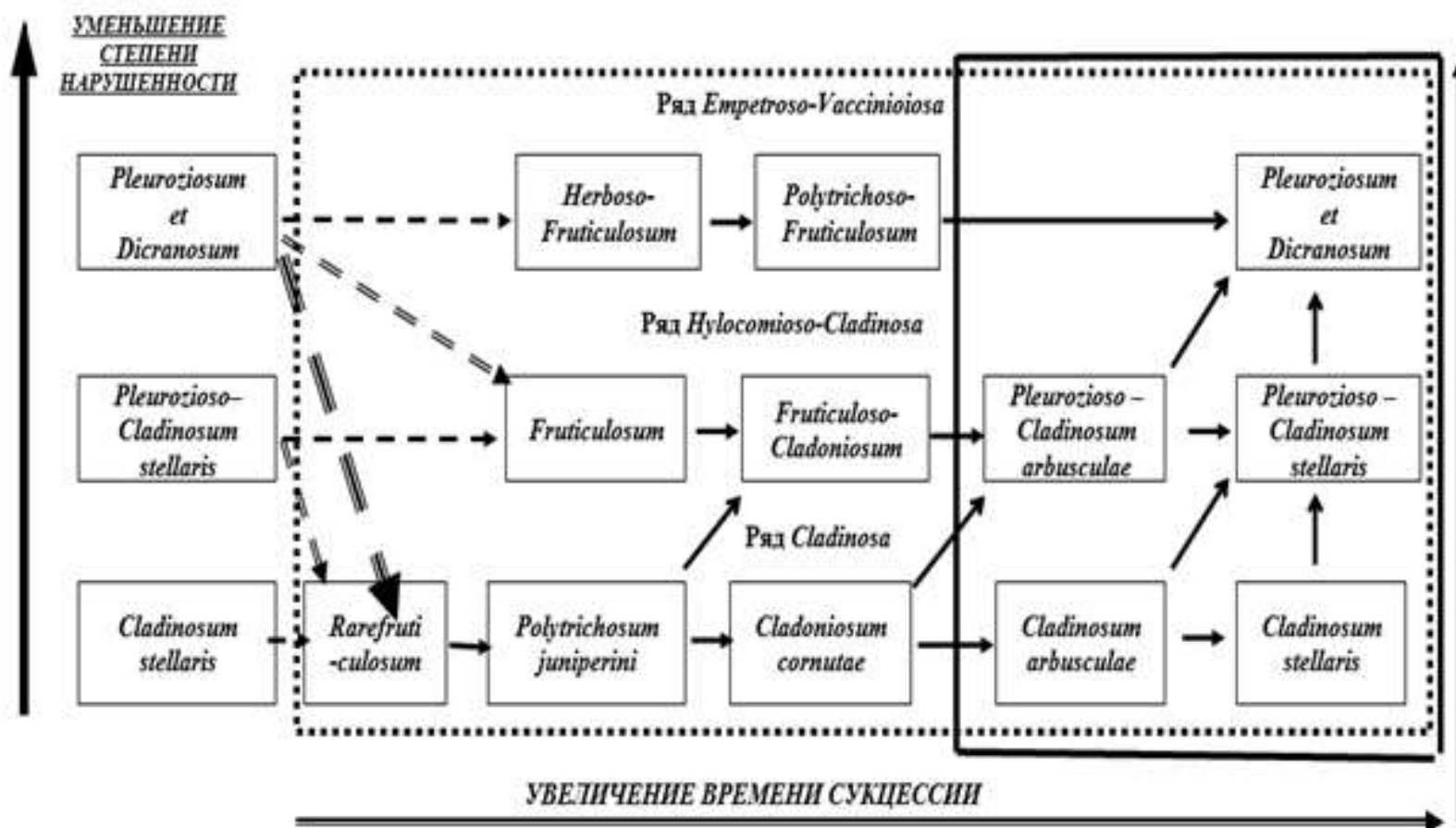


Рис. 3.1. Обобщенная схема восстановления северотаежных темнохвойных лесов на дренированных песках. Условные обозначения: пунктирные стрелки – смены в результате пожара, одинарная линия – пожар слабой интенсивности, двойная – средней интенсивности, тройная – высокой интенсивности; сплошные стрелки – направления восстановительных сукцессий после пожара; фитоценотические ареалы: – *Pi* stris, – *P* ovata.

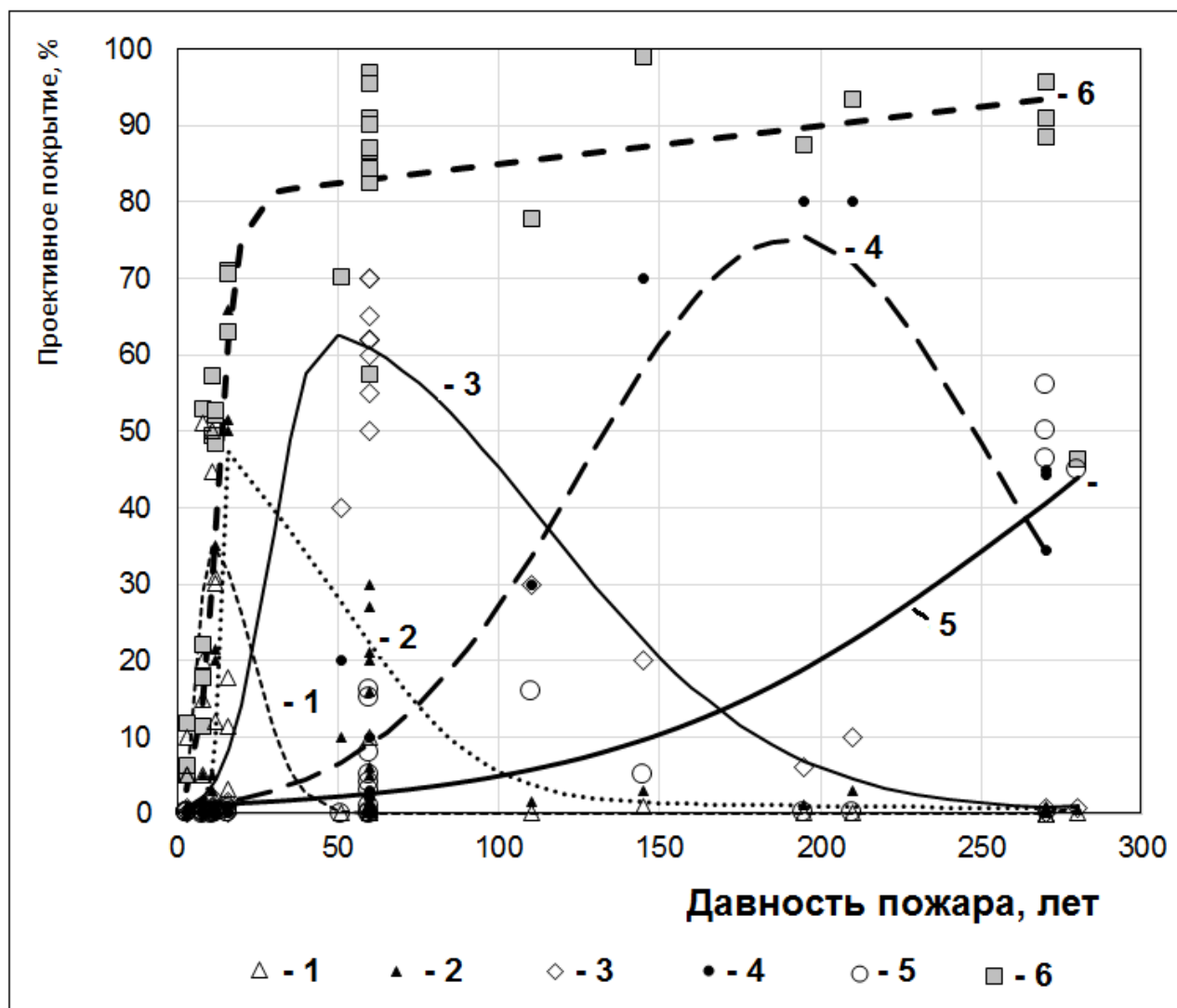


Рис. 3.2. Изменение проективного покрытия видов мохово-лишайникового яруса в зависимости от давности последнего пожара в ряду с сильной нарушенностью древостоя и подстилки пожарами по данным 32 ПП, условные обозначения: **1** - *Polytrichum juniperinum* + *P. piliferum*, **2** – *Cladonia cornuta* + *C. uncialis*, **3** – *Cladina rangiferina* + *C. arbuscula*, **4** – *Cladina stellaris*, **5** – *Pleurozium schreberi* + *Dicranum congestum*, **6** – мохово-лишайниковый ярус; уравнения:

$P_1 = 35 \exp(-(10-t)^2/20)$  при  $t < 11$ ;  $P_1 = 35 \exp(-(10-t)^2/350)$  при  $t > 10$ ;  $R^2 = 0.50$ ,  $SE = 1.91$ ;  $P_2 = 35 \exp(-(17-t)^2/20)$  при  $t < 15$ ;  $P_1 = 35 \exp(-(10-t)^2/3000) + 200/t$  при  $t > 14$ ;  $R^2 = 0.54$ ,  $SE = 1.75$ ;  $P_3 = 60 \exp(-(44-t)^2/400)$  при  $t < 45$ ;

$P_1 = 60 \exp(-(44-t)^2/10000) + 140/t$  при  $t > 44$ ;  $R^2 = 0.85$ ,  $SE = 1.09$ ;

$P_4 = 75 \exp(-(190-t)^2/8000)$  при  $t < 191$ ;  $P_1 = 35 \exp(-(10-t)^2/8000) + 140/t$  при  $t > 190$ ;  $R^2 = 0.80$ ,  $SE = 1.15$ ;

$$P_5 = \frac{74 e^{0.165t}}{74 + e^{(0.165t-1)}} \quad R^2 = 0.64, \quad SE = 1.29; \quad P_6 = \frac{88 e^{0.34t}}{80 + e^{(0.34t-1)}} + t/20; \quad R^2 = 0.85, \quad SE = 2.24,$$

где  $P_{1-6}$  – проективное покрытие, значения индексов 1–6 см. выше,  $t$  – давность последнего пожара, лет,  $R^2$  – коэффициент детерминации,  $SE$  – среднеквадратическая погрешность (стандартная ошибка).

Оценки увлажнения по экологическим шкалам в молодняках несколько ниже, чем во взрослых лесах, а оценки активного богатства почвы и переменности увлажнения – несколько выше. Имеется тенденция к иссушению верхних горизонтов почвы. Особенности водного режима в начальных фазах возрастной динамики сосновых лесов отчасти связаны с уменьшением мощности лесной подстилки. Мощность других верхних горизонтов почвы в сосняках брусничных разного возраста различается мало.

#### **Глава 4. Динамика растительности на нормально дренированных суглинках и двучленных наносах**

**4.1. Характеристика местообитаний на дренированных суглинках и двучленных наносах.** В отличие от песков, суглинки обладают очень важным свойством – чрезвычайно тонкой пористостью, вследствие которой они ведут себя как тонкомолекулярные сита, создающие сопротивление для прохождения через них растворов высокомолекулярных соединений (Пономарева, 1964). Наименьшая влагоёмкость суглинков в несколько раз выше, чем у песков. В суглинках также более высокая площадь поверхности почвенных частиц, обеспечивающая удержание коллоидов и воды в теле почвы. Вследствие этого, в суглинистых почвах гумус накапливается интенсивнее, чем в песчаных. Двучленные отложения (супесь–суглинок) близки по своим свойствам к суглинкам.

**4.2. Коренная растительность на дренированных суглинках.** Коренной растительностью на дренированных бескарбонатных суглинках в таежной области Европы являются темнохвойные леса, представленные следующими формациями: *Piceeta abietis*, *P. obovatae*, *Abieteta sibirici*, *Pineteta sibirici*. В северотаежной полосе они представлены ассоциациями циклов *Myrtillosa* и *Fruticuloso-Hylocomiosa*, в средне- и южнотаежной полосе – ассоциациями циклов *Myrtillosa*, *Oxalidoso*, в южной тайге и подтайге к ним добавляется цикл *Nemoriherbosa*. В средней, южной тайге и подтайге встречаются коренные широколиственные леса, которые являются реликтами более тёплых периодов голоцена.

**4.3. Послепожарная динамика на дренированных суглинках и двучленных наносах.** Особенности лесных пожаров в этом типе местообитаний являются: 1) в темнохвойных формациях преобладают верховые или низовые по-вальные пожары, поэтому восстановление яруса коренных темнохвойных пород идёт через смену пород; 2) гари заселяются преимущественно березой и осиной, реже сосной; 3) обеднение субстрата азотом меньше, чем на дренированных песках; 4) увеличение увлажнения выше, чем на дренированных песках; 5) на первых этапах послепожарной динамики покрытие трав выше, чем на дренированных песках, в моховом покрове обычно высоко обилие *Polytrichum commune*. В северной тайге выделены следующие стадии сукцессии: 1) редкотравно-кустарничковая (10–15 лет); 2) долгомошная (*Polytrichum juniperinum*, *Polytrichum commune*), 10–60 лет после пожара, представлена двумя вариантами: кустарничково-долгомошная (*Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*) и травяно-долгомошная

(*Avenella flexuosa*, *Calamagrostis* sp. sp., *Chamerion angustifolium*, *Geranium* sp. sp.); 3) кустарничково-зеленомошная (через 25–60 лет после пожара), преобладают *Dicranum* sp. sp., *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*. Основные показатели начальных стадий послепожарной динамики в условиях южной тайги показаны в таблице 4.1.

**4.4. Динамика растительности на нормально дренированных суглинках и двучленных наносах после сплошных рубок.** После сплошных рубок северотаёжных ельников кустарничково-зеленомошных на нормально дренированных суглинках и двучленных наносах обычно формируются двухъярусные березняки и осинники с елью, при сохранении подроста – еловые молодняки с примесью березы и осины.

Таблица 4.1

Основные показатели производных экосистем на горяч и в молодняках, возникших на горяч, на дренированных суглинках и двучленных наносах в условиях южной тайги

Виды и показатели	Цикл					
	<i>Myrtillosa</i>		<i>Oxalidosa</i>		<i>Nemoriherbosa</i>	
Количество ПП	13	14	11	14	12	10
Давность пожара, лет	3–10	15–20	3–10	15–20	3–10	15–20
Мощность $A_0$ , см	0,2±0,1	2,2±0,2	0,1±0,1	1,4±0,2	0,0±0,1	0,6±0,2
Мощность $A_1+A_1A_2$ , см	3,3±0,6	3,4±0,9	6,8±0,8	7,4±0,9	13,3±0,6	12,0±2,5
Мощность $A_2$ , см	8,2±1,1	7,6±1,2	4,6±0,1	4,2±0,2	3,3±1,1	3,8±2,2
Среднее количество видов	29	29	32	30	29	31
Древесный ярус, %	23	72	26	68	20	69
Подлесок, %	15	25	15	20	13	21
Травяно-кустарничковый ярус, %	57	27	69	24	63	28
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	5.7	5.5	5.7	5.5	5.7	1.5
<i>Calamagrostis epigeios</i>	4.5	3.4	4.5	3.4	4.3	1.3
<i>Avenella flexuosa</i>	4.4	5.5	3.3	3.2	1.2	1.2
<i>Chamerion angustifolium</i>	5.5	5.3	5.5	5.3	5.5	5.3
<i>Rubus idaeus</i>	3.3	5.2	4.4	5.2	5.4	5.3
<i>Aegopodium podagraria</i>	-	-	3.2	3.2	5.3	5.4
Мохово-лишайниковый ярус, %	23	5	20	4	5	2
<i>Polytrichum commune</i>	5.5	4.3	3.5	3.2	1.2	-
<i>Polytrichum juniperinum</i>	5.4	4.3	1.3	1.2	1.2	-
<i>Brachythecium</i> sp. sp.	-	5.3	-	5.3	-	5.3

*Примечание:* для видов растений приведены: первая цифра – балл константности 20– балльной шкалы, вторая – балл проективного покрытия шкалы E. van der Maarel (1979).

После рубки северотаёжных сосняков кустарничково-зеленомошных с оставлением семенников формируются лиственно-сосновые древостои с примесью ели. Преобладают вырубки луговикового типа, в случае огневой очистки лесосек – кипрейно-палового типа.

После сплошных рубок средне- и южнотаёжных ельников, сосняков, березняков черничных на нормально дренированных суглинках и двучленных наносах отмечены следующие отличия от характера смен после рубок лесов черничного цикла на дренированных песках: 1) возобновляются преимущественно береза и осина (табл. 4.2); 2) чаще всего на вырубках и в молодняках преобладает *Calamagrostis arundinacea*, сохраняющий доминирование в лиственных насаждениях на протяжении 40–60 лет после рубки; 3) не отмечено молодняков и вырубок с обильным вереском, орляком, марьянником, 4) чаще встречаются березняки в возрасте 30–100 лет с преобладанием майника и голокучника; 5) в моховом покрове при давности рубки до 40 лет часто доминируют виды родов *Brachythecium*, *Sciuro-hypnum* и *Hylocomium splendens*; 6) во влажных вариантах в первые 3–6 лет возможно временное увеличение покрытия сфагнов и *Polytrichum commune*; 7) общее количество видов в 5–50-летних березняках и осинниках на суглинистых почвах увеличивается существенно, по сравнению с исходными ельниками (иногда в 1,5 раза и более).

После сплошных рубок средне- и южнотаёжных ельников, сосняков, березняков кисличных на нормально дренированных суглинках и двучленных наносах на вырубках и в молодняках возраста до 15 лет преобладают *Calamagrostis arundinacea*, *C. epigeios*, *C. obtusata*, *Deschampsia cespitosa*, *Rubus idaeus*, *R. saxatilis*, *Cirsium heterophyllum*, *Chamerion angustifolium*.

Таблица 4.2

Возобновление древесных пород на сплошных вырубках черничного цикла на дренированных суглинках и двучленных наносах в Ленинградской области

До рубки	Преобладающая порода				N
	После рубки				
	Ель	Сосна	Берёза	Осина	
Ель*	<u>18</u>	<u>2</u>	<u>24</u>	<u>56</u>	<u>100</u>
	42	-	19	39	100
Сосна	-	2	26	72	100
Берёза	-	-	82	18	100
Осина	-	-	7	93	100

*Примечание:* \* числитель – рубки без сохранения подроста, знаменатель – с сохранением подроста, N – количество учтённых выделов.

В составе молодняков преобладают мелколиственные насаждения. Максимальное покрытие травяно-кустарничкового яруса (75–80 %) наблюдается в возрасте около 10 лет. В еловых молодняках оно снижается в возрасте 30–40 лет до 20–30 %, а затем возрастает до 40 %, за счет увеличения покрытия кислицы, начиная с возраста 20–30 лет. В разреженных еловых лесах в возрасте 100 и более

лет иногда отмечается доминирование костяники и вейника. В березняках и осинниках наблюдается плавное снижение покрытия травяно-кустарничкового яруса до 40–50 %. В березняках старше 30 лет (до 130 лет) отмечено доминирование *Calamagrostis arundinacea*, *Rubus saxatilis*, *Convallaria majalis*, *Gymnocarpium dryopteris*, а начиная с возраста 50–70 лет, также и *Oxalis acetosella*. Покрытие мохового яруса снижается к 5–7 годам после рубки до 5 %. В ельниках его максимальные значения наблюдаются в 50–70 лет (30–40 %), а затем снижаются до 20–30 % в возрасте 100–130 лет. В березняках на протяжении 75–100 лет покрытие мхов остается постоянным (около 5 %). На всех стадиях в березняках отмечено высокое обилие в моховом ярусе видов родов *Brachythecium* и *Sciurohypnum*, а в ельниках – *Pleurozium schreberi*. Доминирование *Hylocomium splendens* отмечено в ельниках старше 30 лет.

Количество видов на вырубках увеличивается незначительно. Постоянство отдельных видов, входящих в диагностические группы, несколько меняется в процессе восстановления древостоя после рубки, но среднее число видов в каждой диагностической группе в процессе возрастных и восстановительных смен остается почти без изменений.

После сплошных рубок южнотаёжных и подтаежных лесов дубравнотравного цикла на нормально дренированных суглинках и двучленных наносах на вырубках и в молодняках возраста до 15 лет отмечено преобладание *Calamagrostis arundinacea*, *C. obtusata* (в восточных районах), *Aegopodium podagraria*, *Rubus saxatilis*, *Dryopteris expansa*, *Athyrium filix-femina*, *Pulmonaria obscura*, *Stellaria holostea*, *Urtica dioica* (нитрофильные варианты), *Chelidonium majus* (южные районы), *Geum urbanum*. Характерно значительное участие кустарников и деревьев второй величины: *Sorbus aucuparia*, *Padus avium*, *Lonicera xylostemum*, *Salix caprea*, а в южных районах также *Corylus avellana*, *Sambucus racemosa*, *Rhamnus cathartica*.

На вырубках дубравнотравного цикла возобновляются преимущественно лиственные породы, береза, осина, ясень, вяз и липа. Еловые молодняки возникают при сохранении подроста ели, а сосняки – на вырубках, подвергшихся огню. На вырубках и в молодняках травяной ярус достигает 50–70 %, а затем, начиная с возраста 6–10 лет, снижается. При смыкании полога еловых молодняков в 30–40 лет, так же, как и в лесах кисличного цикла, покрытие травяного яруса снижается до 20–30 %, а затем возрастает до 40–50 % за счет увеличения покрытия видов дубравного разнотравья. В возрасте 20–40 лет в травяном ярусе часто преобладает *Oxalis acetosella*, что часто приводит к ошибочному отнесению еловых молодняков к кисличному типу. Так же, как и в кисличном цикле, в лиственных молодняках, по мере их взросления, наблюдается плавное уменьшение покрытия травяного яруса, смена вейника и других светолюбивых видов кислицей и дубравным разнотравьем. При давности рубки 50 лет и более в травяном ярусе могут преобладать костяника, кислица, медуница, звездчатка ланцетная, сныть, папоротники (*Dryopteris expansa*, *Athyrium filix-femina*), вейник лесной и

другие виды. В слабо выраженном моховом ярусе чаще всего встречаются *Rhytidadelphus triquetrus*, *Plagiochila asplenioides*, виды родов *Brachythecium* s.l., *Mnium* s.l. и др.

Количество видов на вырубках и в молодняках ранних стадий сукцессии в кисличных и дубравнотравных циклах на суглинках увеличивается незначительно. В производных лесах встречаются опушечно-полянныи и сорные растения, характерные для нарушенных сообществ: *Agrostis tenuis*, *Galium mollugo*, *G. boreale*, *Geum urbanum*, *Succisa pratensis* и др. На всех стадиях сукцессии в составе сообществ присутствуют виды диагностических групп типов коренных лесов. В то же время, в них практически не встречается большинство видов-гигрофитов. После рубки ельников-кисличников и ельников дубравнотравных количество видов увеличивается не столь значительно, как в черничном цикле на суглинках.

Незначительные изменения оценок увлажнения и активного богатства почвы по экологическим шкалам Л. Г. Раменского и устойчивость диагностических групп видов во всех трёх сериях типов леса свидетельствуют о незначительных изменениях в ходе восстановительной сукцессии режимов увлажнения и почвенного богатства, присущих биогеоценозам рассматриваемых циклов.

Мощность подстилки в лесах, восстанавливающихся после сплошной рубки, как правило, существенно уменьшается в кисличном и черничном на суглинках циклах. Мощность гумусового горизонта имеет тенденцию к увеличению, или остается без существенных изменений. Изменение мощности и свойств верхних горизонтов дренированных суглинков благоприятны для роста древесных растений, но степень такого изменения невелика.

## Глава 5. Антропогенная динамика таежной растительности заболоченных местообитаний

**5.1. Характеристика местообитаний.** Для заболоченных земель характерны: оглеение на глубине менее 1.5 м, повышенная (более 9 см), по сравнению с нормально дренированными землями, мощность органических горизонтов и наличие развитого нанорельефа. С учётом характера коренной растительности на заболоченных местообитаниях, их можно сгруппировать в три класса местообитаний по трофности и в соответствующие им три группы циклов типов леса (табл. 5.1.). Вслед за О. Г. Чертовым (1981), мы выделяем три ступени дренажа, различающиеся по мощности органического горизонта: недостаточный (до 15 см), слабый (16–30 см); болотный (> 30 см).

**5.2. Коренная растительность заболоченных местообитаний.** *Болотно-травная группа* включает три цикла: 1) *Таволгово-кисличный* цикл на недостаточно дренированных землях – *Filipenduloso-Oxalidosa*; 2) *Таволговый* цикл на слабодренированных землях и низинных торфах – *Filipendulosa*; 3) *Болотно-травный* цикл на слабодренированных землях и низинных торфах – *Paludiherbosa*; *Долгомошно-сфагновая группа* включает 6 циклов, в том числе: а) на



недостаточно дренированных землях: 1) *Кустарничково-долгомошный* – *Fruticuloso-Polytrichosa*, 2) *Чернично-долгомошный* – *Myrtilloso-Polytrichosa*;

Таблица 5.1

Классы местообитаний и группы циклов недостаточно и слабо дренированных земель

Ряд увлажнения	Трофность экотопов	Доминанты коренных лесов	Группа циклов
Проточный	Эутрофные	Ель, кедр, береза пушистая, ольха чёрная	Болотнотравная
Застойный	Мезотрофные	Ель, кедр	Долгомошно-сфагновая
		Сосна, береза	Травяно-сфагновая
	Олиготрофные	Сосна	Сфагновая

б) на слабодренированных землях и переходных торфах: 3) *Гиргензоновосфагновый* – *Sphagnosa girgensohnii*, 4) *Травяно-гиргензоновосфагновый* – *Herboso-Sphagnosa girgensohnii*, 5) *Чернично-сфагновый* – *Myrtilloso-Sphagnosa*, 6) *Мелкотравно-сфагновый* (синоним: *Майниково-сфагновый*) – *Nanoherboso-Sphagnosa*. Циклы 1,3,4 – приурочены к северной тайге, прочие – к средней и южной тайге.

*Травяно-сфагновая группа* включает два цикла на слабодренированных землях и переходных торфах: 1) *Осоково-пушицевый* – *Caricoso lasiocarphae-Eriophorosa*, 2) *Осоково-сфагновый* – *Caricoso-Sphagnosa*.

*Сфагновая группа* включает три цикла: 1) *Сфагново-багульниковый* (синоним: *багульниково-черничный*) на недостаточно и слабо дренированных землях – *Sphagnoso-Ledosa*, 2) *Кустарничково-сфагновый* (синоним: *багульниковый*) на верховых торфах – *Fruticuloso-Sphagnosa*, 3) *Сфагновый* на верховых торфах – *Sphagnosa*.

### 5.3. Послепожарная динамика растительности на заболоченных почвах.

Наибольшая горимость из заболоченных лесов свойственна соснякам сфагново-багульниковым и долгомошным, наименьшая – лесам проточного ряда увлажнения. Пожары на местообитаниях проточного ряда увлажнения приводят, как правило, к полной или частичной гибели древесного яруса. В средней и северной тайге на гарях обычно возобновляется береза, в южной тайге и подтайге – береза и чёрная ольха. Время стабилизации породного состава древостоя для северной тайги – около 250 лет. Уже в первые годы после пожара наблюдается массовое развитие таволги (*Filipendula ulmaria*), вейников (*Calamagrostis canescens*, *C. purpurea*) и осок (*Carex aquatilis*, *C. cespitosa*). В целом, флористический состав сообществ под влиянием пожаров существенно не изменяется. Изменения носят количественный характер, за счет разрастания светолюбивых видов трав. Менее всего пожары затрагивают растительность сильно обводненных мочажин.

Пожары в местообитаниях застойного ряда увлажнения имеют характер повальных подстилочных, а на торфяных почвах – подземных (торфяных). Древостои, как правило, полностью не погибают. В первую очередь погибают деревья темнохвойных пород, ель и кедр. На начальных этапах послепожарной сукцессии преобладают сосна и береза, реже – лиственница.

В ряду восстановления живого напочвенного покрова лесов долгомошно-сфагновой группы выделены три стадии: 1) маршанциево-долгомошная (*Marchantia polymorpha*, *Funaria hygrometrica*, *Leptobryum pyriforme*, *Polytrichum commune*, *P. strictum*) продолжительностью около 10 лет; 2) долгомошная (*Polytrichum commune*, *P. juniperinum*, *P. strictum*) при давности пожара 10–50 лет; 3) кустарничково-сфагновая (при давности пожара более 20 лет). Восстановление преобладания темнохвойных пород здесь происходит быстрее, чем на дренированных местообитаниях, и занимает в условиях северной тайги около 150 лет.

На начальных этапах восстановления лесов сфагновой группы разрастаются обычно частично сохраняющиеся после пожара *Ledum palustre*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Carex globularis*, *Equisetum sylvaticum*, *Eriophorum vaginatum*. В моховом покрове наблюдается смена сфагнов политрихами (*Polytrichum commune*, *P. juniperinum*, *P. strictum*). Восстановление доминирования сфагнов занимает 30–50 лет.

**5.4. Динамика растительности на заболоченных почвах после сплошных рубок.** На вырубках лесов проточного ряда увлажнения без сохранения подроста ели в Ленинградской области в 60–70 % случаев преобладают лиственные породы: ольха черная, береза, реже осина и ольха серая. При рубке с сохранением подроста ель преобладает лишь в 40 % молодняков.

На стадии вырубки и в молодняках 5–10 лет кислично-таволгового цикла покрытие травяного яруса достигает значений 70–80 %, в сомкнутых 30–40-летних ельниках оно снижается до 45–55 %, а затем, по мере увеличения возраста, постепенно повышается до 50–60 %. В лиственных лесах покрытие травяного яруса плавно снижается к возрасту 100 лет. Начиная с 30 лет, в ельниках и пихтарниках обычно преобладают *Oxalis acetosella*, *Athyrium filix-femina*, а в лиственных – *Filipendula ulmaria*. Другие виды, часто доминирующие в лиственных и хвойных лесах, начиная с 30-летнего возраста – *Aconitum septentrionale*, *Aegopodium podagraria*, *Geum rivale*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Galeobdolon luteum*, *Pulmonaria officinalis*, а в средней тайге – *Maianthemum bifolium*, *Vaccinium myrtillus*. Покрытие мохового яруса в первые 5–10 лет снижается до 10–15%. В темнохвойных лесах его покрытие увеличивается к 30 годам до 30–35%, а затем остается стабильным. В мелколиственных лесах покрытие мохового яруса существенно увеличивается до 20–25 % только в возрасте более 70 лет. В моховом ярусе чаще всего преобладает *Rhytidiadelphus triquetrus*, заметную роль играют также *Plagiomnium medium*, в ельниках – *Sphagnum squarrosum* и *S. girgensohnii*, в средней тайге также – *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*, в мелко-

лиственных лесах – *Climacium dendroides*. Среднее число видов в таволгово-кисличных лесах варьирует от 51 до 67. На вырубках оно обычно увеличивается за счет заноса сорняков.

Проективное покрытие травяного яруса к 5–7 годам после рубки лесов таволгового и болотнотравного циклов достигает максимума (70–90 %), а затем, по мере развития древостоя, оно постепенно снижается до 30 % к возрасту 100 лет. На вырубках и в молодняках преобладают те же виды, что и в лесах старшего возраста (*Athyrium filix-femina*, *Filipendula ulmaria*, *Equisetum sylvaticum*, *Calamagrostis canescens*, *C. purpurea*, *Scirpus sylvaticus*, *Lysimachia vulgaris*). В болотнотравном цикле часто преобладают осоки *Carex acuta*, *C. vesicaria*, *Menyanthes trifoliata*, *Calla palustris*. Покрытие мохового яруса на стадиях молодняка и средневозрастного насаждения составляет около 10 %, а на стадии спелого леса – 30–40 %.

После сплошной рубки лесов долгомошно-сфагновой группы преобладает берёза (табл. 5.2). На вырубках и в молодняках кустарничково-долгомошного цикла в травяно-кустарничковом ярусе преобладают *Carex globularis*, *Equisetum sylvaticum*, *Vaccinium vitis-idaea*, присутствовавшие или доминировавшие до рубки. В южной и средней тайге к ним добавляются *Calamagrostis arundinacea*, *C. epigeios*, *C. canescens*, *C. purpurea*, *Avenella flexuosa*, *Molinia caerulea*, *Juncus effusus*, *J. conglomeratus*, *J. filiformis*.

Таблица 5.2

Возобновление древесных пород на сплошных вырубках в Ленинградской области в условиях долгомошно-сфагновой группы циклов

До рубки	Преобладающая порода				N
	После рубки				
	Ель	Сосна	Берёза	Осина	
Ель*	$\frac{15}{35}$	$\frac{2}{-}$	$\frac{79}{60}$	$\frac{3}{5}$	$\frac{100}{100}$
	5	31	62	2	100
Берёза*	$\frac{8}{22}$	-	$\frac{92}{78}$	-	$\frac{100}{100}$

*Примечание:* \* – числитель – рубки без сохранения подроста ели, знаменатель – с сохранением подроста, N – количество учтённых выделов.

Через 5–7 лет после рубки в молодняках на месте лесов долгомошных циклов общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса повышается с 25–30 % до 50–60 %, его минимум (10–20 %) наблюдается в еловых молодняках 30–40-летнего возраста, затем наблюдается плавное увеличение проективного покрытия до исходного значения. В березняках и осинниках, так же, как и в лесах

на нормально дренированных почвах, восстановление покрытия травяно-кустарничкового яруса происходит плавно к возрасту 50–70 лет. Смена пионерных видов черникой происходит и в березняках, и в ельниках в возрасте 30–40 лет.

Рубка приводит к общему снижению покрытия мохового яруса до 15–20 % за счет механического повреждения почвы техникой и засыпания мхов порубочными остатками. В моховом ярусе часто, особенно в листовенных молодняках, наблюдается смена сфагнового покрова долгомошным (из *Polytrichum commune*). Восстановление покрытия мохового яруса до исходного состояния проходит за 10–20 лет в хвойных молодняках и в листовенных чернично-сфагновых типах. В листовенных долгомошниках оно затягивается до 130 лет. Сходным образом происходят смены мелкотравно-сфагновых ельников. В числе доминантов в березняках мелкотравно-сфагновых отмечены *Equisetum sylvaticum*, *Calamagrostis canescens* и *Dryopteris carthusiana*.

Существенное увеличение количества видов наблюдается на ранних стадиях сукцессии после рубок долгомошных лесов (в 1,5 раза). Состав видов, появляющихся на вырубках, близок к таковому вырубкам черничного цикла на суглинках.

После рубок лесов олиготрофного ряда заболачивания на вырубках может увеличиваться проективное покрытие *Calluna vulgaris*, *Carex globularis*, *Eriophorum vaginatum*, *Molinia caerulea*. Вырубки возобновляются сосной с незначительной примесью березы. Восстановление покрытия мохового яруса занимает 5–7 лет. На ранних стадиях в нем возможно увеличение покрытия *Polytrichum commune*, *P. juniperinum*, *P. strictum*, *Cladina rangiferina*, *C. arbuscula*, *Cladonia* sp.sp. На вырубках сфагновых лесов видовой состав не меняется или появляется 1–5 новых видов, отсутствовавших в исходном (контрольном) сообществе. В числе этих видов *Juncus effusus*, *J. filiformis*, *Carex cinerea*, *C. brunnescens*, *C. leporina*, *Luzula multiflora*, *Calamagrostis arundinacea*, *Deshampsia cespitosa*, *Chamerion angustifolium*.

**5.5. Смены биогеоценозов с торфяными почвами при интенсивном осушении.** Охарактеризованы сукцессионные ряды, наблюдаемые при осушении болот и лесов на торфяных почвах, даны классы бонитета лесорастительных условий и диагностические виды растений стадий сукцессии.

Сукцессии при осушении сфагновых болот и сосняков сфагновых на бедных верховых торфах (крайне олиготрофный ряд) приводят к образованию *сосняка кустарничкового торфяного осушенного* – *Pinetum fruticoso-turfosum*. Бонитет лесорастительных условий IV–Va. Диагностические виды: *Vaccinium vitis-idaea* (доминант), *Empetrum nigrum*, *Dicranum* sp.sp.

В результате сукцессии при осушении сосняков сфагновых и кустарничково-сфагновых на верховых торфах, подстилаемых на глубине более 50 см переходными торфами (олиготрофный ряд), образуется *сосняк чернично-брусничный торфяной осушенный* – *Pinetum vaccinoso-turfosum*. Бонитет лесорастительных условий III–IV. Диагностические виды: *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea* (доминант), *Pleurozium schreberi*.

Заключительной стадией сукцессии при осушении сосняков багульниковых на верховых торфах, подстилаемых на глубине менее 50 см переходными торфами или суглинками, и сосняков (березняков) осоково-пушицевых на бедных переходных торфах (мезотрофно-олиготрофный ряд) является *ельник черничный торфяной осушенный* – *Piceetum myrtilloso-turfosum*. Бонитет лесорастительных условий II–III в южной тайге и III–IV – в средней тайге. Диагностические виды: *Dryopteris carthusiana*, *Equisetum sylvaticum*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Lycopodium annotinum*, *Vaccinium myrtillus* (доминант), *V. vitis-idaea*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*.

Сукцессии при осушении ельников (сосняков, березняков) чернично-сфагновых на бедных переходных торфах (олиго-мезотрофный ряд) также завершаются формированием *ельников черничных торфяных осушенных*.

В ходе сукцессии при осушении ельников (сосняков, березняков) майниково-сфагновых на переходных торфах (мезотрофный ряд) березняки и сосняки сменяются ельниками. Заклучительной стадией является *ельник кисличный торфяной осушенный* – *Piceetum oxalidoso-turfosum*. Бонитет лесорастительных условий I – в южной тайге и подтайге, II – в средней тайге. Диагностические виды: *Dryopteris expansa*, *Oxalis acetosella* (доминант), *Maianthemum bifolium*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*.

После интенсивного осушения травяно-сфагновых болот, сосняков (березняков) травяно-сфагновых на переходных торфах (мезотрофный ряд) сукцессия завершается также *Piceetum oxalidoso-turfosum*.

После интенсивного осушения травяных болот, ельников (сосняков, березняков, черноольшанников) таволговых и болотно-травяных на низинных торфах (эутрофный ряд), формируется *ельник разнотравно-кисличный торфяной осушенный* – *Piceetum herboso-turfosum*. Бонитет лесорастительных условий I–Ia – в южной тайге и подтайге, II – в средней тайге. Диагностические виды: *Aegopodium podagraria*, *Angelica sylvestris*, *Anthriscus sylvestris*, *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris expansa*, *Filipendula ulmaria*, *Cirsium oleraceum*, *C. heterophyllum*, *Impatiens noli-tangere*, *Urtica dioica*.

**5.6. Динамика лесных биогеоценозов на осушенных землях после сплошных рубок.** Анализ наблюдений на постоянных пробных площадях показал, что сукцессии на вырубках лесов на осушенных торфах имеют общие черты с вырубками лесов на минеральных почвах сходных ступеней увлажнения и богатства почв. Поскольку местообитания на осушенных торфах имеют ряд очень существенных динамических особенностей, то выделены самостоятельные типы вырубков: 1) *малиновая разнотравно-кисличная торфяная осушенная* (на низинных торфах), 2) *лесноейниковая кисличная торфяная осушенная* (на переходных торфах), 3) *пушицево-долгомошная чернично-брусничная торфяная осушенная* (на верховых торфах). Они хорошо различаются не только и не столько по видам-доминантам, сколько по видам-индикаторам почвенного богатства, которые сохраняли высокую встречаемость на протяжении всего периода наблюдений (18 лет).

**5.7. Динамика лесных биогеоценозов на осушенных торфах после пожаров.** Последствия пожаров на осушенных торфах принципиально отличаются от пожаров в лесах на минеральных почвах, близких по составу к их аналогам на интенсивно осушенных торфах. Пожары на торфяниках сопровождаются выгоранием торфа, гибелью древостоя и возвратом биогеоценоза к ранним стадиям заболачивания, отличающимся повышенным богатством торфа зольными элементами, повышенным обводнением, даже в годы со средним уровнем осадков.

## **Глава 6. Общие закономерности антропогенной динамики растительности**

### **6.1 Закономерности динамики экосистем под влиянием пожаров**

**6.1.1. Темпы восстановительных послепожарных сукцессий в связи с гранулометрическим составом почв и зональными факторами.** Высокое содержание глины и ила существенно повышает поглотительную способность почв, наименьшую влагоёмкость почвы и, следовательно, уменьшает объём стока и темп выноса растворённых питательных веществ со стоком. Более высокая влагоёмкость суглинков, по сравнению с песками, обуславливает их большую влажность и меньшую горимость лесов.

Преобладание лишайников связано с бедностью почв доступными формами азота и отсутствием конкуренции со стороны мхов и сосудистых растений. Поэтому сосняки лишайниковые приурочены к песчаным дренированным почвам, периодически подвергающимся пожарам, обедняющим почвы.

Кардинальным отличием экологических последствий пожаров на суглинках и двучленных наносах от последствий пожаров на песках являются:

- 1) как правило, неполное сгорание подстилки, вследствие более высокой влажности верхних почвенных горизонтов, по сравнению с песками и супесями;
- 2) менее интенсивный вынос продуктов сгорания и разложения органики, чем на песках, что обусловлено способностью суглинков действовать, как высокомолекулярные сита, и их более высокой наименьшей влагоёмкостью;
- 3) не наблюдается столь интенсивного обеднения субстрата азотом и другими питательными веществами, как на песках, поэтому не происходит смены мхов лишайниками, а на первых этапах послепожарной динамики обильны травянистые растения, требовательные к условиям минерального питания.
- 4) пожары в темнохвойных формациях, обычных на суглинках, обычно имеют характер верховых или низовых поваловых, сопровождающихся гибелью древостоя на корню, с последующим отпадом погибших деревьев и последующим восстановлением темнохвойных лесов через стадию лиственного леса.

Различия гранулометрического состава в большей степени сказываются на видовом составе начальных стадий сукцессии и в меньшей – на стадии климакса, что является следствием увеличения наименьшей влагоёмкости песчаных почв за счет накопления гумуса и отбором растений, приспособленных к обитанию под пологом темнохвойных пород.

Поскольку послепожарная смена растительности на дренированных песках обусловлена постепенным накоплением мертвого органического вещества в

почве, гумуса и азота, можно предполагать, что скорость сукцессии связана с климатическими факторами. Темп поступления мертвого органического вещества в почву возрастает с севера на юг, т.к. в этом направлении возрастает продуктивность насаждений, характеризуемая для сосняков лишайниковых Va классом бонитета и полнотой 0,3–0,4 в северной тайге и IV классом бонитета и полнотой 0,4–0,6 в южной тайге. Скорость разложения органического вещества и образование гумуса также возрастают с севера на юг, следовательно, с севера на юг возрастает и скорость накопления в почве запаса питательных веществ, доступных растениям, а также быстрее происходит увеличение наименьшей влагоёмкости почвы, приводящее к снижению выноса питательных веществ из корнеобитаемого слоя. Количество оксидов азота, поступающих с осадками, также подчинено широтной зональности (возрастает с севера на юг) и оказывает существенное влияние на скорость сукцессии и состав климаксовых сообществ. Скорость восстановительных смен и первичных сукцессий возрастает с севера на юг.

Более высокий темп восстановительных смен после пожаров в условиях южной тайги на дренированных песках подтверждается большей долей лишайниковых сосняков в составе нормально дренированных земель северотаёжных ландшафтов с преобладанием песчаных отложений, по сравнению с их аналогами в южной тайге.

**6.1.2. Пожары и разнообразие экосистем ландшафтов.** Динамика разнообразия растительности северотаёжных ландшафтов Европейской России и Западной Сибири под влиянием пирогенного фактора исследована с помощью математической модели. Модель описывает динамику древостоев и типов живого напочвенного покрова на отрезках времени порядка сотен лет для территорий площадью более 1 тыс. га с шагом в 10 лет. В основу модели положены вероятности верховых, повальных и низовых пожаров в различных типах леса, стадиях восстановительной сукцессии и вероятности смены послепожарных стадий. В ходе модельных экспериментов эти вероятности умножали на коэффициент вероятности пожаров, принимавший значения от 0 до 5. Вероятности переходов из состояния безлесной гари в определённый тип леса зависят от лесорастительных условий, площади, занятой насаждениями с преобладанием деревьев определённого вида, способных давать семена (нестационарный Марковский процесс).

Входными данными модели являются: 1) современное распределение типов земель и присущих им стадий послепожарной динамики растительности; 2) коэффициент частоты пожаров. Выходными параметрами являются вероятности встречи определённых стадий послепожарной динамики по типам лесорастительных условий на заданной территории через заданное число временных шагов, индекс Шеннона ( $H$ ) для растительных формаций и типов живого напочвенного покрова.

Основу модели составляют сведения о следующих вероятностях: 1) вероятность пожара определенной интенсивности в определенном типе земель и на определенной стадии послепожарной динамики растительности, 2) вероятность смены растительности после пожара определенной стадией послепожарной динамики, 3) вероятность смены одной стадии послепожарной динамики другой в

отсутствие пожара, 4) вероятность возобновление определенных древесных пород на горях, 5) вероятность смены пород в производных лесах.

Модельные эксперименты позволили выявить закономерности динамики растительности ландшафта и связи её биологического разнообразия с частотой пожаров. Установлено, что влияние частоты пожаров на разнообразие как древесного яруса, так и живого почвенного покрова неоднозначно (рис. 6.1). Наибольшее разнообразие растительности всех ярусов следует ожидать при современном режиме действия пирогенного фактора. Наименьшее – при полном исключении пожаров. Значительное увеличение частоты пожаров также приводит к снижению биологического разнообразия растительного покрова.

$H$ , бит

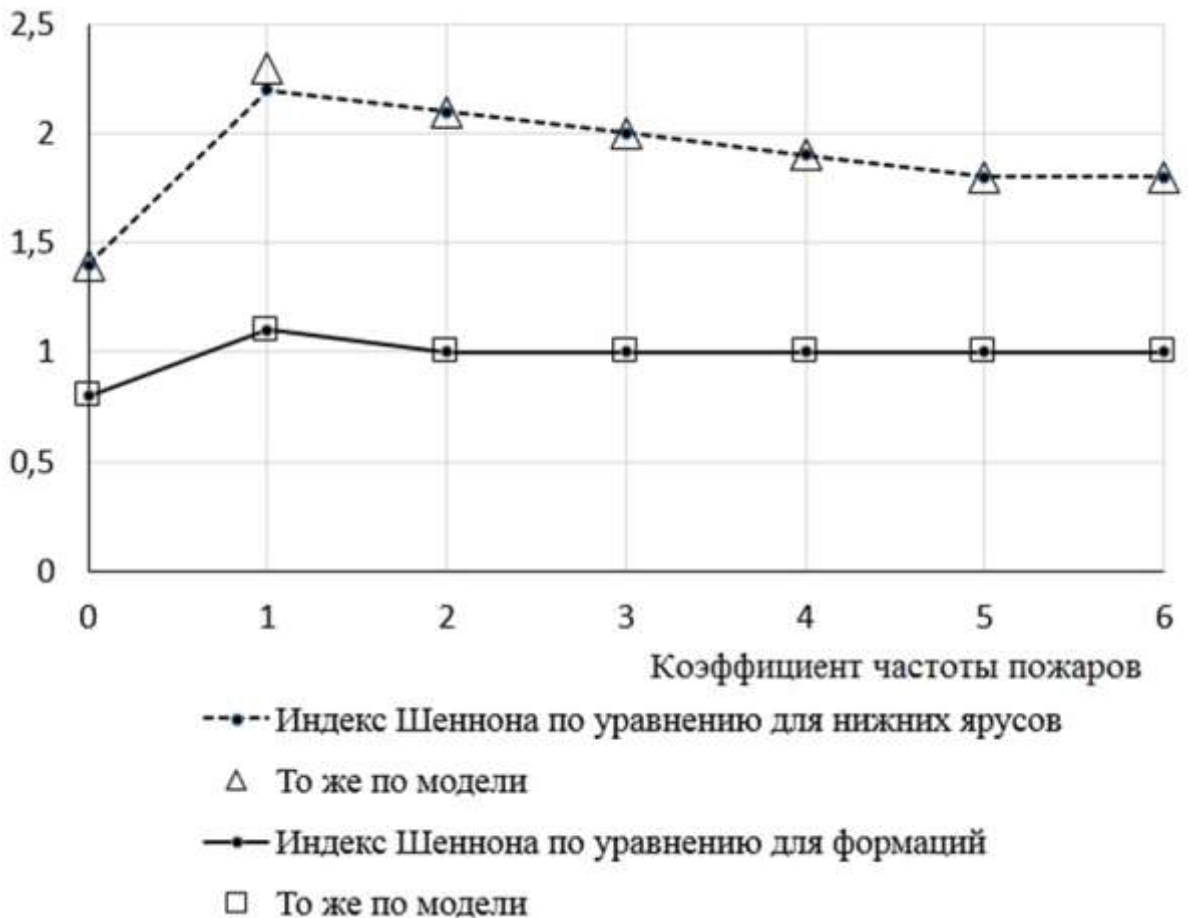


Рис. 6.1. Связь разнообразия растительности северотаежного ландшафта с частотой пожаров. Коэффициент частоты пожаров, равный 0, соответствует полному исключению пожаров, 1 – текущей частоте пожаров за последние 100 лет.

**6.1.3. Концепция управления пожарами в северотаёжных заповедниках.** Существующий режим лесохозяйственного использования территорий вне заповедников не представляет угрозы для утраты биологического разнообразия производных лесов, в том числе подверженных в той или иной степени огневому



воздействию. В этой связи, основной задачей северотаёжных заповедников является сохранение именно коренных темнохвойных лесов. Этой задаче, как показали наши исследования, в наибольшей степени соответствует режим полного исключения пожаров в заповедниках. При этом сохранение видов, свойственных начальным стадиям послепожарной динамики, будет обеспечено, во-первых, на окружающих территориях – на гарях и вырубках с огневой очисткой, а во-вторых, в коренных лесах – на валежнике и участках, нарушенных ветровалами.

**6.2. Общие закономерности динамики в процессе возрастных и коротковосстановительных смен после сплошных рубок.** Различия в составе естественного возобновления на вырубках обусловлены не только условиями увлажнения и богатства почв, но также технологическими параметрами рубки, составом и возрастом смежных древостоев (наличием обсеменителей), количеством сохранившегося подроста ели предварительного возобновления, гранулометрическим составом почв:

- при сплошных рубках светлохвойных лесов лишайниковых и брусничных циклов возобновляется преимущественно сосна;
- при сплошных рубках темнохвойных лесов широко распространена смена преобладающих древесных пород сосной, берёзой и осинкой;
- сходные типы леса на песках, суглинках, осушенных торфах достоверно различаются по вероятности возобновления на них сосны (тяготеет к пескам, супесям), берёзы и осины (предпочитают суглинки и супеси) и особенностям восстановительных смен.

Показано, что после рубки лесов черничной группы типов лесорастительных условий на песчаных и супесчаных почвах возобновляется преимущественно сосна, в живом напочвенном покрове быстро восстанавливается покрытие мхов, иногда увеличивается роль лишайников, в травяно-кустарничковом ярусе чаще других преобладают луговик, вереск, брусника. После рубки лесов черничной группы типов лесорастительных условий на суглинках и двучленных наносах возобновляются преимущественно берёза и осина, в живом напочвенном покрове чаще других доминируют вейник лесной и малина, моховой покров восстанавливается медленно, возобновление хвойных пород затруднено. Такое различие обусловлено существенным снижением уровня почвенного богатства на песчаных и супесчаных почвах, по сравнению с суглинистыми, что связано с меньшей влагоёмкостью песков, по сравнению с суглинками, меньшей активной поверхностью почвенных частиц песков.

Несмотря на существенные отличия растительности вырубок в разных условиях местопрорастания, они имеют следующие общие особенности:

- в первые 1–2 года сохраняется структура живого напочвенного покрова, свойственная лесному сообществу, но наиболее теневыносливые лесные растения испытывают стресс и частично снижают свое покрытие; часто наблюдается уменьшение покрытия видов, за счет их механического повреждения в процессе рубки и трелевки леса;

- на 2–3-й годы начинается разрастание светолюбивых, вегетативно-подвижных видов, или видов, обладающих высокой семенной продуктивностью, многие из которых характерны для вырубок и молодняков разных типов леса (например, вейники), что приводит к конвергенции растительных сообществ, возникающих на месте лесов различных исходных типов;

- в течение первых 3-х лет возможно появление сорных видов, не свойственных лесным ненарушенным фитоценозам; их представленность на вырубках тем выше, чем выше общая синантропизация флоры, скоррелированная со степенью урбанизации, сельскохозяйственного или дорожного освоения ландшафта.

На песчаных почвах и олиготрофных торфяниках в первые 2–5 лет в моховом покрове начинается интенсивное разрастание светолюбивых видов мхов, в условиях пониженного дренажа наблюдается также увеличение проективного покрытия сфагнов. На суглинках, мезотрофных и эутрофных торфяниках в первые 2–5 лет происходит увеличение проективного покрытия травяно-кустарничкового яруса, что приводит к уменьшению покрытия мхов.

В случае хорошего возобновления ели или сохранения во время рубки ее предварительного возобновления возможно уменьшение покрытия травяно-кустарничкового яруса. По мере смыкания полога возобновившихся древесных растений и увеличения его высоты и сомкнутости происходит вытеснение светолюбивых и влаголюбивых видов живого напочвенного покрова и увеличение роли типичных лесных видов.

В темнохвойных молодняках Ia–III классов бонитета минимальное покрытие травяно-кустарничкового яруса наблюдается в возрасте 30–40 лет, характеризующемся максимальной полнотой и охвоенностью древостоя, после чего наблюдается постепенное увеличение проективного покрытия травяно-кустарничкового яруса до значений, характерных для коренного леса. В сомкнутых хвойных молодняках в возрасте 30–40 лет может происходить элиминация видов крупнотравья, свойственного коренным лесам, и происходит временная конвергенция растительных сообществ на местообитаниях с различной степенью дренажа (кисличных и таволгово-кисличных ельников, пихтарников). В сосновых, лиственных молодняках без подроста ели разной продуктивности, а также в темнохвойных молодняках IV–Va классов бонитета уменьшение проективного покрытия травяно-кустарничкового яруса имеет обычно постепенный характер.

Наибольшие значения функции Шеннона для травяно-кустарничкового яруса наблюдаются во всех сукцессионных рядах в первые 3–6 лет, а для мохового яруса – на стадии коренного сообщества. Биологическое разнообразие травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов возрастает, пропорционально увеличению их проективного покрытия и количества видов, достигая своего максимума на 4–8-й год после рубки, а затем постепенно снижается, приближаясь к показателям коренных лесов. В ходе сукцессии количество видов, встречающихся в сообществах, обычно увеличивается, за счет внедрения пионерных видов растений, достигая своего максимума обычно через 3–6 лет после рубки,

затем оно снижается на стадии жердняка и вновь возрастает на стадии вторичного спелого леса. В большинстве случаев роль пионерных видов в структуре сообщества невелика.

Наибольшие изменения видового состава и состава доминантов живого напочвенного покрова после рубок наблюдаются в средних условиях увлажнения и богатства почв (черничная группа циклов). Дольше всего (в течение 20–50 лет) сохраняются такие отличия от контрольных биогеоценозов, как увеличение общего числа видов растений, преобладание мелколиственных деревьев или сосны в составе древостоя, преобладание видов травяно-кустарничкового яруса, не свойственных ненарушенным лесам (там, где наблюдается смена доминантов).

Несмотря на изменение флористического состава сообществ вырубок и молодняков, участие индикаторных видов тех циклов типов леса, к которым относятся исходные леса, остается относительно постоянным. Это дает основание считать, что биогеоценозы, возникающие в ходе восстановительных сукцессий, могут быть охарактеризованы общими флористическими признаками. Устойчивость основного ядра индикаторных видов, оценок по экологическим шкалам и данные о характере изменения показателей почв позволяют считать, что воздействие, оказываемое на исходные биогеоценозы рубкой древостоя, не приводят к необратимым изменениям экотопа.

Наиболее существенные подзональные различия в характере смен после сплошных рубок на сходных экотопах характерны для условий нормального дренажа и среднего богатства почв. На дренированных почвах после рубки значительно уменьшается мощность лесной подстилки, за счет ее ускоренного разложения и отчасти за счет механического повреждения и уплотнения. Ее восстановление до исходного состояния в условиях южной тайги занимает 20–50 лет. При смене ели лиственными породами после рубки имеются отдельные факты существенного увеличения мощности гумусосодержащих горизонтов почвы в первые 5–15 лет после начала восстановления древостоя после рубки, однако степень такого изменения невелика.

Наиболее стабильные показатели возрастных и коротко-восстановительных смен после сплошных рубок (ступени увлажнения и активного богатства почвы по экологическим шкалам, набор групп индикаторных видов растений и большинство признаков почвы) тесно связаны с уровнем исходного плодородия лесных почв. Наиболее существенные изменения почв происходят чаще всего через 3–6 лет после рубки, а затем значения многих показателей начинают приближаться к тем, которые были до рубки древостоя.

**6.3. Общие закономерности динамики биогеоценозов после осушения земель.** Последствия осушения земель не ограничиваются одним лишь изменением водно-воздушного режима почв. Осушение приводит к коренной перестройке всех компонентов экосистемы. На начальных стадиях сукцессий осушения ведущую роль играет экзогенный фактор – изменение увлажнения местообитаний. В дальнейшем в осушенном биогеоценозе возрастает значение обратных

связей эндогенного характера: увеличивается скорость разложения мёртвого органического вещества, возрастает продуктивность древостоя, транспирация, перехват осадков кронами и др.

Интенсивное осушение приводит к выравниванию условий увлажнения биогеоценозов разного происхождения, поэтому различия между формирующимися типами леса на осушенных землях обусловлены различиями в трофности торфов. Несмотря на провинциальные особенности флор изученных регионов, характерное ядро индикаторных видов и структура сообществ осушенных лесов в изученных районах имеют много общего на сходных по трофности торфах. Зональные закономерности проявляются в степени повышения продуктивности осушенных лесов и скорости сукцессии, которые возрастают с севера на юг при одинаковой интенсивности осушения.

**6.4. Изменение разнообразия растительности при осушении.** Анализ меры включения видов неосушенных сообществ в сообщества, образовавшиеся после осушения, показал, что видовой состав флоры сообществ больше всего изменился в сукцессионном ряду *Сосняк травяно-сфагновый* → *Ельник кисличный торфяной осушенный*. Наименьшие изменения отмечены как в олиготрофных, так и в евтрофных местообитаниях.

Анализ разнообразия с использованием энтропийной функции Шеннона ( $H$ ) показал, что её достоверное уменьшение наблюдается в сукцессионном ряду *Сосняк травяно-сфагновый* → *Ельник кисличный торфяной осушенный*.

Снижение при длительном интенсивном осушении количества типов леса, выделяемых по одинаковой методике, более чем в 3 раза свидетельствует о снижении бета ( $\beta$ )-разнообразия. Интенсивное осушение приводит к исчезновению из состава биогеоценозов видов, фитоценотический ареал которых связан с заболоченными лесами и болотами. Интенсивное осушение на больших территориях приводит к снижению флористического разнообразия ландшафта, однако в настоящее время в РФ наблюдается обратный процесс выхода из строя гидролесомелиоративных систем и вторичное заболачивание.

**6.5. Лесоводственная эффективность осушения.** Для оценки лесоводственного эффекта лесосушения определены бонитеты лесорастительных условий до и после осушения по типам леса и рассчитана средняя высота 70-летних древостоев: а) до осушения и б) соответствующая новым условиям местопроизрастания. Для расчета запасов древесины использованы регрессионные уравнения связи между средней высотой и запасом древесины. Лесоводственная эффективность лесосушения тем выше, чем выше потенциальная производительность местообитаний, формирующихся после осушения, при условии, что она достоверно выше производительности исходных типов леса или болота (до осушения). Типы леса и типы болот объединены в 4 группы лесоводственной эффективности осушения.

Леса и вырубки на осушенных торфах характеризуются существенными экологическими, в первую очередь, динамическими особенностями. В частности, они иначе, чем их аналоги на минеральных почвах, реагируют на пожары. В лесах на осушенных торфяниках в ходе пожаров выгорает верхний осушенный

слой торфа, что сопровождается гибелью древостоев и последующим вторичным заболачиванием.

С лесоводственной точки зрения леса на осушенных торфяниках являются особыми объектами, т.к., во-первых, необходимо поддерживать в рабочем исправном состоянии осушительные сети, проводить их ремонт и реконструкцию. Во-вторых, они имеют совершенно иные свойства грунтов, чем их аналоги на минеральных почвах, с точки зрения проходимости техники. В-третьих, осушенные торфяники имеют совершенно иной класс пожарной опасности, по сравнению с вырубками и лесами на минеральных почвах.

Поэтому в настоящее время признается практическая целесообразность выделения особых типов леса и типов вырубок на осушенных торфах. Такие типы выделены нами для Ленинградской, Нижегородской, Пермской и Калининградской областей и Республики Беларусь.

### **ВЫВОДЫ**

1. Для территории Европейской России установлены и проанализированы динамические ряды сукцессионных смен таежной растительности, идущих под влиянием основных антропогенных факторов (пожары, сплошные рубки, гидролесомелиорация).

2. Проанализированы характер и скорость изменения состава, структуры и продуктивности таежных биогеоценозов в сукцессионных рядах, в зависимости от подзоны, типа земель и типа лесорастительных условий. Характер сукцессионных процессов подчинён природной зональности, скорость сукцессий возрастает при движении с севера на юг.

3. Анализ изменения показателей биотопов в сукцессионных рядах показал, что пожары вызывают существенное обеднение почв органикой и минеральным азотом на сильно дренированных местообитаниях, что при повторяющихся и интенсивных пожарах способствует длительному существованию на таких местообитаниях сосняков лишайниковых. В ходе восстановительной сукцессии после пожаров на сильно дренированных местообитаниях происходит увеличение почвенного богатства и становится теоретически возможной смена лишайников лесными мхами-мезофитами. Таким образом, принципиально подтверждается гипотеза А. Я. Гордягина.

4. Сосняки лишайниковые являются импульсно стабильными экосистемами, поддерживаемыми периодически повторяющимися пожарами. Установлен «сеткообразный» характер смен, идущих под влиянием пожаров на дренированных песках. «Сеткообразный» характер сукцессий вызван пирогенной дивергенцией экосистем, обусловленной различной интенсивностью пожаров, и последующей сходимостью сукцессионных рядов к климаксовому тёмнохвойному лесу с покровом из мхов-мезофитов. Сукцессия, идущая по направлению к заключительной стадии, часто прерывается очередным пожаром. Это обуславливает редкость тёмнохвойных лесов на песчаных почвах.

5. На первых этапах восстановительной динамики под влиянием рубок увеличивается поступление в почву осадков и вынос азота за пределы корнеобитае-

мого слоя. Это приводит к бóльшему снижению почвенного богатства после рубок лесов черничного типа на песках, чем на суглинках. По мере смыкания полога молодняка происходит возврат почвенных показателей к характеристикам, близким к таковым исходной экосистемы. Уровень почвенного богатства в березняках и осинниках на месте ельников кисличных и черничных на суглинках выше, чем в исходных еловых лесах. Однако эти различия невелики и не выходят за рамки исходного типа лесорастительных условий. Таким образом, гипотеза А. А. Ниценко («правило сдвига») подтверждается лишь частично.

6. Под влиянием интенсивного осушения болот и заболоченных лесов происходит выравнивание водного режима осушенных местообитаний, и различия биогеоценозов, формирующихся после осушения, обусловлены различиями в трофности экотопов. Осушение сопровождается включением обратных связей эндогенного характера, приводящих к увеличению почвенного богатства и продуктивности древостоев.

7. Существенное влияние на характер смен растительности после пожаров и рубок оказывает гранулометрический состав почвообразующих пород, что позволяет говорить о наличии конвергирующих типов леса сходного флористического состава и физиономии на песках (супесях) и на суглинках. Местообитания на дренированных песках, суглинках и осушенных торфах, традиционно считавшиеся биологически равноценными, являются таковыми только на заключительной стадии сукцессии.

8. Анализ изменения показателей биологического разнообразия растительных сообществ на лесных землях в ходе восстановительной динамики показал увеличение видовой насыщенности на ранних стадиях сукцессии, за счёт внедрения пионерных видов. Второй максимум видовой насыщенности наблюдается на стадии смены производных лиственных лесов темнохвойными лесами.

9. Под влиянием осушения среднее количество видов растений в биогеоценозе может как увеличиваться, так и уменьшаться. Видовой состав наиболее сильно изменяется при осушении мезотрофных, сильно обводнённых лесных болот. Интенсивное осушение теоретически может приводить к исчезновению из состава биогеоценозов видов, фитоценотический ареал которых связан с заболоченными лесами и болотами, и, таким образом, к снижению флористического разнообразия ландшафта, однако в настоящее время в РФ наблюдается обратный процесс вторичного заболачивания.

10. Математическая модель динамики разнообразия растительности северо-ротаежных заповедников под влиянием пожаров показала, что при полном исключении пожаров флористическое и ценотическое разнообразие снижается. Оно также снижается при значительном увеличении частоты пожаров и достигает максимальных значений при современном пожарном режиме, установленном для заповедников.

11. Выявленные закономерности характера и скорости сукцессий под влиянием основных антропогенных факторов, наряду со сведениями о составе, продуктивности, почвах лесов и вырубках, положены в основу разработки динамиче-

ской классификации таежной растительности европейской России. Динамический подход в то же время нацелен на выявление наиболее консервативных признаков местообитания (степени дренажа, гранулометрического состава почвообразующей породы, режима поёмности, характера органических горизонтов почвы) и экологически значимых видов-доминантов и видов-индикаторов условий среды, сохраняющих свое значение в ходе восстановительных и возрастных смен после рубок. Разрабатываемый динамический подход адекватно отражает закономерности количественного состава и продуктивности таежных фитоценозов, их положение в сукцессионных рядах и их возможные изменения под влиянием антропогенных факторов.

12. Развиваемый нами подход к классификации растительности обладает целым рядом преимуществ, по сравнению с эколого-флористическим и эколого-фитоценоотическим подходами. Он позволяет разделять конвергирующие биогеоценозы, сходные по флористическому составу и видам-доминантам, но отличающиеся по своим динамическим потенциям, и в должной мере учитывает потенциальный уровень продуктивности биогеоценозов. Установлены динамические границы между конвергирующими типами леса на песках и суглинках, осушенных и неосушенных торфах. Производные леса и вырубки, возникающие в разных типах лесорастительных условий, могут конвергировать, благодаря одинаковым доминантам живого напочвенного покрова. Но, поскольку установлено, что в ходе восстановительных смен они стремятся к различным типам условно-коренных лесов, то их следует относить к разным синтаксонам. Для этого используются виды-индикаторы и почвенные диагностические признаки.

13. Леса на осушенных торфах, близкие по составу живого напочвенного покрова к своим аналогам на минеральных почвах, существенно отличаются по своим динамическим особенностям и должны рассматриваться как особые типы леса.

14. Разработанная биогеоценоотическая классификация таежной растительности ряда регионов Европейской России и Западной Сибири может быть положена в основу создания единой национальной динамической лесной типологии, предназначенной для проектирования лесохозяйственных мероприятий, разработки проектов оценки воздействия на окружающую среду, организации мониторинга лесных экосистем и их охраны.

## **Список основных работ, опубликованных по теме диссертации**

### **Монографии**

Растительность, флора и почвы Верхне-Тазовского государственного заповедника / Под ред. **В. Ю. Нешатаева** // **В. Ю. Нешатаев**, **А. Ф. Потокин**, **И. Ф. Томаева** и др. – СПб: Гос. природный заповедник «Верхне-Тазовский», 2002. – 164 с.

Федорчук В. Н., **Нешатаев В. Ю.**, Кузнецова М. Л. Лесные экосистемы северо-западных районов России. Типология, динамика, хозяйственные особенности. – СПб: Изд-во СПбЛТА, 2005. – 382 с.

**Статьи в рецензируемых в изданиях, рекомендованных ВАК РФ для защиты докторских диссертаций**

**Нешатаев В.Ю.** Некоторые ассоциации заболоченных сосняков Ленинградской области. // Ботанический журнал. – 1985. Т. 70. – № 10. – С. 1362–1373.

**Нешатаев В.Ю.** Изменение растительности травяно-сфагновых сосняков под влиянием осушения // Ботанический журнал. – 1986. – Т. 71. – № 4. – С. 429–440.

**Нешатаев В.Ю.**, Коновалова И.В. Влияние осушения на растительность сфагновых сосняков на верховых торфах. // Вестник Ленинградского университета. – 1986. – Сер. 3. – Вып. 4. – С. 29–34.

**Нешатаев В.Ю.** Травяно-кустарниковые лиственничники и лиственничные редколесья Восточной Камчатки // Ботанический журнал. – 1987. – Т. 72. – № 5. – С. 669–678.

**Neshatayev V. Yu.** Vegetation mapping and forest succession after fires in the Lapland State Reserve at the Kola Peninsula // Phytocoenosis. – 1991. – Vol. 3. Supplementum Cartographiae geobotanicae. – № 2. – P. 361–364.

**Нешатаев В.Ю.** Модель динамики разнообразия растительности Верхне-Тазовского заповедника под влиянием лесных пожаров. // Вестник Томского университета. – 2002. – № 2. – С. 177–182.

**Нешатаев В.Ю.**, Добровольский А.А., Антонов О.И., Степаненко С.М. Математическое моделирование развития искусственных насаждений ели, выращиваемых с целью получения высококачественной древесины. Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии – 2014. – Вып. 209. – С. 31–40.

Нешатаева В. Ю., **Нешатаев В. Ю.** Синтаксономическое разнообразие сосновых лесов Лапландского заповедника // Ботанический журнал. – 2002. – Т. 87. – № 1. – С. 99–106.

Нешатаев М. В., **Нешатаев В. Ю.** Комбинированный метод картографирования растительности (на примере Лапландского заповедника) // Известия Санкт-Петербургского Лесотехнической академии. 2012. – Вып. 201. – С. 29–40.

Нешатаев М. В., **Нешатаев В. Ю.** Картографирование растительности для кадастровой оценки земель особо охраняемых природных территорий (на примере Лапландского заповедника) // Известия Самарского научного центра РАН. – 2012. – Т. 14. – № 1. – С. 1630–1633.

Весёлкин Д. В., **Нешатаев В. Ю.** Изменение обилия древесных растений, по-разному взаимодействующих с микоризными грибами, в ходе восстановительных сукцессий после рубок в Северо-Западных Районах России // Известия



Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2014. – Вып. 206. – С. 15–28.

Бажан Н.В., Егоров А.А., **Нешатаев В. Ю.** Растительные ресурсы Лисинского учебно-опытного лесхоза // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2001. – Вып. 9 (176). – С. 27–31.

Drobyshev, I., Dobrovolski, A., **Neshatayev V.** Tree mortality in a mixed deciduous forest in Northwestern Russia over 22 years // Ann. For. Sci. – 2009. – Vol. 66. – P. 411. – DOI: 10.1051/forest/2009018.[http://elibrary.ru/\\_items.asp?keywordid=2429](http://elibrary.ru/_items.asp?keywordid=2429)

Абдурахманова З. И., **Нешатаев В. Ю.**, Нешатаева В. Ю. Лесорастительные условия сосняков Дагестана // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2015. – Вып. 210. – С. 6–24.

Нешатаева В.Ю., Вяткина М.П., **Нешатаев В. Ю.** Лиственничные леса и редколесья из *Larix cajanderi* (Pinaceae) Центральной Камчатки // Ботанический журнал. – 2009. – Т. 94. – № 4. – С. 492–521.

Нешатаева В.Ю., Кораблев А.П., **Нешатаев В. Ю.** Каменноберезовые леса юга Корякского нагорья (Камчатский край) // Ботанический журнал. – 2016. Т. 101. № 12. – С. 1410–1429.

Мусин Х.Г., Магдеев Н.Г., Добровольский А.А., **Нешатаев В. Ю.** Оценка экономической эффективности мероприятий по воспроизводству и использованию лесов // Известия Санкт-Петербургской Лесотехнической академии. – 2013. – Вып. 202. – С. 203–213.

Мальшева Н.В., Николаев П.М., Рейман А.Л., **Нешатаев В.Ю.** История создания и современное состояние Сестрорецкого парка «Дубки» (на основе лишеноиндикации, фитопатологического и фитоценотического анализов) // Вестник Санкт-Петербургского университета. – 1995. – Сер. 3. – № 2. – С. 46–51.

### Разделы в коллективных монографиях

**Нешатаев В. Ю.** Лиственничники и лиственничные редколесья // Растительность Кроноцкого государственного заповедника (Восточная Камчатка). Труды Ботанического ин-та им. В.Л. Комарова РАН. 1994. – Вып. 16. – С. 19–39.

Нешатаев Ю.Н., **Нешатаев В.Ю.**, Нешатаева В.Ю. Принципы и методы классификации растительности Кроноцкого заповедника // Растительность Кроноцкого государственного заповедника (Восточная Камчатка). Труды Ботанического ин-та им. В.Л. Комарова РАН. 1994. – Вып. 16. – С. 7–12.

Нешатаева В.Ю., Ставрова Н.И., **Нешатаев В.Ю.** Принципы и методы классификации лесных сообществ // Методы изучения лесных сообществ / под ред. В. Т. Ярмишко, И. В. Лянгузовой. СПб, БИН РАН, 2002. С. 9–24.

Нешатаева В.Ю., **Нешатаев В.Ю.** Растительность Полярного Урала в верхнем течении р. Сось // Проблемы экологии растительных сообществ Севера / под ред. В. Т. Ярмишко. СПб: ООО «ВВМ», 2005. С. С. 303–341.

**Нешатаев В. Ю.**, Добрыш А. А., Нешатаев М. В., Пестеров А. О. Послепожарная динамика лесной растительности Лапландского заповедника и её картографирование // Хвойные леса северных широт – от исследования к экологически ответственному лесному хозяйству / Х. Кауханнен, **В. Нешатаев**, Э. Хухта, М. Вуолио – ред. – Хельсинки: METLA, 2009. – С. 70–86.

### Учебные пособия

**Нешатаев В. Ю.**, Егоров А. А. Разнообразие растительного покрова и его мониторинг. Учебное пособие. СПб, Изд. СПбГЛТА, 2005. 68 с.

Андерссон Л., Алексеева Н.М., Мариев А.Н., Кутепов Д.Ж., **Нешатаев В.Ю.** Выявление и обследование биологически ценных лесов (БЦЛ) Т.1. Учебное пособие по применению метода / Андерссон Л., Алексеева Н.М. – ред. – СПб: СПбГУ, 2007. – 170 с.

Андерссон Л., Алексеева Н.М., Кольцов Д.Б., Куксина Н.В., Кутепов Д.Ж., Мариев А.Н., **Нешатаев В.Ю.** Выявление и обследование биологически ценных лесов на Северо-Западе Европейской части России. Учебное пособие. Т.1. Методика выявления и картографирования / Андерссон Л., Алексеева Н.М., Кузнецова Е.С. – ред. – СПб: СПбГУ, 2009. – 238 с.

### Публикации в ежегодниках, других периодических изданиях и сборниках

**Нешатаев В. Ю.** Крупномасштабное картирование лесных резерватов на примере заказника Ракитинский (Ленинградская обл.) // Геоботаническое картографирование 1987. – Л.: Наука, 1987. – С. 39–50.

**Нешатаев В.Ю.**, Федорчук В.Н. Типы осушенных лесов и их происхождение // Динамическая типология леса. – М.: Агропромиздат, 1989. – С. 178–192.

**Нешатаев В. Ю.** Заказник «Ракитинский» // Очерки растительности особо охраняемых природных территорий Ленинградской области. – Труды Ботанического ин-та им. В.Л. Комарова РАН. – 1992. – Вып. 5. – С. 173–177.

**Нешатаев В. Ю.** Геоботаническая информационно-статистическая система ЕСОРНУТО // Организация научных исследований в заповедниках и национальных парках. – М.: Всемирный фонд дикой природы. 1999. – С. 208–223.

**Нешатаев В.Ю.** Проект Всероссийского кодекса фитоценологической номенклатуры. // Растительность России. – 2001. – № 1. – С. 62–70.

**Нешатаев В. Ю.** Динамический подход к классификации лесной растительности // Актуальные проблемы геоботаники. III Всероссийская школа-конференция. Лекции. – Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. – Т.1. – С. 270–280.

**Нешатаев В. Ю.** Лесная типология в России: история и современные проблемы // Лесная типология: современные методы выделения типов леса, классификация и районирование лесной растительности. – Минск: Колорград, 2016. – С. 13–27.

**Нешатаев В. Ю.**, Копцева Е. М., Нацваладзе Н. Ю., Стурлис И. Ю., Нешатаев М. В. Первые итоги изучения растительности заповедника «Пасвик» // Летопись природы заповедника «Пасвик»: сборник научных трудов. 2007. Т. 14. / отв. редактор Н. В. Поликарпова. – Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН, 2011. – С. 45–85.

Кузьмина Е. О., **Нешатаев В. Ю.**, Коваленко Б. Б. Заказник «Болото Озерное» // Очерки растительности особо охраняемых природных территорий Ленинградской области / Тр. Ботанического ин-та им. В.Л. Комарова РАН. – 1992. – Вып. 5. – С. 53–57.

**Neshatayev, V. Yu.**, Neshatayeva, V. Yu. Forest vegetation of Ponoï river valley (the unpolluted area) // Kozlov, M. V. Haukioja, E., Yarmishko, V. T. (eds). Aerial pollution in Kola Peninsula. – Apatity, 1993a. – P. 346–360.

**Neshatayev, V. Yu.**, Neshatayeva, V. Yu. Birch forests of the Lapland State Reserve // Kozlov, M. V. & Haukioja, E & Yarmishko, V. T. (eds). Aerial pollution in Kola Peninsula. – Apatity, 1993b. – P. 328–338.

**Neshatayev, V. Yu.** Neshatayeva, V. Yu. The diversity of pine forests in the Lapland State Reserve, the Kola Peninsula // Arctic Centre publications. – 1995. – Vol. 7. – P. 386–396.

Нешатаева В. Ю., **Нешатаев В. Ю.** Принципы организации и ведения мониторинга растительного покрова на особо охраняемых природных территориях (на примере Южно-Камчатского федерального заказника) // Организация научных исследований в заповедниках и национальных парках. – М.: Всемирный фонд дикой природы. 1999. – С. 86–95.

Кукуричкин Г. М., **Нешатаев В. Ю.** Очерк водораздельных лесов природного парка «Сибирские Увалы» // Экологические исследования восточной части Сибирских Увалов: Сборник научных трудов природного парка «Сибирские Увалы» Вып. 3. / Отв. ред. Е. С. Овечкина. Нижневартовск: «Приобье», 2004. – С. 14–43.

**Nešatajev V.** Metsien palonjärkehtys Lapin luonnonsuojelualueella // Kauhanen H. et al. (eds.). Pohjoiset havumetsät – tutkimustuloksia ekologiseen matsänhoitoon. – Helsinki: METLA, 2008. – P.56–61.

**Neshatayev V.** Forest and Mire Vegetation on the Maps of two Nature Reserves: Comparison of European and Western Siberian Northern Taiga Regions // Circumboreal Vegetation Mapping / Talbot, S., Charron, T., Barry, T. (eds.). CAFF Technical Report. – 2010. – № 21. – P. 113–121.

### **Карта**

Лапландский государственный природный биосферный заповедник. Восточная часть. Растительный покров: карта / **В. Ю. Нешатаев**, А. А. Добрыш, Н. Ю. Нацваладзе, С. С. Холод, Т. К. Юрковская // Карта масштаба 1:50 000. Под ред. **В. Ю. Нешатаева**. – ТАСИС, ЕЭС, 2008. – 2 листа

## Материалы конференций

**Нешатаев В.Ю.** Концепция типологической классификации биогеоценозов осушенных местообитаний таежной зоны европейской России. // Эколого-биологическое обоснование гидролесомелиорации и реконструкции лесоосушительных систем. Информ. матер. к совещанию. Петрозаводск, 3–6 июня, 1996 г. –Петрозаводск: Ин-т леса КНЦ РАН, 1996. – С. 7 – 9.

**Нешатаев В.Ю.** Трансформация почв под влиянием гидролесомелиорации / Экологические функции лесных почв в естественных и антропогенно нарушенных ландшафтах // Матер. междунар. научн. конф. (Петрозаводск, 6-10 сентября 2005 г.) / Ин-т леса КНЦ РАН, Докучаевское об-во почвоведов РАН. – Петрозаводск, 2005. – С .274 – 275.

**Нешатаев В.Ю.** Динамика живого напочвенного покрова и естественного возобновления древесных пород на вырубках черничной группы типов леса в Ленинградской области // Матер. междунар. конф. «Современные проблемы лесного хозяйства и лесоустройства», посвящённой памяти Морозова Г. Ф. и Орлова М. М. Новости МЦЛХП, Ноябрь, 2012. – СПб: СПбГЛТУ, 2012. – С. 36 – 37.

**Нешатаев В. Ю.** Лесная типология в России: история и современность // Всеросс. научн. конф. с международным участием «Ботаническая наука в России: история и современность», посвященная 100-летию РБО 1915–2015. СПб, 26–29 апреля 2016 г.– СПб: Изд-во СПбГЭТУ «ЛЭТИ», 2016. – С.101–103.

**Нешатаев В. Ю.,** Федорчук В.Н., Кузнецова М. Л. Особенности учета лесов на осушенных землях при лесоустройстве // Повышение производительности и эффективности использования лесов на осушенных землях: материалы международного совещания (Санкт–Петербург – пос. Лисино–Корпус, 26–28 августа 2008 г.). СПб: Изд-во СПбНИИЛХ, 2008. – С .69 –71.

**Нешатаев В.Ю.,** Штак К.Д. Лесовозобновление и смены в живом напочвенном покрове после сплошных рубок и осушения сосняков багульниково-черничных // Леса России: политика, промышленность, наука, образование / Матер. научно-техн. конф. Т. 2 / Ред. В.М. Гедьо. – СПб: СПбГЛТУ, 2016. – С. 49–51.