

The background of the cover is a photograph of a forest floor. In the foreground, there are several tree stumps covered in moss and lichen, with ferns growing around them. The forest floor is covered in a thick layer of brown, fibrous material, likely decomposing wood or moss. The background shows a dense forest of tall, thin trees, possibly spruce or fir, with green foliage. The lighting is natural, suggesting a sunny day in a forest.

М.В. ГЛАЗОВ

**РОЛЬ ЖИВОТНЫХ
В ЭКОСИСТЕМАХ
ЕЛОВЫХ ЛЕСОВ**

Москва 2004

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ИНСТИТУТ ГЕОГРАФИИ

М.В. ГЛАЗОВ

**РОЛЬ ЖИВОТНЫХ
В ЭКОСИСТЕМАХ ЕЛОВЫХ ЛЕСОВ**

Москва 2004

УДК 574.9 (577.486:363.948)
ББК 28.081

Ответственный редактор:
доктор географических наук, профессор А.А. Тишков

Рецензенты:
доктор географических наук, профессор А.А. Тишков
доктор биологических наук Г.В. Кузнецов

Глазов М.В. Роль животных в экосистемах еловых лесов.
- М.: «ПАСЬВА», 2004. - 240 с.

В монографии анализируется проблема функционирования еловых лесов и гетеротрофных организмов как составной части этих лесных экосистем. На основе многолетних стационарных исследований в еловых лесах Валдайского национального парка определена структура органического вещества и населения гетеротрофных организмов, показана роль отдельных функциональных групп животных (фитофагов, сапрофагов) в формировании первичной продукции, естественном возобновлении и процессах деструкции. Раскрыты механизмы биотической саморегуляции и взаимодействия между отдельными компонентами экосистем еловых лесов в сезонном и многолетнем цикле их жизни.

Для географов, экологов, биологов, специалистов лесного хозяйства.
Табл. 50. Ил. 23. Библиогр. 353.

Chief editor:
Doctor of geographical science, professor A.A. Tishkov
Reviewers:
Doctor of geographical science, professor A.A. Tishkov
Doctor of biological science G. V. Kuznetsov

Glazov M. V. The roles of animals in the spruce forest ecosystems.
- M.: Pasva, 2004. - 240 p.

Problems of spruce forests functioning and heterotrophs role as an important component of those ecosystems is analysed in this book. Organic structure and heterotrophs population was determined on the base of long-standing steady-state studies in the spruce forests of Valday National Park. Role of some functional groups of animals (phytophages and saprophages) in the primary production, natural restoration and destruction was shown. Mechanisms of biotic self-control and correlation between different components in spruce forests ecosystems in the seasonal and long-term cycle were investigated.

The book are of interest for scientific workers - geographers, biologists, ecologists and pedologists and workers dealing with forestry and nature conservation, as well as experts in field of control on environmental condition (monitoring).

Tabl. 50. Pict. 23. Ref. 353.

ISBN 5-94429-014-5

© Глазов М.В., 2004
© ООО НПЭЦ «ПАСЬВА», 2004

Вместо предисловия. О книге, завершающей первый этап синтеза результатов многолетних исследований на Валдайском стационаре Института географии РАН и ее авторе.

Основой для формирования новых направлений в биогеографии — *географии средообразующей роли животных и географии экосистем* стали фундаментальные исследования, развиваемые в лаборатории биогеографии Института географии РАН после ее организации в 1945 г. А.Н. Формозовым, а позднее его коллегами и учениками — С.В. Кириковым, А.А. Насимовичем, Ю.А. Исаковым, К.С. Ходашовой, Л.Г. Динесманом, Р.П. Зиминной, Р.И. Злотиным, Д.В. Панфиловым, А.А. Тишковым и автором этой книги — М.В. Глазовым.

Началось все с работ А.Н. Формозова, посвященных воздействию позвоночных животных на среду их обитания. Можно даже более точно отметить, что первые и важные для становления этих новых направлений биогеографии положения были сформулированы А.Н. Формозовым в его статьях «Об особенностях ареалов русских сонь и бурундука» (1928), «Озерная лесостепь и степь Западной Сибири как область массового обитания водяных птиц (эколого-географический очерк)» (1934); «Колебания численности промысловых животных» (1935), «Основные черты деятельности грызунов на пастбищах» (1935), а также в книге «Снежный покров как фактор среды и его значение в жизни млекопитающих и птиц СССР» (1946) и др.

Суть новизны этих исследований в привнесении в традиционную биогеографию экологических аспектов, попытка рассмотреть географические закономерности средообразующей роли животных, предложить сравнительно-географический анализ экологических форм животных, их адаптаций к условиям среды, взаимодействий с растительностью и почвой. В итоге, советская, а затем и российская биогеография, бывшая на протяжении многих лет наиболее «экологизированной» в мире, легко восприняла «концепцию экосистемы» А. Тенсли (1935), став лидером по некоторым направлениям нашей науки — например, по «зимней экологии», изучению роли животных в биологическом круговороте зональных экосистем и пр.

Несомненно, работы по географии средообразующей роли животных и географии экосистем, развиваемые в лаборатории биогеографии ИГРАН уже под руководством Ю.А. Исакова (Злотин и др., 1989) и реализуемые в южной тайге на ее Валдайском стационаре (Новгородская область, 1973 — настоящее время), в лесостепи Курской области (1963–99),

в пустынях Средней Азии (1976-90) и в горах Кавказа (1959-95), можно считать пионерными. К ним примыкают и исследования С.В. Кирикова по исторической биогеографии, в которых проведен анализ изменения населения млекопитающих и птиц и среды их обитания в последнее тысячелетие.

Помимо монографий и статей самого А.Н. Формозова (см., например, изданную после его смерти книгу «Звери, птицы и их взаимосвязи со средой обитания», 1976 и др.) среди изданий, в которых заложены концептуальные основы новых направлений, следует отметить монографию Р.И. Злотина и К. С. Ходашовой «Роль животных в биологическом круговороте лесостепных экосистем» (1974), которая сыграла большую роль в понимании средообразующей деятельности животных разных функциональных групп в биологическом круговороте природных экосистем, характере их воздействия на процессы функционирования сообществ. Это направление исследований сотрудников лаборатории биогеографии нашло свое отражение и в ряде коллективных работ, которые были опубликованы в 1970-90-х гг., в т.ч. в сборниках «Средообразующая деятельность животных» (1970), «Организация экосистем ельников южной тайги» (1979), «Современные проблемы географии экосистем» (1984; Тишков, 1985а), «Структура и функционирование экосистем южной тайги» (1986), «Динамика экосистем центральной лесостепи» (1986) и др. Достойное место среди этих работ занимали исследования на Валдайском стационаре в Новгородской области, ставшим на долгие годы опорным «таежным» звеном сравнительно-географического анализа средообразующей роли животных в зональных экосистемах.

Валдайский стационар — это детище М.В. Глазова. К началу организации здесь комплексных исследований в 1973 г. он уже прошел большую школу полевых исследований в составе экспедиций под руководством В.В. Бианки, В.М. Галушина, В.В. Кучерука, Б.Е. Карулина, Л.А. Гибет и А.В. Рюмина, сам организовал стационарные исследования в дубравах Белгородской области (1969-71 гг.) и зарекомендовал себя отличным натуралистом и разносторонним исследователем. Вполне естественным было перенять для работы на Валдае те подходы и методы, которые использовались уже на Курском стационаре Института географии РАН в Центрально-черноземном заповеднике, где в это время работал коллектив под руководством К.С. Ходашовой и Р.И. Злотина. Однако было решено, наряду с обеспечением получения сопоставимых данных для сравнительной оценки средообразующей роли животных, пойти дальше, а именно, привнести «динамический аспект» в исследования, заложить серию пробных площадей, отражающих многообразие еловых лесов, и наладить конструктивное сотрудничество со всеми научными коллективами, работающими здесь, с целью осуществления реальной комплексности исследований. Все это удалось сделать сразу, что позволило

сравнительно быстро начать полевые работы, укрепить стационар и организовать систематические наблюдения, *центральным звеном которых стало изучение роли гетеротрофных организмов в функционировании и динамике еловых лесов.*

Работы на стационаре не копировали «Программу и методы биоэкологических исследований» (1966, 1974). Скорее, они дополняли ее, выбирая те направления, по которым ранее практически ничего не было сделано. Так, детальнейшим образом была проведена строго дифференцированная *оценка воздействия фитофагов на вегетативные и генеративные органы ели.* При этом нами были разработаны совершенно новые подходы и методы, проведены измерения тысяч хвоинок, побегов, ветвей разного уровня и разной экспозиции. Проведены прямые замеры потерь фитомассы от воздействия хвоегрызущих и хвоесосущих насекомых. Впервые в отечественной полевой экологии были проведены и *эксперименты по оценке эффекта реакции деревьев ели на искусственное изъятие фитомассы.* Оригинальными методами проводились *учеты беспозвоночных в кронах ели и в почвах,* оценки сезонных потерь органического вещества подстилки в условиях изоляции от воздействия мезофауны и пр. По сути дела, результаты изучения *воздействия животных на репродуктивный цикл ели* оказались новыми для науки: удалось проследить характер зоогенных потерь и средообразующую деятельность животных-фитофагов на всех его стадиях — от закладки генеративных почек, до созревания семян в шишках, их опадания на землю, сбора птицами и грызунами, формирования всходов и их отмирания в первые годы жизни. И таких «семенных лет» за период деятельности стационара было пять.

Все это позволило получить столь интересные и важные для понимания роли животных в жизни тайги результаты, что они изменили представление о тайге как о чисто «детритном» типе зональных экосистем. Заслуга М.В. Глазова была здесь не столько организационная, хотя это также немаловажный факт, сколько методологическая и методическая. Он понимал, что мало получить традиционными методами банальный результат, например, провести оценку роли разных групп фитофагов ели в сырые и сухие годы. Необходимо обязательно проследить всю цепочку изменений в экосистеме и оригинальными методами получить новый результат, например, оценить пролонгированное действие засух в ельниках, когда на годы пропадает такой важный компонент экосистемы, как дождевые черви.

Уже через 10 лет после открытия стационара об исследованиях лаборатории биогеографии на Валдае заговорили как о заметном явлении в отечественной экологии, биогеографии и биоэкологии. Ни одно биоэкологическое, биогеографическое и экологическое совещание не проходило без докладов, подготовленных по материалам исследований на стационаре. Публикации М.В. Глазова, а также Н.В. Чернышева и автора этих строк явились важной вехой в понимании тонких

механизмов средообразующей роли животных в хвойных лесах. В некоторой степени признанием этих заслуг стало проведение на базе Валдайского стационара Всесоюзного совещания «Растительные животные в биогеоценозах суши», организованного Научным советом АН СССР по проблемам биогеоценологии (Тишков, 1985б).

К началу 1990-х гг. школу стационара прошли уже несколько десятков специалистов, которые распространяли идеи комплексного изучения средообразующей роли животных в лесных экосистемах, владели методологией исследований и, главное, не забывали, что они прежде всего, натуралисты: наука ждет от них не формального счета и анализа, а результатов наблюдений за природой, выявления закономерностей, объяснения причин и механизмов взаимодействия организмов. Именно этому их учили на Валдайском стационаре.

Настоящая книга М.В. Глазова, будем надеяться, завершает только первый этап синтеза результатов стационарных исследований на Валдае, уже 30 лет проводимых лабораторией биогеографии Института географии РАН. Очень правильно, что она сосредоточена на конкретной проблеме — роли животных в биологическом круговороте еловых лесов. Этого звена до сих пор не хватало для того, чтобы представить полную картину функционирования этих экосистем. В условиях южной тайги Валдая еловые леса отличаются исключительно высокой продуктивностью, определяемой природными факторами — богатой мореной и большим количеством осадков. Автор последовательно рассматривает особенности формирования фитомассы и первичной продукции, далее — биомассы позвоночных и беспозвоночных животных, а затем — воздействие животных на первичную продукцию и их непосредственное участие в биологическом круговороте ельников Валдая. Вывод о том, что в пределах одного типа экосистемы в одном биогеографическом регионе роль животных в функционировании экосистемы может меняться коренным образом, сам по себе уникален и требует историко-биогеографической интерпретации. Например, в ельниках с участием неморальных травянистых растений деструкционные процессы, осуществляемые грибами, мезо- и микрофауной, идут в 2-2,5 раза интенсивнее, чем в ельниках зеленомошных. А данные о высоком уровне биомассы деструкторов (грибов, микроорганизмов, микро- и мезофауны) в таежных почвах, полученные М.В. Глазовым, свидетельствуют об интенсивности этой ветви биологического круговорота, стимулирование которой идет и от другой его «ветви», организованной фитофагами. Фитофаги, в свою очередь, принимают наиболее активное участие в потреблении первичной продукции еловых лесов в урожайные на семена годы, когда наблюдается высокая активность потребителей хвои и генеративных органов ели. Особенно полно фитофаги изымают семена ели, поскольку зоогенные потери могут составлять до 100%

от их продукции. В меньшей степени фитофаги используют продукцию хвои, поскольку взрослые деревья выдерживают только до 20–30% её потерь. Полученные автором показатели *приближают южнотаежные ельники к «выпасаемому» типу экосистем, что говорит об общих закономерностях взаимодействия между растительными животными и растительностью, которые проявляются в разных типах зональных сообществ.* И это тоже один из интересных выводов полученных М.В. Глазовым в результате многолетних исследований на Валдае.

Каждый, кто ознакомится более детально с содержанием книги, найдет для себя что-то особенно интересное, останавливающее внимание исследователя. Книга получилась не узкоспециализированной, скорее, наоборот, широкой, комплексной и дающей разностороннюю информацию. Она заполняет некоторый дефицит подобных книг, ощущаемый в последнее десятилетие, когда резко сократились стационарные биогеоценотические и экологические исследования. Конечно, повторение в наше время всего многообразия наблюдений, результаты которых легли в основу книги, было бы научным подвигом. Но, может быть, все и не стоит повторять: многие выявленные закономерности еще послужат для широкой экстраполяции результатов на географически сравнительно большую территорию хвойно-широколиственных и южнотаежных лесов. Они могут быть применимы к экосистемам еловых лесов, имеющих широкое распространение в других таёжных подзонах. В то же время, есть необходимость в отдельных реинвентаризационных работах на старых пробных площадях, повторение экспериментов и полевых замеров для уточнения структуры, механизмов функционирования и динамики экосистем еловых лесов Валдая. Причем уже с 1990 г. здесь преобладает режим национального парка, который позволяет в значительной мере исключить хозяйственное вмешательство в развитие экосистем. Несомненно, любые сравнения во времени в отношении участия животных в биологическом круговороте ельников дадут новые оригинальные результаты.

Книга М.В. Глазова долгожданная. Ее содержание не могло устареть по определению, т.к. до нее любой, даже очень пытливым исследователем был знаком лишь с отдельными, пусть и детальными, но все же частными, публикациями автора. Теперь появилась возможность получить добротное обобщение, вносящее существенный вклад в развитие отечественной экологии, биогеографии и биогеоценологии. Будем надеяться, что за этим последует и продолжение.

Профессор, д.г.н.
А.А. Тишков

*30-летию работ
Лаборатории биогеографии
на Валдае посвящается*

Одна из основных проблем современной биогеографии заключается в разработке теории возникновения и распространения природных экосистем, а также в исследовании закономерностей их функционирования. Изучение структурно-функциональной организации экосистем необходимо для развития теории управления природными ресурсами, популяциями и отдельными сообществами.

Перспективным направлением исследования организации экосистем служит изучение внутренних механизмов взаимодействия между их компонентами. Это направление получило свое развитие в Лаборатории биогеографии Института географии РАН, где в начале 70-х годов прошлого века проводились работы по изучению географии экосистем (Герасимов, Исаков, Панфилов, 1972; Современные проблемы..., 1984). В то время в нашей стране и за рубежом получили широкое развитие исследования продуктивности природных экосистем, что было связано с подведением итогов Международной биологической программы (МБП). В рамках программы одним из приоритетов было изучение роли гетеротрофных организмов в биологическом круговороте, а также оценка значения деятельности животных в потреблении первичной продукции и переносе энергии по пищевым цепям в разных природных зонах. За период реализации МБП было проведено большое число работ по полевому определению первичной и вторичной продукции природных экосистем и выявлены многие закономерности их функционирования. (Базилевич, Родин, 1971; Манакон, 1972; Дубравы лесостепи..., 1973; Поздняков, 1975; Ресурсы биосферы, 1975; Утехин, 1977; Базилевич, Титлянова, 1978; Титлянова, Тихомирова, Шатохина, 1982; Базилевич, Гребенщиков, Тишков, 1986; Wittaker, Likens, 1969; Productivity of forest..., 1971; Matador project..., 1973, 1974; Kira, 1975; Sims, Singh, 1978; Perspectives in grasslands..., 1979; Grasslands systems..., 1980 и др.). Конечной задачей исследований МБП вторичной

продуктивности считалось определение утилизации животными годовичного прироста фитомассы (Petrušewicz, Macfadyen, 1970).

Проведение этих исследований показало, что участие животных в биологическом круговороте экосистем до сих пор остается одним из мало исследованных процессов, поскольку не ограничивается оценкой масштабов переноса вещества и энергии по трофическим цепям. Благодаря сложной системе связей в экосистемах и большому систематическому и функциональному разнообразию, гетеротрофные организмы принимают участие во многих процессах функционирования, оказывая прямое и косвенное воздействие на все этапы биологического круговорота. Результаты исследований отечественных и зарубежных авторов показали, что значение гетеротрофных организмов в процессах функционирования не пропорционально величине их биомассы (Рафес, 1968; Уатт, 1971; Петрушевич, Гродзинский, 1973; Злотин, Ходашева, 1974; Абатуров, 1976, 1979; Владышевский, 1980; Спурр, Барнес, 1984). Часто регуляторные функции этих организмов и их средообразующая роль в экосистемах имеют большее значение для функционирования сообществ по сравнению с их прямым участием в потреблении продукции (Докучаев, 1883; Формозов, 1929; Формозов, Воронов, 1935; Абатуров, 1973, 1979; Злотин, Ходашева, 1974; Глазов, 1986; Brown, Schuster, 1969; Wittaker R., 1975; Wittaker J., 1979; и др.). Вместе с тем, изучение этих функций гетеротрофных организмов — наиболее сложная задача, которая требует комплексного подхода к ее решению.

Большая часть исследований, касающихся роли различных групп гетеротрофов в переносе вещества и энергии по трофическим цепям, проводилась в безлесных экосистемах — тундрах, степях и пустынях (Злотин, Ходашева, 1974; Абатуров, 1976, 1979; Wiegert R.T., Evans F.C., 1967; Schultz, 1969).

Среди лесных экосистем наиболее подробно была изучена средообразующая и функциональная роль отдельных групп гетеротрофов в широколиственных лесах (Рафес, Динесман, Перель, 1964; Рафес, 1968; Злотин, Ходашева, 1974; Дубравы лесостепи..., 1975; Sukachev V., Dylis N., 1964; Duvigneaud, 1971) и некоторых типах тропических лесов (Lemee, 1967).

Значительно меньше сведений о роли животных в процессах функционирования экосистем имелось в отношении бореальных хвойных лесов (Новиков, 1956; Реймерс, 1966; Симкин, 1974; Глазов, 1979, 1986; Глазов, Тишков, Макридин, 1979; Глазов, Чернышев, 1979; Shelford, 1935, 1960).

В рамках развиваемого Лабораторией биогеографии Института географии АН СССР под руководством проф. Ю.А. Исакова направления «География экосистем» мне было предложено организовать стационарные работы по изучению средообразующей деятельности животных в еловых лесах европейской части России. Предполагалось получить сравнительно-географические характеристики участия гетеротрофов в функционировании экосистем, «контрастных» по отношению к уже изученным широколиственным лесам (дубравам) и степям. Это обстоятельство во многом определило задачи наших исследований, которые были направлены на выяснение основных форм участия животных в формировании первичной продукции экосистем еловых лесов и их возобновлении, а также в разложении органических остатков как завершающей стадии малого биологического круговорота.

В те годы (1970-80 гг.) работы Лаборатории биогеографии по этой тематике проводились в Центральной лесостепи на Курском стационаре, в настоящих степях на Деркульском стационаре в Ворошиловградской области и на Кавказе. Здесь были хорошо оборудованные базы, где совместно с целым рядом специалистов из других отделов и лабораторий Института географии проводились комплексные стационарные работы, которые послужили методической базой для дальнейших наших исследований (Герасимов, Грин, Дроздов и др., 1972; Герасимов, Исаков, Панфилов, 1972; Злотин, Ходашева, 1974; Герасимов, Грин, 1976; Утехин, 1977).

В 1972 году сотрудники лаборатории начали выбор места для стационарных исследований в зоне хвойно-широколиственных и южно-таежных лесов. Были обследованы Московская и Тверская области, в том числе Центрально-лесной заповедник, где находился стационар Ботанического института им. В.Л. Комарова АН СССР. После долгих поисков наш выбор остановился на Валдайском районе Новгородской области, где к тому времени еще сохранялись большие массивы не тронутых рубками еловых лесов. Кроме того, на Валдае проводили исследования сотрудники Валдайского филиала Государственного гидрологического института, с которыми быстро установились научные и дружеские контакты. Также в эти годы здесь работали научные коллективы географического (С.В. Головенко, Г.Г. Лазукова, Ю.К. Шуйцев), биолого-почвенного факультета МГУ (Л.А. Гришина, А.С. Владыченский), Института экологии и морфологии животных им. Н.А. Северцова (Д.Г. Крылов, Г.В. Кузнецов), Лаборатории лесоведения

АН СССР (В.В. Смирнов, О.С. Ватковский) и Всесоюзного научно-исследовательского института охраны природы и заповедного дела МСХ (Б.Н. Моисеев).

Стационарные работы Лаборатории биогеографии были организованы в 1973 году на базе Шуйского кордона Валдайского лесничества, и на протяжении 15 лет, до мая 1988 года, здесь проводились комплексные исследования ландшафтов и отдельных экосистем. Первоначально на стационаре велись работы по изучению продуктивности еловых лесов и их структурно-функциональной организации. Затем исследования продолжились в соседних, сопряженных с ельниками природных экосистемах (сосновых и мелколиственных лесах, верховых и переходных болотах), а также в природно-антропогенных экосистемах и комплексах (вырубках, сенокосах, пастбищах и полях). В качестве синтеза полученных данных была предпринята попытка описания структурно-функциональной организации как отдельных экосистем, так и небольших водосборных бассейнов. Результаты этих работ опубликованы в статьях, тематических сборниках Института географии (Организация экосистем ельников..., 1979; Структура и функционирование экосистем южной тайги, 1986) и монографиях (Исаков, Казанская, Тишков, 1986; Базилевич, Гребенщиков, Тишков, 1987; Шварц, Демин, Замолодчиков, 1992). Часть полученных на стационаре материалов вошла в мировую сводку, посвященную экологическим системам геобиосферы (Walter, Breckle, 1986, 1989).

К сожалению, многие материалы остались неопубликованными, а некоторые публикации практически недоступны специалистам. Поскольку в настоящее время повторение таких исследований практически невозможно, возникла необходимость обобщить хотя бы часть материалов, полученных на стационаре на протяжении 15 лет. Кроме того, за период работы стационара был накоплен большой опыт комплексных исследований лесных экосистем, разработаны оригинальные методики изучения биологического круговорота лесных сообществ; этот опыт может быть полезен многим молодым ученым.

С самого начала работы стационара в исследованиях принимали участие не только сотрудники Лаборатории биогеографии, но и студенты вузов, проходившие здесь производственную практику, они работали над курсовыми и дипломными проектами. С 1974 года к нам присоединился полевой отряд кафедры зоологии позвоночных биолого-почвенного факультета

МГУ под руководством Н.В. Чернышева, который работал с нами до июня 1980 года.

Организация такого вида исследований в новой географической зоне потребовала разработки оригинальных методов. Но вместе с тем не были забыты и проверенные методы, позволяющие получать сравнимые результаты. Трудности организации такого рода работ были связаны с невозможностью прямого сопоставления данных по продуктивности растительных сообществ, полученных другими исследователями, и наших данных, полученных в ходе изучения роли гетеротрофов в биологическом круговороте.

В отличие от большинства абиотических компонентов и растительности, участие гетеротрофных организмов в процессах функционирования экосистем еловых лесов, их продуктивность и значение в гидрологическом цикле экосистем оставались плохо изученными. Отсутствовали количественные данные, характеризующие роль разных групп гетеротрофов в процессах биологического круговорота — потреблении первичной продукции, участия в ее формировании и использовании, возобновлении ельников, сохранении биологического разнообразия и процессах переработки мертвого органического вещества. Практически не были исследованы закономерности формирования первичной продукции и роль фитофагов в этом процессе. Все эти сведения необходимы для моделирования процессов биологического круговорота, прогнозирования динамики развития и сохранения этих лесных экосистем. Важнейшей задачей было изучение продукционного процесса и участия в его регуляции различных групп гетеротрофных организмов, в первую очередь животных-фитофагов.

Как правило, изучение продукционного процесса в темнохвойных лесах, в том числе и в ельниках, проводилось без учета деятельности фитофагов. Поэтому в своих работах мы обратили особое внимание на изучение роли фитофагов в продукционном процессе еловых лесов. Известно, что животные-фитофаги служат важной составной частью любых лесных экосистем, а без их участия не могут идти процессы создания первичной продукции. На всех этапах продукционного процесса фитофаги оказывают прямое или опосредованное воздействие на процессы роста и развития древесных растений. В результате совместной эволюции древесных растений и фитофагов выработались тонкие механизмы взаимных адаптаций, за счет чего на протяжении длительных периодов жизни этих сообществ поддерживается баланс между созданием

первичной продукции, её потреблением фитофагами.

В темновойных лесах биопродукционный процесс нельзя представить без деятельности двух групп доминирующих здесь животных-фитофагов, к которым относятся потребители хвои и генеративных органов древесных пород-эдификаторов. Поэтому основное внимание в наших исследованиях было направлено на изучение этих групп фитофагов в ходе процессов создания первичной продукции, их роли в связи с допустимым уровнем изъятия первичной продукции, а также регуляторными функциями фитофагов. Важной составной частью исследований стало определение степени участия разных групп животных в процессах естественного возобновления еловых лесов. При этом мы старались выявить роль животных не только в потреблении и распространении семян, но и выяснить значение их средообразующей деятельности на первых этапах формирования новых поколений елового древостоя.

Поскольку процессы создания первичной и вторичной продукции в экосистемах происходят всегда одновременно с ее разложением и вовлечением в биологический круговорот, специальный цикл работ был посвящен выяснению роли отдельных групп редуцентов в биологическом круговороте еловых лесов. Так как этим вопросам посвящены многие работы, мы в своих исследованиях остановились, главным образом, на выявлении роли отдельных функциональных групп гетеротрофов в процессах минерализации органических остатков, а также участия животных-фитофагов в этих процессах.

Сложность заключалась в том, что изучение закономерностей формирования первичной продукции необходимо было проводить одновременно с исследованием роли животных-фитофагов в продукционном процессе. Поскольку никто из предыдущих исследователей не ставил перед собой такого рода задач, оказалось, что материалов по этому вопросу практически нет. Пришлось разработать новые подходы и методы для изучения роли функциональных групп животных в биологическом круговороте еловых лесов. Известно, что продукционный процесс имеет как сезонную, так и многолетнюю динамику. Поэтому изучение закономерностей, связанных с процессами биологического круговорота в еловых лесах, участия в них гетеротрофов проводилось с учетом динамики этих процессов на протяжении нескольких естественных циклов (5), что заняло довольно много времени. Вместе с тем только такой подход позволил получить новые дан-

ные о характере функционирования лесных сообществ и роли отдельных групп гетеротрофных организмов в их биологическом круговороте.

В своих исследованиях мы ставили цель выяснить структуру биологического вещества еловых лесов и их животного населения, определить функциональную роль основных групп фитофагов и сапрофагов и на основе полученных данных дать описание основных закономерностей биологического круговорота и структурно-функциональной организации этих лесных сообществ.

Основу предлагаемой работы составили исследования автора на стационаре Лаборатории биогеографии Института географии АН СССР в Валдайском районе Новгородской области, которые проводились здесь в 1973...89 гг. Для проверки методик и полученных выводов были также проведены экспедиционные поездки в Центрально-лесной заповедник, в ряд лесхозов Тверской, Вологодской и Архангельской областей.

В своей работе мы основывались на подходах и методах изучения средообразующей деятельности, разработанных коллективом Лаборатории биогеографии Института географии АН СССР (Исаков, Панфилов, 1970; Злотин, Ходашева, 1974 и др.), а также описанных в методических руководствах по изучению продуктивности и биологического круговорота в лесных экосистемах (Программа и методика..., 1966; Смирнов, 1971; Уткин, 1975 и др.).

На основе изучения структуры населения животных разных типов еловых лесов были выбраны функциональные группы, принимающие активное участие в биологическом круговороте этих сообществ на разных его этапах. В них входили наиболее массовые и характерные для еловых лесов гетеротрофные организмы: насекомые-филлофаги, потребители генеративных органов ели (карпофаги), комплекс сапротрофных организмов (грибы, микрофлора, беспозвоночные сапрофаги).

При изучении роли животных в биологическом круговороте еловых лесов отдавалось предпочтение функциональному подходу. Выбор перечисленных групп животных определялся их функциональной значимостью в процессах биологического круговорота и жизни сообществ еловых лесов, а также их возможными регуляторными функциями.

Изучение деятельности животных-фитофагов проводилось одновременно с исследованием процессов формирования первичной продукции, что позволило полнее охарактеризовать

их специфику и закономерность. Деятельность сапрофитного комплекса организмов еловых лесов изучалась в основном по результатам их воздействия на скорость процессов деструкции подстилки, мертвой древесины, растительного и животного опада. Особое внимание было обращено на изучение многолетней динамики функционирования еловых лесов, что определялось изменением погодных условий и перестройками в формировании первичной продукции.

В разработке подходов и методов исследований, а также при обсуждении результатов исследований большую роль сыграли консультации автора с работавшими в те годы в Лаборатории биогеографии — Ю.А. Исаковым, С.В. Кириковым, А.А. Насимовичем, Н.И. Базилевич, Д.В. Панфиловым, К.С. Ходашовой и Р.И. Злотиним, которым автор искренне признателен за советы и помощь. В организации и проведении полевых исследований, а также обсуждении их результатов неоценимую помощь оказали мои товарищи А.А. Тишков и Н.В. Чернышев. В разные годы в полевых работах Лесного отряда ИГРАН, приняли участие сотрудники Лаборатории биогеографии — Т.К. Соболева, Н.С. Казанская и А.Н. Гудына, а также сотрудники других научных учреждений (ИЭМЭЖ им. А.Н. Северцова — А.Л. Тихомирова; МГПИ им. В.И. Ленина — Е.Ю. Зайцева, О.А. Леонтьева) и бывшие студенты многих вузов (Т.А. Бобышева-Новикова, Е.Н. Константинова, А.И. Макридин, К.П. Савов, С.Н. Кручина, А.В. Войцик, О.В. Честных, Е.А. Шварц, И.А. Жигарев, И.Ю. Попов, И.Г. Потапова, Е.А. Чебан, Е.Ф. Бурлова, А.Ю. Григорьев), которым автор выражает свою благодарность за помощь и сотрудничество.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ЕЛОВЫХ ЛЕСОВ И ЛАНДШАФТНО-КЛИМАТИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

1. 1. Еловые леса европейской части России

Темнохвойные леса наиболее полно представляют таежный биом, который занимает огромные площади на обширных пространствах Северного полушария. Леса этого типа распространены в Европе, Азии и Северной Америке. В России лесопокрытая площадь с господством темнохвойных пород составляет около 127 млн. гектаров (Протопопов, 1975).

Типичными лесообразующими породами темнохвойной тайги являются две главные породы — ель и пихта. В то же время на протяжении своего ареала темнохвойная тайга очень неоднородна по составу древостоя, но в каждом случае она образована видами деревьев, близких по своей экологии (Толмачев, 1954).

В западной части ареала темнохвойной тайги основной лесообразующей породой выступает ель европейская (*Picea abies* Karst.). На востоке Кольского полуострова и в бассейне Северной Двины ель европейская полностью замещается елью сибирской (*Picea obovata* Ldb.). К югу и западу от этих районов на большой территории наблюдается широкая зона, где образуются гибриды между этими близкими видами.

В европейской части России еловые леса представляют собой один из основных типов таежной растительности. По экологофитоценоотическим свойствам они могут служить аналогами большинства растительных сообществ темнохвойной тайги.

В настоящее время граница ареала бореальных еловых лесов совпадает с северной границей распространения лесов. На востоке от низовьев реки Печоры лиственница сменяет ель, а восточнее Урала еловые леса встречаются отдельными участками. Южная граница ареала еловых лесов проходит по Белоруссии, а восточнее — через Рязанскую область и Урал в районе города Магнитогорска. Южнее этой границы ель произрастает в основном в горах (Сукачев, 1934; Сочава, 1956).

На территории России еловые леса покрывают более 30 млн. гектаров (Дыренков, 1978). На севере и северо-востоке европейской части в Архангельской области, Коми и Удмуртской респуб-

ликах ельники занимают 50...63% площади лесов. На северо-западе европейской части России, в Мурманской области и в Карелии на еловые леса приходится 28-35% лесопокрытой территории, а в сильно освоенных южнотаежных лесах (Ленинградская, Новгородская, Костромская, Ярославская области) на долю ельников приходится менее 30% площади лесов (Чертовский, 1978).

Современное широкое распространение еловых лесов связано с благоприятными для ели климатическими и физико-географическими условиями послеледникового периода (Герасимов, Марков, 1941), а также с антропогенными изменениями, произошедшими в лесной зоне Европы за последние столетия. Еловые леса приурочены к территориям с прохладным и влажным климатом, где ярко выражена смена времен года. Это районы с холодной и снежной зимой и умеренно теплым летом, в течение которого выпадает значительное количество осадков. Общее количество осадков превышает потенциальную возможность испарения, о чем говорит радиационный индекс сухости, который в пределах распространения еловых лесов изменяется от 0,35 до 1.

Еловые леса произрастают на почвах разного богатства, но достаточного увлажнения, поскольку ель очень требовательна к почвенной влаге. Это связано с поверхностным расположением ее корневой системы. Поэтому даже кратковременное сезонное нарушение водного режима часто сопровождается усыханием ельников, что может привести к отмиранию деревьев (Турский, 1879; Тимофеев, 1939).

Встречающиеся в разных климатических и экологических условиях ельники формируют несколько основных типов леса. В северной части ареала они представлены предтундровыми редколесьями, образованными елью сибирской. Эти леса относятся к зеленомошному и долгомощному типу ельников и имеют IV-V класс бонитета (Юдин, 1953; Мелехов, 1968). В северной тайге широко распространены ельники зеленомошного типа, среди которых преобладают ельники черничные, занимающие от 46 до 80% всей площади лесов этой таежной подзоны (Сукачев, 1930; Мелехов, 1968). Значительно меньшие площади заняты здесь ельниками долгомощными. Для большинства лесов северотаежной подзоны характерны низкая биологическая продуктивность и медленный рост ели.

В среднетаежной подзоне европейской части России среди еловых лесов также преобладает зеленомошная группа типов леса, в которой доминируют ельники черничные (Мелехов, 1968).

Для части ареала ели в этой подзоне характерно участие в составе древостоя пихты сибирской (*Abies sibirica*), сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) и примеси мелколиственных пород. Среди зеленомошной группы типов леса увеличивается встречаемость ельников кисличных, брусничных, чернично-разнотравных и чисто зеленомошных ельников (Чертовский, 1978). Кроме зеленомошной группы типов леса получают распространение травяные ельники, а для понижений рельефа, в слабодренированных местах обычны ельники сфагновой группы. В среднетаежной подзоне условия произрастания ели улучшаются. Здесь уже преобладают в основном древостои II-III классов бонитета.

В южнотаежной подзоне европейской тайги наиболее широкое распространение получила зеленомошная группа ельников. Эти леса имеют высокий бонитет (I-II), что говорит о благоприятных условиях роста еловых древостоев. Господствующее положение принадлежит ельникам черничным, а наиболее продуктивны — ельники кисличные. Последние, по словам В.Н. Сукачева (1934), наиболее полно представляют тип елового леса. В южнотаежной подзоне встречаются все основные типы еловых лесов, характерные для бореальной зоны европейской части России.

Ельники на большей площади своего ареала обладают значительным средообразующим воздействием, что оказывает влияние на все биотические компоненты. Еловые древостои создают определённый режим радиации под пологом леса, что связано с развитием вечнозеленой хвои. В разных типах еловых лесов изменения интенсивности радиации под пологом деревьев в течение года составляют всего 2-3%, а у поверхности почвы — 5-10% от полной солнечной радиации над пологом леса (Сахаров, 1940; Алексеев, 1973; Карпов, 1969). Постоянное затенение исключает здесь возможность нормального развития других древесных пород, подлеска и трав, кроме «свиты» ели. Это оказывает существенное влияние на структуру растительных группировок еловых лесов.

Еловые древостои способствуют перераспределению осадков под пологом леса, оказывают влияние на испаряемость влаги с поверхности почвы, влажность воздуха и создают здесь особый термический режим. В спелых древостоях полог ели перехватывает около 30% жидких и 18-20% твердых осадков, а их состав существенно изменяется за счет обогащения органическими соединениями (Куликова, 1968; Поздняков, 1975; Протопопов, 1975; Федоров, 1977). Это оказывает большое биохимическое воздейст-

вие на растения подчиненных ярусов леса (Гродзинский, 1965; Колесниченко, 1968). Задержание кронами деревьев значительного количества осадков сопровождается их постоянным испарением, а большая поверхность хвои и ветвей способствует конденсации влаги из атмосферы при понижении температуры, особенно в ночные часы. За счет этих процессов в ельниках поддерживается высокая влажность воздуха, а амплитуда ее суточных колебаний сглаживается.

Существенное влияние оказывает еловый лес на воздушные потоки, ослабляя их действие под пологом леса. В еловых древостоях наиболее высокая проникающая способность ветра отмечается в верхней части крон, что связано с их пирамидальной формой (Константинов, 1957). Особенно слабое физическое воздействие ветра наблюдается в приземном слое. В безветренную погоду могут возникать собственные биогенные циркуляции воздуха (Хильми, 1957). Благодаря мощному воздействию еловых лесов на многие факторы абиотической среды в них формируется особая биотическая среда, которая по своим параметрам отличается от внутренней среды других лесных сообществ.

Ель служит мощным эдификатором лесных сообществ. Особенно ярко это свойство проявляется в средней и южной тайге, где представлены монодоминантные древостои (Мелехов, 1968). В таких условиях для еловых лесов характерна большая однородность состава экобиоморф растений и основных групп консументов, объединенных тесными консортивными связями (Тишков, 1978).

Еловые леса европейской части России имеют обширный ареал, в пределах которого они отражают зональные особенности климата, локальные особенности рельефа и состава почвообразующих пород таежных территорий. Поэтому эколого-географический анализ этих лесов должен включать экологическую оценку режимов природной среды, среди которых особенно важны фоновые характеристики климата, рельефа и почвообразующих пород.

1.2. Ландшафтно-климатические условия произрастания еловых лесов на Валдайской возвышенности

В европейской части России особенно большое значение в жизни таежных ландшафтов имеют еловые леса, которые обладают существенным биоресурсным потенциалом и на большинстве территорий представляют собой зональные климаксные сообщества.

В связи с интенсивной эксплуатацией площади еловых лесов быстро сокращаются, а в центральных районах Русской равнины эти леса уже практически уничтожены. Поэтому изучение ельников в целях разработки рациональных принципов их использования, охраны и восстановления приобретает особую важность.

В качестве основных объектов наших многолетних исследований были выбраны еловые леса южнотаежного типа, произрастающие в центре Валдайской возвышенности. На протяжении ряда лет на исследуемой территории проводились комплексные эколого-географические исследования природных и природно-антропогенных экосистем на базе Валдайского филиала Государственного гидрологического института. В этих работах большое внимание уделялось изучению микроклимата, гидрологии, почв и продуктивности разных типов экосистем (Смирнов, 1971; Ватковский и др., 1972; 1974; Головенко, Лазукова и др., 1976; Федоров, 1977; Глазовская, ред., 1980).

Стационарные исследования проводились нами на Валдайской возвышенности в пределах Валдайского района Новгородской области на территории трех лесничеств (Валдайского, Байневского и Новотроицкого) Крестецкого опытного леспромхоза. В 1991 году эти лесничества вошли в состав Валдайского национального парка. Район исследований охватывал центр, юг и восток Валдайского района Новгородской области (между $57^{\circ} 57''$ и $58^{\circ} 10''$ с. ш. и между $33^{\circ} 5''$ - $33^{\circ} 30''$ в. д.). Основные стационарные работы проводились на бывшей Валдайской даче Валдайского лесничества в окрестностях деревни Шуя и лесного стационара «Таежный Лог» Валдайского филиала Государственного гидрологического института.

1.2.1. Климат. Район исследований расположен в зоне умеренно-континентального климата бореального типа. Характер климата в основном определяется приходом солнечной радиации, которая составляет $80 \text{ Ккал/см}^2/\text{год}$. При этом за вегетационный период поступает 60% всего радиационного потока, а на прямую солнечную радиацию приходится 45-50%. Для годового хода радиации характерно резкое увеличение месячных сумм от февраля к марту, а наиболее резкий спад месячных сумм радиации происходит от сентября к октябрю. Число ясных дней составляет 25-35 за год. Наибольшее число облачных дней отмечается осенью и в первую половину зимы, а наименьшее летом (таблица 1).

Средняя температура января составляет минус $14,7^{\circ}\text{C}$,

а июля — плюс 16,0°С. Безморозный период длится 110-130 дней, продолжительность периода со среднесуточными температурами больше 5°С составляет 165 дней. Общая сумма температур за этот период равна 2000-2100.

На среднегодовых и среднесуточных температурах воздуха сказывается превышение рельефа. Средние температуры на Валдайской возвышенности примерно на 1-2°С ниже, чем в Приильменской низменности, что отражается на сроках вегетации растений.

Таблица 1

**Основные параметры климата района исследований
(Справочник по климату СССР, 1965; 1966; 1968; Федоров, 1977)**

Приход солнечной радиации	76,8 ккал
Годовой радиационный баланс	33 ккал/см ²
Суммарная ФАР за период вегетации (V-IX)	30 ккал/см ²
Температура воздуха за год	3,1°С
Сумма осадков за год	780 мм
Продолжительность безморозного периода	126 дней
Радиационный индекс сухости за май – сентябрь	1,5
Индекс сухости	0,75

Климат района исследований в основном зависит от воздушных масс атлантического происхождения, которые периодически вытесняются потоками холодного арктического воздуха, что создает неустойчивость погодных условий (Вительс, 1965; Гортинский, 1973). Климатодиаграммы, построенные за весь период исследований, имеют высокую изменчивость соотношения между температурой и осадками и показывает определенную цикличность гидротермического режима территории. В засушливые годы сумма осадков может снижаться до 300 мм в год, а в годы избыточного увлажнения возрастать до 1050 мм. При этом среднемноголетнее количество осадков составляет около 800 мм в год (рисунок 1).

В выпадении осадков наблюдается многолетняя цикличность, которая проявляется в изменениях их количества в основном за теплый период, когда выпадает около 60% их годовой суммы. Летние суммы осадков могут меняться от года к году в 10 раз, при этом каждые 2-3 года в десятилетие количество осадков и влажность могут возрастать до избыточного, а раз в десять лет условия увлажнения приближаются к недостаточным.

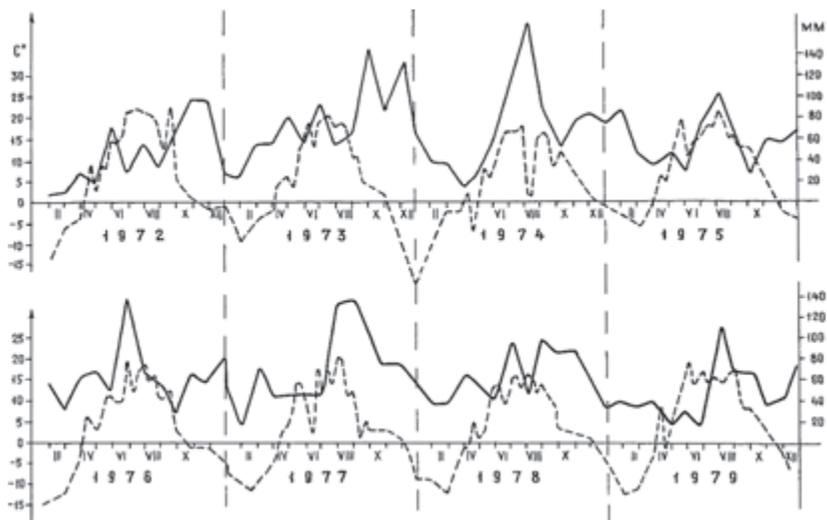


Рисунок 1. Климатодиаграмма в годы исследований: 1972-79 гг.
(Штриховая линия — температура воздуха, сплошная — осадки)

Продолжительность периода со снежным покровом составляет 160-170 дней, а его мощность в конце зимы достигает 60-70 см. Зимой температура может опускаться ниже минус 30, но часто случаются оттепели. Смягчающее влияние на зимние условия оказывают большие озера — Валдайское и Ужин. В зависимости от метеоусловий года почвы могут промерзнуть на 20-40 см, а в отдельные годы и на большую глубину (абс. минимум — 120 см). В целом по району испаряемость меньше количества выпадающих осадков на 150-200 мм, а коэффициент Высоцкого-Иванова больше единицы. Величина радиационного баланса составляет 33 ккал/см² год, а индекс сухости — 0,75 (Федоров, 1977).

В результате взаимодействия основных климатообразующих факторов и рельефа на территории исследований формируется необычный для всей восточной части Новгородской области климат — умеренно континентальный с теплым летом, довольно продолжительной холодной зимой и неустойчивым режимом погоды.

1.2.2. Рельеф и почвы. Исследуемая территория входит в состав Равенецко-Осташковского района провинции аккумулятивного ледникового и водно-ледникового рельефа, возникшей в период последнего оледенения (Геоморфология и четвертичные

отложения Северо-запада, 1969). Внутри провинции район относится к зоне краевых ледниковых образований, где происходила ледниковая аккумуляция. Здесь распространены все основные формы рельефа, характерные для северо-запада европейской части России (Спирidonов, 1963).

Современный сложный конечно-моренный рельеф территории возник в Вепсовскую и Крестецкую стадии оледенения и претерпел незначительные изменения в послеледниковое время. В настоящее время абсолютные высоты составляют 210-230 м н. у. м., а превышения холмов над днищами западин достигают 15-25 метров.

Среди моренных холмов и западин встречаются камы и озовые гряды, которые протягиваются на десятки и сотни метров. Они слагаются сортированными супесями и песками, которые как бы накладываются поверх моренных холмов, образуя вторичную бугристость (Соколов, 1949).

Моренно-камовые и озовые гряды разделяются многочисленными западинами различной формы и величины. Значительная часть западин в настоящее время занята озерными котловинами или болотами. Моренный рельеф прерывается участками плоских или слегка холмистых зандровых равнин, сложенных грубыми гравийными песками. Они протягиваются полосами шириной от нескольких сотен метров до нескольких километров вдоль реки Валдайки и древних ложбин стока, примыкающих к восточному и северо-западному берегам Валдайского озера, которое лежит на высоте 190 м. Вся местность вокруг озер Валдайское и Ужин представляет собой сложное сочетание трех типов рельефа — моренного, камового и зандрового (Ватковский и др., 1974; Экология и продуктивность..., 1980).

Коренные породы Валдайского района, занимающего возвышенную часть Валдайской конечно-моренной гряды, представлены каменноугольными известняками и глинами, девонскими песчаниками и мергелями.

Главными почвообразующими породами исследуемой территории являются четвертичные отложения, в том числе ледниковые и водно-ледниковые. В большинстве они имеют двучленное строение или включают прослойки разного строения и механического состава. Моренные суглинки, обогащенные карбонатами, обычно перекрыты безвалунными супесями, мощность которых варьирует от 0,2-0,4 до 1,2-1,5 метров (Головенко и др., 1976).

Существенные различия в механическом составе, строении почвообразующей толщи определяют неодинаковые условия развития растительности. Большинство почвообразующих пород имеют остаточную карбонатность, обогащены первичными минералами и потому обладают ценными для растительности свойствами (Ватковский и др., 1976; Лялин, 1975; Головенко и др., 1976).

В связи с особенностями рельефа и геоморфологии почвенный покров района исследований отличается большой пестротой и сложностью. Он изменяется не только в пределах более или менее крупных геоморфологических разностей, но также и в пределах мелких элементов рельефа. Поэтому здесь встречаются почвенные разности, представленные типично подзолистыми, слабоподзолистыми, дерново-подзолистыми, перегнойно-глеевыми почвами и торфяниками. На выходах суглинистой морены и на сравнительно отсортированных песках и супесях, слагающих озовидные гряды, формируются почвы, которые О.А. Ватковский и Л.А. Гришина (1972) условно определили как палево-подзолистые. Эти почвы характеризуются слабой, реже средней степенью подзолистости и развиваются под еловыми лесами, занимающими вершины и пологие склоны моренных холмов. Другие авторы описывают эти почвы как подзолистые на карбонатной морене (Грабовская, Роде, 1934; Гагарина, 1967; Бойчук, 1967; Хантулев, 1967).

1.2.3. Геоботаническое районирование. Согласно геоботаническому районированию, территория исследований относится к Валдайско-Онежской подпровинции Северотаежной провинции Евразийской таежной области (Исаченко, 1977). Для района работ характерно смешение флоры хвойных и хвойно-широколиственных лесов. С ландшафтной точки зрения растительность района представляет собой включение южнотаежной биоты в широколиственные леса центральной части Русской равнины (Сочава, Семенова-Тянь-Шаньская, 1956; Карпов, 1973). Район находится на границе распространения южнотаежных (юго-запад) и широколиственных лесов (северо-восток, север). Здесь доминируют ельники на слабоподзолистых почвах с бореальными элементами в напочвенном покрове. В сложных ельниках на дерново-подзолистых почвах встречается много неморальных видов растений (Растительность европейской части СССР, 1980).

Согласно последнему районированию, большая часть

исследованной территории относится к Валдайскому геоботаническому району, а северо-западная его часть у деревень Лучки и Брод — к Буданово-Окуловскому району (Козлова, 1978).

Современный флористический состав и типологическая структура ельников в общих чертах отражают процессы многовековой смены формаций широколиственных лесов еловыми, происходившие на обширных пространствах Русской равнины (Пьявченко, 1953, 1955).

Многие авторы отмечают, что формирование современной флоры Валдайской возвышенности завершилось в конце ледникового периода. Уже 11-12 тысяч лет назад здесь господствовали леса из ели, проникшей сюда из Верхнего Поволжья со свитой Паневропейского флористического комплекса (Миняев, Конечная, 1976). Все дальнейшие изменения в структуре растительного покрова протекали за счет перераспределения видов по экотопам в ходе экогенеза, многовековых сукцессионных процессов и антропогенных воздействий.

За весь этот длительный период были отмечены две крупные перестройки структуры растительного покрова, обусловленные изменениями климата. Потепление в Атлантический период привело к частичной деградации еловых лесов и их локализации в ограниченном числе местообитаний. В это время господствующее положение занимали широколиственные и елово-широколиственные леса. Причем дуб черешчатый (*Quercus robur* L.) появился на этой территории позднее, в начале суббореального периода. В следующем, субатлантическом периоде, для которого был характерен прохладный и влажный климат, происходило разрушение ассоциаций широколиственных лесов. Важную роль в этом процессе сыграла и возросшая деятельность человека, который в первую очередь вырубал широколиственные леса. Все это способствовало активному распространению ели, занявшей практически все местообитания, исключая крайне переувлажненные верховые и переходные болота.

Современный флористический состав и типологическая структура ельников Валдайской возвышенности в общих чертах отражают процессы многовековых смен формаций широколиственных лесов еловыми. Эти процессы протекали на Русской равнине в голоцене на фоне глобальных климатических изменений и активного воздействия человека на среду обитания. Современное воздействие этих факторов создало предпосылки для усиления инвазии ели. Процессу способствовало выщелачивание карбона-

тов, что повышало конкурентную способность ельников (Гроссет, 1967; Карпов, Шалошников, 1983). В результате всех этих процессов на Валдайской возвышенности сформировались разные типы еловых лесов с бореальными и бореально-неморальными комплексами биоты. Благодаря деятельности человека широкое распространение получили также мелколиственные и сосновые леса, в большинстве из которых наблюдаются разные стадии возобновления ели.

В условиях Валдайской возвышенности ель европейская произрастает практически на всех почвообразующих породах, формируя на завершающих стадиях сукцессии субклимаксные сообщества. Более широкое распространение в прошлом на территории района исследований широколиственных лесов подтверждается в настоящее время наличием островных дубрав и присутствием в составе флоры многих неморальных элементов.

1.3. Типы еловых лесов Валдая

Только благодаря природоохранным мероприятиям еловые леса в Валдайском районе Новгородской области сохранили свой естественный облик, структуру и экологические связи с ландшафтом. В границах района обычные для Валдайской возвышенности холмистые западины конечно-моренного происхождения сочетаются с зандровыми низменностями и участками камовых всхолмлений, типичными для смежных с Валдайской возвышенностью Приильменской и Верхневолжской низин. Поэтому произрастающие здесь ельники могут служить аналогами различных типов леса, характерных для большей территории северо-запада европейской части России.

Природные условия района исследований, а также флористический состав основных типов растительности и еловых лесов достаточно полно описаны в целом ряде публикаций (Ватковский, Гришина и др., 1972, 1974; Коротков, 1991). Поэтому мы ограничимся краткими сведениями по этому вопросу.

Район исследований принадлежит к зоне хвойно-широколиственных лесов или южно-таежной подзоне циркумбореальной широтной зоны. Произрастающие здесь леса формируются в условиях хорошей обеспеченности влагой при незначительном дефиците тепла. Таким образом, район исследований целиком находится на территориях, где количества поступающей радиации и осадков не могут служить лимитирующими факторами при формировании первичной продукции природных экосистем (Базилевич, Родин, Розов, 1970). В связи с этим можно

предположить, что уровень первичной продукции природных экосистем, распространенных на данной территории, в большей степени может зависеть от особенностей рельефа, водного стока, подстилающих пород и формирующихся на них почв.

Основные параметры климата исследуемой территории оптимальны для роста ели и обеспеченности этой древесной породы фотосинтетически активной радиацией, теплом и атмосферной влагой. Положительный баланс влаги в ландшафтах считается одним из необходимых условий развития сплошных массивов еловых лесов (Толмачев, 1954; Протопов, 1975; Schmidt-Vogt, 1977).

Ельники развиваются на подзолистых, палево-подзолистых, дерново-подзолистых почвах моренных холмов, озовых гряд и зандровых равнин. Они представлены в основном ельниками зеленомошной группы ассоциаций, среди которых наиболее распространены ельники разнотравные, кисличные и чисто зеленомошные (Коротков, 1991).

Чисто зеленомошные ельники занимают пологие склоны холмов, ложбины между ними и плоские понижения. В зависимости от почвообразующей породы в древесном ярусе может присутствовать сосна, береза (*Betula pubescens*). Присутствие в первом ярусе древостоя березы или сосны, а также некоторых реликтовых ассоциаций напочвенного покрова говорит о развитии этих ельников на месте вторичных лесов.

В чисто зеленомошных ельниках древостой, как правило, одновозрастный и одноярусный I-II класса бонитета со средним возрастом деревьев 80-100 лет. Высота первого яруса 25-26 метров, а сомкнутость крон составляет 0,5-0,6. Подрост ели и подлесок, как правило, отсутствуют. Травяно-кустарничковый ярус плохо развит. Встречаются отдельные куртины брусники (*Vaccinium vitisidaea*), черники (*V. myrtillus*), а также кислицы (*Oxalis acetosella*) и майника двулистного (*Maianthemum bifolium*). Общая степень проективного покрытия не превышает 20-25%. Моховой покров сплошной, хорошо развитый и состоит из зеленых мхов (*Pleurozium schreberi*, *Hylacomium splendens*). Общее проективное покрытие мхов составляет 90-95%.

Развитие ельников чисто зеленомошных связано с завершающими стадиями смены вторичных лесов еловыми древостоями на местах антропогенных нарушений (сплошные вырубki, распашка) и лесных пожаров.

Ельники кисличные представляют на Валдае следующую стадию развития елового леса. Это преимущественно 100-130-

летние одноярусные древостои I-Ia бонитета, которые образовались после рубок леса или на месте старых пашен. Они располагаются на плоских вершинах моренных холмов и озовых гряд, а также на их склонах. Высота деревьев достигает 28-35 метров, средний диаметр стволов 38-40 см при сомкнутости крон 0,6-0,7.

В этом типе леса может быть хорошо развит подлесок, состоящий из рябины (*Sorbus aucuparia*) и жимолости (*Lonicera xylosteum*). Еловый подрост встречается в основном в «окнах» на древесном отпаде. Напочвенный покров ельников кисличных имеет сложную мозаичную структуру, что связано с различной степенью его восстановления или нарушения. Наибольшее развитие получили микроассоциации с доминированием кислицы, майника, черники и вейника (*Calamagrostis arundinacea*). Кроме доминантов напочвенного покрова среди растений этих микроассоциаций встречаются неморальные виды (*Hepatica nobilis*, *Anemone nemorosa*). Моховой покров представлен большим числом видов, среди которых доминируют зеленые мхи (*Hylocomnium splendens*, *Pleurozium shreberi*). Проективное покрытие мохового покрова достигает 30-40%.

Ельники разнотравно-кисличные неморальные произрастают на вершинах и склонах моренных холмов. Чисто еловый древостой развивается здесь по I классу бонитета. Он преимущественно одноярусный, с сомкнутостью крон 0,3-0,4. Травяной покров богатый и разнообразный. Здесь встречается более 30 видов травянистых растений. В первом ярусе это вейник наземный и папоротник (*Athyrium filix-femina*), а во втором доминируют кислица и майник. Проективное покрытие достигает 90-95%. Мхи развиты хуже, а моховые ассоциации очень неравномерно распределены по площади, при этом их проективное покрытие составляет 30-40%.

Таким образом, в пределах района стационарных исследований представлены все основные типы спелых еловых лесов, характерные для средней и южной тайги Русской равнины. Это обстоятельство позволило нам изучать структурно-функциональные характеристики еловых лесов на довольно ограниченной территории.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

1. 1. Пробные площади

Основные материалы были собраны в Валдайском районе Новгородской области на стационаре Лаборатории биогеографии Института географии АН СССР в 1973-89 гг.

Стационарным исследованиям предшествовали маршрутные съемки и работа с картографическими материалами, что позволило выделить основные типы лесов и определить участки ельников, наименее нарушенные антропогенной деятельностью. На основе маршрутного обследования и использования многочисленных опубликованных данных об особенностях рельефа, гидрологии, почвообразующих породах, почвах и растительном покрове были выбраны участки еловых лесов, которые по своим основным экологическим характеристикам наиболее типичны для конечно-моренного ландшафта Валдайской возвышенности.

Выбор объектов строился на классификационной основе с учетом их положения в структуре экологических рядов сообществ еловых лесов. Выбранные участки отличались по флористическому составу, структурной организации растительных сообществ и первичной продуктивности. Все они представляли собой спелые ельники, формирующиеся в плакорных условиях на заключительных стадиях сукцессии растительных сообществ в южно-таежной подзоне Центральной части Русской равнины. В пределах исследуемой территории еловые леса представлены в основном ассоциациями таежной структуры и экологии. Неморальные ельники занимают гораздо меньшие площади, а доминирующее положение принадлежит ельникам кисличным и черничным, а в местах распространения покровных песков зеленомошным ельникам (Тишков, 1979).

При определении экологического статуса сообществ мы пользовались классификационной схемой В.Н. Сукачева (1931, 1964), которая служит одним из самых простых приемов ординации сообществ еловых лесов.

В качестве основных объектов многолетних исследований было выбрано несколько больших участков ельников, которые отличались положением в рельефе, режимами почвенной среды и идентифицировались как следующие типологические таксоны (таблица 2). Ниже мы приводим их краткую характеристику.

Таблица 2

Характеристика древостоев на пробных площадях

Показатели	Тип ельника		
	Неморально-кисличный	Кисличный	Зеленомошный
Элементы рельефа	Склоны и основания моренных холмов	Моренные холмы	Зандровая равнина
Положение в ландшафте	Автономно-транзитное	Автономное	Автономное
Почвы	Дерново-подзолистая	Палево-подзолистая	Подзолистая
Формула древостоя	10 Е	10 Е, ед.Береза	10 Е, ед.Сосна
Возраст древостоя, лет	110	100	100
Число стволов на 1 га	530	800	820
Высота деревьев, м	32	28	24
Средний диаметр, см	34	30	23

Ельник бруснично-зеленомошный (*Piceetum hylacomisoso-vaccinosum*). Сообщества этого типа имеют широкий ареал и встречаются во всех подзонах европейской тайги. Они представлены близкими географическими и эдафическими вариантами. В почвенно-климатических условиях исследуемой территории этот тип елового леса можно рассматривать как эдафический субклимакс, распространенный на надпойменных террасах и зандровых равнинах с подзолами иллювиально-железистыми. Древостой относительно одновозрастный (90-100 лет), что связано с его появлением на месте бывших сосновых лесов. Древостой II бонитета, флористический состав и структурная организация растительных сообществ характеризуется крайней бедностью и простотой строения нижних ярусов. В травяно-кустарничковом ярусе доминируют брусника и черника, а травянистые растения практически отсутствуют. Зеленые мхи обильны, и их проективное покрытие составляет около 90%. Дифференциация на синузальные группировки отражает в основном неоднородность нанорельефа и условий увлажнения.

Этот тип еловых лесов относится к числу экосистем с повышенным числом лимитирующих факторов почвенной среды, что накладывает свой отпечаток на развитие древостоя и напочвенной растительности. Основной из них — это недостаток органических веществ в почве и низкий уровень грунтовых вод.

Ельник зеленомошный (*Piceetum-hylocomiosum*) развивается в условиях хорошо дренированных надпойменных террас и флювиогляциальных равнин с покровными песками, в местах с более низким уровнем залегания грунтовых вод. В сукцессионном ряду занимает положение, предшествующее ельнику майниковому (Тишков, 1979; Разумовский, 1981). Поэтому в растительности напочвенного покрова встречаются ассоциации, характерные для других типов еловых лесов, но господствующее положение принадлежит зеленым мхам. Проективное покрытие мхов достигает 95%. Почвы — подзолы иллювиально-железистые, в понижениях с четкими признаками оглеения.

Древостой более продуктивный (I-II бонитета), чем в ельнике бруснично-зеленомошном, при полном отсутствии естественного возобновления ели, что служит признаком его нестабильности во временном ряду. Этот тип еловых ассоциаций характерен для района исследований, где большие площади заняты покровными песками с близким уровнем залегания грунтовых вод.

Ельник кисличный (*Piceetum oxalidosum*) на экспериментальных площадках имеет диагностические признаки типа еловых лесов, описанного в северо-западной части южнотаежной подзоны (Сукачев, 1931; Цинзерлинг, 1932; Ниценко, 1960). Сообщества встречаются на небольших по площади участках и в сукцессионном ряду замещаются неморально-кисличными ельниками, обогащенными неморальными видами трав, что характерно и для других районов Валдайской возвышенности и прилегающих территорий (Карпов, Шапошников, 1983).

Почвы характеризуются как дерново-подзолистые иллювиально-железистые в понижениях с признаками поверхностного оглеения. Древостой высокополнотный (I бонитета) с повышенной сомкнутостью крон и равномерным распределением по площади деревьев, возраст которых составляет 100-120 лет. При высоком обилии кислицы (*Oxalis acetosella* L.) сообщество имеет малое видовое разнообразие травяно-кустарничкового и мохового ярусов. Синузильная структура нижних ярусов довольно проста, а флористический состав и структура сообщества типичны для ельников кисличных подзоны южной и средней тайги (рисунок 2).

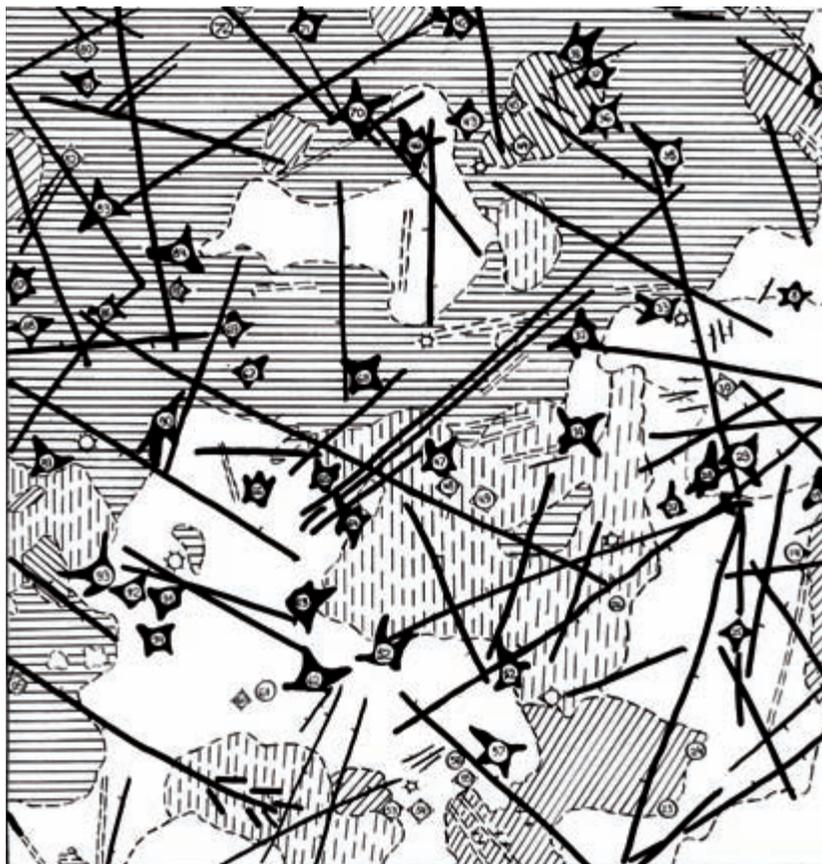


Рисунок 2. Карта-схема пробной площади в ельнике кисличном. На схеме границы растительных ассоциаций показаны пунктиром, стволы деревьев — черным. Масштаб 1: 100

Ельник неморально-кисличный (*Piceetum oxalido-nemoraliosum*) обычно занимает вершины и склоны моренных холмов с дерново-подзолистыми почвами, которые развиваются на супесях, подстилаемых валунными суглинками (рисунок 3). Чисто еловый древостой развивается по I классу бонитета, а его возраст составляет 100-130 лет. В этом типе леса хорошо развит подлесок из рябины и жимолости. Напочвенный покров имеет сложную мозаичную структуру, что определяется различными стадиями его восстановления или нарушения.



Рисунок 3. Карта-схема пробной площади в ельнике неморально-кисличном. На схеме границы растительных ассоциаций показаны пунктиром, стволы деревьев — черным. Масштаб 1: 100

Наиболее широкое распространение получили ассоциации с доминированием кислицы, майника, черники и вейника.

Всего в напочвенном покрове насчитывается до 30 видов травянистых растений. Проективное покрытие 90-95%. В моховом покрове доминируют зеленые мхи, степень покрытия которых составляет 30-40%.

2.2. Картографирование и методы определения запасов фитомассы

Все пробные участки занимали площадь от 1-2 до 6-10 гектаров. Это было связано с особенностями рельефа, историей формирования растительного покрова и антропогенной трансформацией экосистем. На опытных участках выбирались наиболее репрезентативные участки площадью 0,5-1 га, где и проводилось геоботаническое картографирование методом регистрационных точек с нанесением границ растительных ассоциаций (Дылис и др., 1966).

Картографирование, в котором приняли участие ботаники Лаборатории биогеографии ИГАН А.А. Тишков и Т.К. Соболева, проводилось в масштабе 1:100, что позволяло выделять синузидальные группировки и точно определять их площадь. На плане отмечались все деревья, пни, валеж, подрост и подлесок, а также проективное покрытие травяно-кустарничкового и мохового ярусов (рисунки 2-3).

Основываясь на полученных картографических материалах, определяли площади, занятые каждой растительной ассоциацией, с выделением доминантных групп ассоциаций. У всех деревьев измеряли высоту стволов и их диаметр на высоте груди с целью последующего определения запаса фитомассы древостоя (Смирнов, 1971; Методы изучения..., 1978). На опытных площадях проводились работы по определению надземной фитомассы древостоя, подроста и подлеска, травяно-кустарничкового и мохового ярусов растительности. В этих работах помимо автора принимали участие сотрудники Лаборатории биогеографии А.А. Тишков и Т.К. Соболева, а также сотрудник биологического факультета МГУ Н.К. Чернышев и студенты многих вузов.

В ходе проведения этих трудоемких работ мы пользовались общепринятыми методами, которые подробно описаны в соответствующих руководствах (Программа и методика..., 1966, Ньюболд, 1971; Смирнов, 1971; Методы изучения..., 1978). Поэтому лишь кратко остановимся на методах и их модификациях, применявшихся в ходе наших исследований.

Запас фитомассы древостоя определяли по формулам, исходя из зависимости массы отдельных частей дерева ели от его диаметра на высоте груди в диапазоне от 10 до 52 см, которые были предложены В.В. Смирновым (1971) для района работ:

Вес надземной части дерева $Q = D^{2,03} - 360/D^3$

Вес ствола $Q = D^{1,977} - 400/D^3$

Вес древесины ствола $Q = D^{1,94} - 400/D^3$

Вес коры ствола $Q = D^{1,32} - 1000/D^3$

Вес толстых ветвей $Q = D^{1,65} - 12/D$

Вес лапника $Q = D^{1,65} - 9/D$

Вес тонких ветвей $Q = D^{1,43} - 10/D$

Вес отмерших ветвей $Q = D^{1,32} - 10/D$

Вес хвои $Q = D^{1,55} - 10/D$

Кроме того, дополнительно были получены экспериментальные данные о запасах отдельных фракций фитомассы и соотношении между их частями для 9 модельных деревьев ели, отобранных на опытных участках. Для пересчета сырой массы отдельных фракций в сухой вес использовались как литературные источники (Смирнов, Алексеев, 1967; Смирнов, 1971), так и собственные данные, полученные в ходе определения влажности хвои, ветвей и древесины модельных деревьев.

Учет массы древесных корней не проводился. В своих расчетах мы использовали имеющиеся в литературе соотношения между надземной и подземной частью древостоя для близких типов еловых лесов южной тайги (Паршевников, 1962; Куравченко, 1964; Смирнов, 1971; Абражко, 1973; Ватковский и др., 1974).

Запас фитомассы подлеска и подроста определяли путем подсчета деревьев и кустарников на 3-4 площадках 10×10 м в пределах каждой пробной площади. Деревья и кустарники подразделялись на несколько размерных групп. В каждой из них отбиралось по 4-5 экземпляров для определения надземной фитомассы — в свежем и сухом состоянии.

Запас фитомассы травяно-кустарничкового яруса определяли на площадках в 1 м^2 с использованием шаблонов (Программа и методика..., 1966; Методы изучения..., 1978). На каждой пробной площади в пределах ассоциации проводились укосы растений

в 4-5 кратной повторности в период максимального развития травостоя с учетом сезонных фаз. Укосы разбирались по видам и высушивались до воздушно-сухого состояния. Всего было обработано более 100 укосов растений. При расчете запасов фитомассы на площадь экспериментальных участков учитывались сведения о соотношении площадей растительных ассоциаций, полученные в результате картографирования. Расчет запасов фитомассы мхов проводился на основе картирования моховых синузий и разделения стеблей мхов на живые и мертвые части (Тишков, 1978).

Фитомасса лишайников определялась путем их сбора с коры, стволов и ветвей модельных деревьев. Со стволов лишайники собирались на каждом двухметровом отрезке по шаблону 10x10 см в 4-5 кратной повторности. С каждой модельной ветки лишайники снимались полностью. Обработаны результаты учетов лишайников на 9 модельных деревьях и 120 ветвях. Перерасчет запаса фитомассы проводился на основе соотношения деревьев по классам диаметров их стволов.

Для определения фитомассы подземных органов травяно-кустарничкового яруса вырезались почвенные монолиты размером 25x25 см. Затем проводилась ручная разборка крупных корней, а мелкие отмывались на ситах. Всего было разобрано 46 монолитов. В этих трудоемких работах приняла участие сотрудник Лаборатории биогеографии А.Н. Гудына, которой автор выражает свою благодарность.

2.3. Годичная продукция

При определении массы прироста стволовой древесины были использованы результаты измерений прироста, полученные с помощью приростного бурава Пресслера на 80 модельных деревьях (по 20 на каждой пробной площади) за последние 40 лет с последующим перерасчетом для всего насаждения (Смирнов, 1971; Методы изучения..., 1978). Кроме того, в ельнике разнотравно-кисличном в 1980 году у 40 деревьев были взяты тонкие диски древесины, по которым определили прирост древесины стволов за последние 20 лет. Изучение прироста деревьев проводилось одновременно с наблюдениями за их плодоношением на всех пробных площадях. Это позволило выяснить влияние плодоношения на формирование ежегодного прироста древесины, как у отдельных деревьев, так и для разных типов еловых лесов.

Для определения прироста ветвей были обработаны данные по 9 модельным деревьям. На каждом дереве отбирали по 3 модельные ветки — в верхней, средней и нижней частях кроны (Родин и др., 1968). Учет прироста хвои и ауксибластов проводился на ветках модельных деревьев, для которых ежегодно определялось соотношение между однолетней и многолетней хвоей, генеративными органами деревьев ели (Глазов, Тишков, Макридин, 1979).

Учет цветения и плодоношения древостоев проводился по глазомерной методике Каппера, которая считается универсальной и рекомендована для оценки плодоношения хвойных пород (Каппер, 1954; Корчагин, 1960; Справочник по лесосеменному делу, 1978).

Поскольку метод Каппера не дает возможности оценить продукцию генеративных органов в абсолютных показателях, то параллельно проводились исследования по учету количества и массы формирующихся на деревьях мужских и женских стробилов. Учет женских стробилов (шишек) проводился ежегодно на всех плодоносящих деревьях каждой пробной площади с помощью бинокля. Одновременно проводился учет шишек на модельных срубленных деревьях (12), что позволило рассчитать ошибку метода учета. Сравнение двух методов показало, что ошибка при учете шишек с помощью бинокля в малоурожайный год составляет не более 5-10%, а в период обильного плодоношения может возрастать до 15-20% от числа женских стробилов на дереве.

Определение потенциальной продукции шишек проводилось путем измерения их размеров и массы в конце периода роста. Продукция шишек рассчитывалась на основе данных количественных учетов и их массы. За период работ было проведено измерение размеров и массы более 10 тыс. шишек.

Потенциально возможный урожай семян ели определялся по числу здоровых семян и плодущих чешуй на больших сериях шишек. В годы плодоношения деревьев трижды за вегетационный сезон — в июне, июле и сентябре определяли размер и массу шишек, число плодущих и не плодущих чешуй, процент поврежденных, недоразвитых и целых семян, их среднюю массу. При этом масса шишек и семян определялась как в свежем, так и в абсолютно сухом состоянии. Количество и масса мужских стробилов (пыльников) определялась с помощью опадоуловителей, установленных по 40 штук на каждой пробной площади, а также на ветках модельных деревьев. Все полученные данные обрабатывались методами вариационной статистики.

2.4. Запасы мертвого органического вещества

Запасы лесной подстилки определялись на каждой пробной площади по результатам учета в 40–50 пробах размером 50х50 см. При отборе проб учитывали соотношение площадей растительных ассоциаций и мозаику древесного яруса (Карпачевский, Киселева, 1968). Пробы подстилки не подразделялись на подгоризонты, а целиком доставлялись в лабораторию в матерчатых мешках. В лаборатории проводилась ручная разборка проб подстилки, из которых удалялись минеральные примеси и живые части растений. Затем пробы подстилки высушивали и определяли ее массу. По результатам учетов массы подстилки определяли ее запас на пробной площади.

Массу мертвой древесины учитывали путем пересчета всех мертвых деревьев, стоящих на корню, с последующим определением их объема и массы по соответствующим таблицам и формулам (Смирнов, 1971 и др.). Запас мертвой древесины, находящейся на поверхности почвы, учитывали в пределах пробных площадей на четырех площадках по 5х5 м. Объем стволовой древесины определяли по результатам измерений длины и диаметра стволов деревьев с последующим расчетом их массы.

При определении запасов гумуса были использованы опубликованные данные из работ почвоведов, проводивших работы в лесах Валдая (Ватковский, Гришина и др., 1972; Ватковский, Головенко, Гришина и др., 1974 и др.).

2.5. Численность и биомасса гетеротрофных организмов

2.5.1. Численность беспозвоночных животных. Во всех типах ельников проводились учеты численности и массы беспозвоночных животных. Беспозвоночные учитывались различными методами в почве, подстилке, травяно-кустарничковом и моховом ярусах, кронах подроста и древостое. Собранные данные, конечно, неравноценны по объему, полноте и достоверности, но они позволили относительно полно охарактеризовать население основных групп беспозвоночных животных еловых лесов.

При учетах почвенной фауны применялись общепринятые методы, описанные в соответствующих методических руководствах (Макфедьен, 1965; Программа по изучению почвенной фауны, 1967; Фасулати, 1971; Гиляров, 1975 и др.). В своих рабо-

тах мы ограничились учетом мезофауны, микроартропод и нематод. При определении численности и массы других групп почвенных беспозвоночных использовались литературные данные.

Мезофауна учитывалась методом ручной разборки почвенно-подстилочных проб из почвенных монолитов размером 25x25 см (Гиляров, 1975). Обнаруженных в пробах беспозвоночных подсчитывали, обездвигивали эфиром или хлороформом, а затем определяли их размеры и массу. Учеты мезофауны проводились в полевые сезоны 1974-77 гг. в трех типах ельников: зеленомошном, кисличном и ельнике разнотравно-кисличном. Учеты почвенной мезофауны проводились дважды за сезон в июне и августе. В каждой серии учетов пробы отбирались в 4-5-кратной повторности в каждой из растительных ассоциаций. Образцы подстилки и почвы выкапывались вместе с растительностью и доставлялись в лабораторию в полиэтиленовых мешках. Определялась численность и масса (живой вес) беспозвоночных путем взвешивания на торсионных весах с точностью до 0,1 мг. За период с 1973-77 гг. обработаны результаты учетов 320 проб. В работах по учету почвенных беспозвоночных большую помощь автору оказали Н.В. Кручина и А.С. Войцик, а также студенты многих вузов.

Для определения численности и биомассы беспозвоночных, живущих в мертвой древесине, были взяты пробы (18 проб) из стволов, находящихся на разных стадиях разрушения. Из стволов упавших деревьев отбирались куски определенного объема, в которых проводился учет беспозвоночных.

Герпетобий. Подвижные беспозвоночные мезофауны, обитающие в подстилке и моховом покрове, учитывались с помощью ловчих банок (Тихомирова, 1975). Банки с направляющими заборчиками устанавливались по 5 шт. в каждой растительной ассоциации в двух типах ельниках (зеленомошный и разнотравно-кисличный). Отлов герпетобия проводился в 1976-77 гг. с июня до середины сентября. Всего было отловлено более 10 000 беспозвоночных разных систематических групп.

Микроартроподы (панцирные клещи, коллемболы) и нематоды учитывались в моховом покрове, подгоризонтах подстилки, мертвой древесине, гумусовом и минеральном горизонтах почв. Количественный учет микроартропод проводился с помощью электротермоэлектратора (Буланова-Захваткина, 1967; Гиляров, 1975 и др.). Каждый образец находился в термоэлектраторе не менее двух суток, что обеспечивало наиболее полное извлечение животных.

Пробы для учета микроартропод отбирались одновременно с учетами мезофауны, а размер проб составлял от 125 до 1000 см³. В каждой растительной ассоциации пробы отбирались в 3-4-кратной повторности. Всего было обработано 120 проб. Для каждой пробы определялась масса субстрата, что было необходимо для расчета численности и биомассы животных. Разбор и идентификация проб микрофауны осуществлены ассистентом кафедры зоологии и дарвинизма МГПИ им. В.И. Ленина Е.Ю. Зайцевой, которая любезно согласилась проделать эту трудоемкую работу, за что автор выражает ей искреннюю благодарность. Разбор и определение части проб микроартропод проведены Е.Ф. Бурловой, которой автор также выражает свою признательность.

Нематоды учитывались методом флотации, а образцы почвы и подстилки (всего обработано 30 проб) отбирали в двух типах ельников — зеленомошном и кисличном. Разбор и определение основных групп нематод проведено С.Н. Кручиной. Автор выражает ему свою благодарность и признательность.

Население крон деревьев. Учеты населения беспозвоночных животных в кронах деревьев проводились в 1974-76 гг. на модельных деревьях (9) и модельных ветках деревьев (27), с которых собрано более 1500 беспозвоночных разных систематических групп. При учетах беспозвоночных животных в кронах деревьев ветви срезались в верхнем, среднем и нижнем ярусе крон деревьев. Каждая ветвь помещалась в бязевый полог, где подвергалась обработке хлороформом. Учеты проводились в утренние часы, когда большинство беспозвоночных малоподвижно в связи с низкими температурами воздуха. Подсчет и определение массы беспозвоночных животных проводились в лаборатории. Беспозвоночных обитателей елового подроста учитывали на ветвях и целых кронах модельных деревьев (12), на которые набрасывали полог с последующей обработкой хлороформом.

Все учеты обитателей крон деревьев проводились дважды в течение вегетационного сезона. Первая серия учетов проходила в июне, а вторая — в конце июля-начале августа. Это позволяло проследить изменения в составе населения крон деревьев на протяжении вегетационного периода.

В определении отдельных групп беспозвоночных неоценимую помощь оказали многие специалисты: А.Л. Тихомирова, К.Ю. Еськов, Л.Б. Рыбалов, Е.Ю. Зайцева, Т.С. Перель, Н.А. Кузнецова, Н.П. Кривошеина, А.Я. Друк, С.И. Головач, которым автор выражает свою признательность и благодарность.

2.5.2. Численность позвоночных животных. При определении численности и биомассы позвоночных животных мы ограничились ежегодными учетами мелких млекопитающих, птиц и земноводных. Для определения численности других групп животных были использованы данные Госохотинспекции по Новгородской области.

Учеты мелких млекопитающих (мышевидных грызунов и землероек) проводились на постоянных площадках методом ловушко-линий в 1974-80 гг. За период работ обработаны данные учетов более 3000 ловушко-суток и поймано 320 зверьков. В этой работе большую помощь оказали Н.В. Чернышев, Е.А. Шварц, И.Ю. Попов и И.А. Жигарев.

Учеты крота проводились на постоянных площадках с помощью кротоловок. Обработаны результаты учетов более 200 ловушко-суток, поймано 42 зверька.

Птицы учитывались методом картирования гнезд и поющих самцов в гнездовой период (май-июнь) на постоянных пробных площадях размером 2-4 гектара. Пробные площади были заложены в ельнике зеленомошном и ельнике разнотравно-кисличном. Учеты проводились в течение 3 лет в 1976-79 гг. Кроме весенне-летнего учета птиц проводились осенние учеты птиц на площадках и постоянных маршрутах с регистрацией всех встреченных птиц на карте. Кроме автора в учетах птиц принимала участие И.Г. Потапова. Используются также материалы учетов, полученные К.О. Коротковым и Н.С. Морозовым на соседних участках еловых лесов.

Учеты земноводных проводились в 1974-78 гг. на постоянных площадках размером 0,25 га путем полного вылова всех встреченных животных в вечерние часы или сразу после дождя на протяжении всего теплого периода года с мая по октябрь два-три раза в месяц. В учетах земноводных активное участие принимала О.А. Леонтьева и студенты. При расчетах биомассы амфибий учитывались данные о возрастном составе их популяций, численности и массе животных (Глазов, 1975).

2.5.3. Биомасса животных. Биомасса основных систематических групп животных определялась на основании данных учетов их численности на единицу площади и по их средней живой массе. Средняя масса тела большинства групп беспозвоночных животных устанавливалась экспериментально, путем взвешивания серий экземпляров на торсионных весах. Всего проведено фиксирование массы более 5000 экземпляров беспозвоночных. Мелких беспозвоночных (клецки, коллемболы,

нематоды и др.) взвешивали навесками, в которые входили десятки экземпляров животных, а также с помощью метода номограмм. При определении массы отдельных групп беспозвоночных использованы собственные оригинальные данные, метод номограмм о соотношении массы и размеров тела животных, а также были привлечены многочисленные литературные источники (Второв, 1971; Мазанцева, 1975; Чернов, 1975; Dungen, 1968 и др.).

Биомасса позвоночных животных (амфибии, рептилии, птицы и млекопитающие) измерялась на основе учетов численности этих групп животных и их средней массы для каждой популяции. Были получены среднесезонные данные по численности и биомассе амфибий, воробьиных птиц, мышевидных грызунов, обыкновенной белки, крота, землероек, зайца-беляка, лесной куницы. При определении биомассы крупных животных, таких, как лось, кабан, волк, медведь и другие, использовались данные о их численности в районе работ и массе взятые из литературы.

Для более полной характеристики гетеротрофных организмов экосистем ельников южной тайги, в работе приводятся сведения о массе и численности макро- и микромицетов, бактерий и простейших. Количественные данные по этим группам гетеротрофных организмов были взяты нами из работ авторов, проводивших свои исследования на Валдае или в близких по типу и структуре сообществах еловых лесов с последующим перерасчетом для наших объектов (Бабьева, Мирчик и др., 1974; Богоев, 1981; Гельцер, 1982; Бурова, 1985).

2.6. Изучение роли животных-фитофагов в формировании первичной продукции еловых лесов

Работы по исследованию роли основных групп животных-фитофагов в продукционном процессе еловых лесов проводились впервые, поэтому нам пришлось разработать новые или модифицировать существующие методики, с помощью которых возможно было оценить участие фитофагов в потреблении хвои и генеративных органов ели.

Участие животных-фитофагов в биопродукционном процессе еловых лесов изучалось на примере наиболее массовых зеленоядных насекомых, в который входят хвоегрызущие и сосущие насекомые, постоянно живущие в кронах ели.

Все работы этого цикла проводились в полевые сезоны 1976-80 гг. в ельнике зеленомошном и ельнике кисличном.

2.6.1 Насекомые-филлофаги. Воздействие насекомых-филлофагов на продукцию хвои еловых древостоев определялось путем периодических учетов повреждений насекомыми хвои и ауксибластов на ветках модельных деревьев. Ежегодно на каждой пробной площади отбиралось по 3 модельных дерева, на которых проводился учет повреждений от разных функциональных групп насекомых-филлофагов. На модельных ветках, отобранных из разных частей крон, определяли параметры прироста хвои и ауксибластов, характер их повреждения насекомыми.

В течение каждого вегетационного периода проводили два учета прироста и повреждения хвои и ауксибластов: первый в начале июня, что совпадало с периодом интенсивного роста хвои и ауксибластов, а второй с начала июля до конца августа, когда происходит одревеснение ауксибластов. В 1976 году изучение динамики побегообразования и их повреждения насекомыми проводились через каждые 10 дней, с момента раскрывания почек до окончания роста побегов в начале сентября. В этой трудоемкой работе автору помогали многие сотрудники отряда — А.А. Тишков, А.И. Макридин, О.В. Честных и студенты.

В каждый срок наблюдений с модельных деревьев срезалось по 3–5 ветвей, которые отбирались в верхнем, среднем и нижнем ярусах крон. Для этих веток определялись следующие параметры: длина, диаметр, общая масса. Ветви разделялись на следующие фракции: древесная и охвоенная части, генеративные органы, ауксибласты, сухие ветки, лишайники. Определялся сырой и сухой вес всех фракций.

Ауксибласты подразделялись по характеру их расположения на ветках на три категории: побеги, образовавшиеся из концевых, боковых и спящих почек. В необходимости выделения разных групп побегов мы убедились при изучении архитектоники прироста ветвей ели. Оказалось, что побеги, вырастающие из разных почек, обладают достоверными различиями в интенсивности и фенологии роста, что обуславливает их неодинаковую повреждаемость насекомыми-филлофагами (Глазов, Тишков, Макридин, 1979). У всех категорий побегов определяли массу во влажном и сухом состоянии. Причем каждая категория побегов подразделялась на четыре группы: неповрежденные, поврежденные хвоегрызущими насекомыми, поврежденные сосущими (тлями), поврежденные хермесами. В каждой группе измерялась длина всех побегов. Среди побегов, поврежденных

разными функциональными группами насекомых, отбиралось по 20 побегов, на которых проводился подсчет числа съеденных или поврежденных насекомыми хвоинок (рисунок 4). За период работы проведена обработка 54 веток с 9 модельных деревьев, измерена и определена масса более 10 тысяч побегов.

В каждой группе побегов у 10 из них бритвой срезалась вся хвоя, при этом она подразделялась на поврежденную и неповрежденную насекомыми. Среди этих категорий хвои отбирались средние пробы по 100 хвоинок в 5-10-кратной повторности для определения их массы на торсионных весах. Разница в массе неповрежденной и поврежденной хвои принималась за величину зоогенного воздействия насекомых-фитофагов на продукцию хвои. При полном объедании хвои насекомыми восстанавливался ее нормальный вес на период учета. При всех сравнениях масса 100 хвоинок служила показателем жизнеспособности дерева и критерием определения характера воздействия насекомых-филлофагов на продукцию хвои.

На основе данных о фенологии роста хвои и побегов, а также характере воздействия насекомых-филлофагов определялись зоогенные потери фитомассы хвои в абсолютных показателях массы и калорийности. Учитывались как прямые потери за счет потребления хвои, так и косвенные — за счет изменения в характере роста побегов.

В годы формирования плодоношения деревьев одновременно с работами по определению влияния насекомых на рост хвои и побегов проводилось изучение влияния плодоношения на процессы формирования зеленой массы. В эти годы (1977-80) на одних и тех же площадях подбирались группы деревьев с разной интенсивностью плодоношения, среди которых отбирались модельные. Это позволило изучить влияние плодоношения деревьев на формирование ими продукции хвои и ауксипластов, определить характер и интенсивность повреждения хвои и побегов на этих деревьях от разных групп насекомых-филлофагов. Полученные в ходе работ большие массивы данных были обработаны методами вариационной статистики. В обработке материалов приняли активное участие А.И. Макридин и О.В. Честных, которым автор признателен за оказанную помощь.

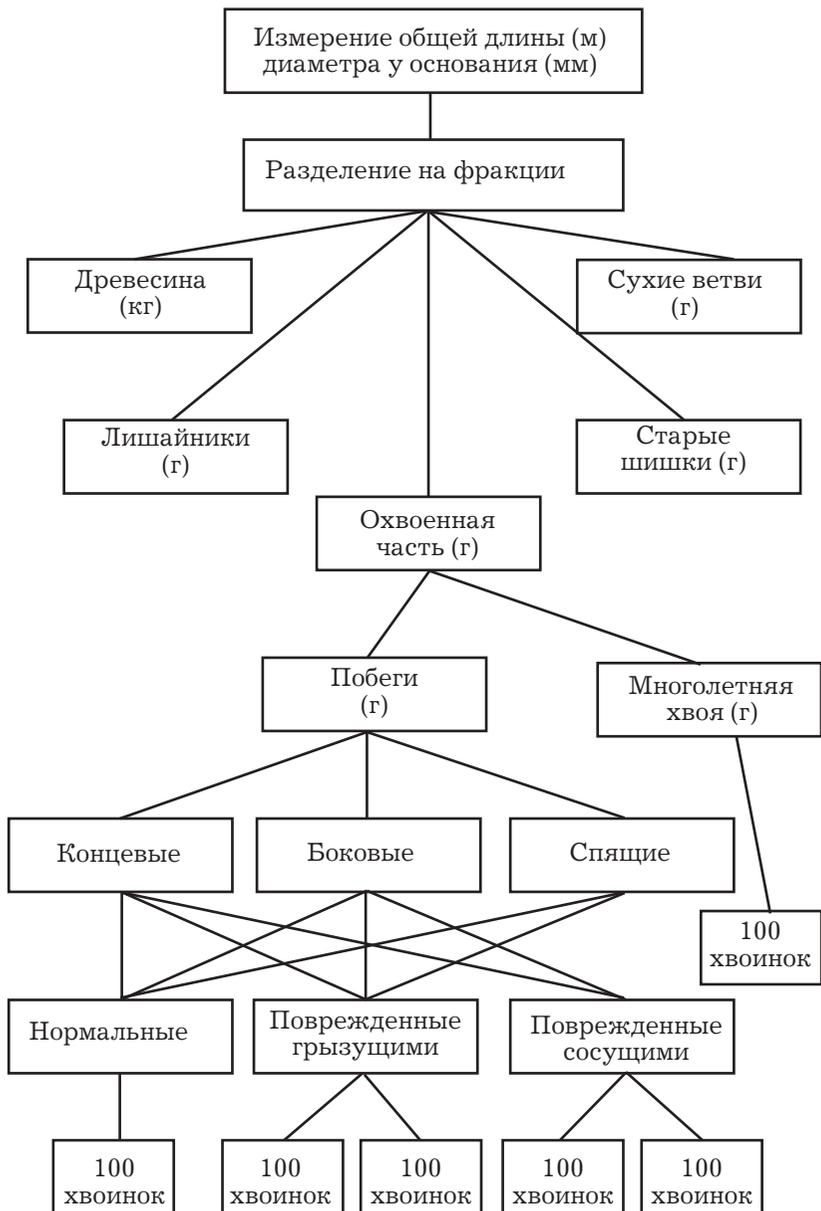


Рисунок 4. Схема обработки модельной ветки ели для определения массы её фракций и характера повреждений хвои и побегов насекомыми-филлофагами

2.6.2. Животные-карпофаги. В темнохвойных лесах большую функциональную роль играют животные-карпофаги (потребители семян и генеративных органов). Различным сторонам деятельности отдельных систематических групп животных-карпофагов было посвящено большое число исследований (Реймерс, 1966; Формозов, 1976; Стадницкий, 1978 и др.). Вместе с тем, работ о влиянии всего комплекса животных-карпофагов на продукционный процесс и естественное возобновление древесных пород очень мало (Smith and Balda, 1979). Поэтому в своих исследованиях мы обратили особое внимание на участие этой группы животных в продукционном процессе еловых лесов и их возможную роль в формировании продукции генеративных органов у деревьев.

Характер зоогенного воздействия животных-карпофагов (насекомые, позвоночные-карпофаги) на продукцию генеративных органов определяли, учитывая прямые и косвенные потери в результате деятельности разных групп потребителей. Воздействие личинок насекомых на рост и развитие женских стробилов определяли на основе учетов их плотности и характера воздействия наиболее массовых видов. На протяжении вегетационного периода в сериях шишек, собранных с модельных деревьев, определяли плотность личинок насекомых и их массу. Воздействие насекомых на рост шишек и формирование в них семян определяли путем сравнения серий неповрежденных и заселенных насекомыми стробилов, числа поврежденных семян. Эти учеты проводились в течение трех сроков (середина июня, начало июля, конец августа), что позволило определить воздействие на продукцию женских стробилов и семян разных сезонных групп насекомых-конобионтов. Косвенные потери продукции семян регистрировались по числу недоразвитых семян, их всхожести, срокам созревания, а также времени раскрытия чешуй шишек.

Учеты личинок насекомых в шишках проводили также в «кислых» шишках (т. е. сброшенных на землю позвоночными животными). Это позволило определить смертность в них личинок насекомых. За период работы были проведены учеты насекомых более чем в 10 тысячах шишек ели. Все полученные данные обработаны методами вариационной статистики.

Средообразующая деятельность позвоночных-карпофагов, в том числе и их участие в процессах формирования женских стробилов и семян ели, исследовалась на пробных площадях и соседних с ними участках еловых лесов. Ежегодно на протяжении все-



Рисунок 5. Опадоуловители, которые использовались и для учета выпавших семян ели. Пробная площадь в ельнике кисличном. Март 1979 г.



Рисунок 6. Учет возобновления ели на пробной площадке в ельнике зеленомошном. Работы проводят Н.С. Казанская (слева) и Т.К. Соболева (июнь 1975 г.)



Рисунок 7. Снятие рамок с опадом на пробной площадке в ельнике неморально-кисличном. Работы проводят Н.Ю. Тишкова и А.А. Тишков (октябрь 1976 г.)

го периода работы на всех пробных площадях проводились картографирование и подсчет деревьев, на которых кормились позвоночные-карпофаги (белка, клест, большой пестрый дятел). Все шишки с мест кормления животных собирались и подсчитывались. При этом их делили на три класса — целые, съеденные наполовину и полностью. В каждом классе определялось число полноценных семян, поврежденных и недоразвитых. Исходя из соотношения этих показателей для каждой категории шишек, определяли зоогенные потери.

Под деревьями, на которых кормились животные, кроме подсчета сброшенных шишек и содержащихся в них семян, проводился учет семян и крылышек в подстилке и в опадоуловителях, установленных на каждой пробной площадке (по 40 штук на площадке). Доступ животных к семенам, попавшим в опадоуловители, был ограничен крупноячеистой сеткой (рисунок 5). Эти подсчеты делались весной после схода снега, что позволило оценить потребление семян позвоночными животными с момента обсеменения до момента учета. Пробы подстилки размером 25x25 см для учета семян отбирали с учетом мозаики растительных ассоциаций и проекций крон деревьев первого яруса.

Пробы подстилки отбирались также на местах кормления позвоночных-карпофагов, что дало возможность определить мозаику семенного запаса и выявить роль отдельных групп животных в перераспределении семян и шишек ели под пологом леса. В каждой пробе подстилки или порции опада проводился разбор семян на следующие фракции: здоровые семена, поврежденные и недоразвитые. Отдельно определяли число крылаток, не поедаемых животными, что позволяло установить общие зоогенные потери семенной продукции. За период работ было разобрано более 300 проб подстилки и определено качество семян более чем в 200 пробах опада. В этой трудоемкой работе автору помогали многие сотрудники отряда, а Н.В. Чернышев провел статистическую обработку большей части собранного материала.

Кроме учетов семян в подстилке ежегодно проводились учеты естественного возобновления ели на постоянных трансектах и учетных площадках на каждой пробной площадке (рисунок 6). Подсчет возобновления проводился после урожайных лет (1973, 1975, 1977, 1978 гг.). Работы проходили в июне, сентябре-октябре и весной следующего года. Возобновление ели учитывалось отдельно в каждой растительной ассоциации, обращалось внимание на формы микрорельефа. В этот период регистрировалось число

всходов на 1 м², их состояние, характер зоогенных повреждений и причины их гибели, если таковые можно было установить визуально. В проведении этой работы большую помощь автору оказали сотрудники Лаборатории биогеографии Н.С. Казанская, Т.К. Соболева и студенты.

2.7. Сапрофаги

Разрушение растительных остатков в лесах таежной зоны происходит под влиянием комплекса абиотических и биотических факторов. Абиогенная минерализация является результатом воздействия солнечной радиации, температуры и осадков. Биотическая минерализация осуществляется на фоне абиотических процессов за счет воздействия целого комплекса сапрофильных организмов — грибов, бактерий, микрофлоры и беспозвоночных животных. Значение отдельных групп организмов в процессах деструкции плохо исследовано и часто интегрировано, что затрудняет их изучение. Вместе с тем, довольно условно можно выявить роль отдельных организмов в этих процессах, хотя это и не всегда оправдано.

В 1975-77 гг. в двух типах ельников (зеленомошном и разнотравно-кисличном) были заложены серии опытов по определению скорости минерализации растительных и животных остатков. При закладке и проведении опытов применялись методики аналогичные тем, которые использовали в своих работах в лесостепных дубравах Р.И. Злотин и К.С. Ходашова (1974). Серии опытов закладывались в двух вариантах — в подкroновом пространстве и на осветленных участках («окнах»), образовавшихся за счет вывала деревьев первого яруса (рисунок 7). В обоих случаях предварительно подготовленный растительный или животный опад помещался в деревянные рамки размером 25x25 см с высотой бортов 4-5 см. Снизу рамки были обтянуты капроновой сеткой с ячейей 1 мм и дырками до 4-5 мм, что давало доступ к опадy всех видов почвенных беспозвоночных. Сетка препятствовала рассыпанию опада, причем в рамки помещали крупный опад — листья деревьев и злаков, веточки и шишки. Сверху рамки были затянуты тонкой рыболовной сеткой, что предохраняло опад от выдувания ветром. Каждый вариант опыта с одной фракцией опада включал 4 рамки, а на протяжении 2 лет в опытах было использовано 60 рамок.

Одновременно с опытами в рамках были проведены серии экспериментов по определению скорости минерализации листо-

вого и корневого опада, помещенного в мешочки из капроновой ткани. Достоинства и недостатки этого метода рассмотрены в ряде публикаций (Малишевская, 1973; Злотин, Ходашова, 1974; Chanks, 1967; Styles, 1967; Will, 1967;).

Для проведения опытов использовали мешочки с ячеей разного размера (0,05 мм; 1 мм; 5 мм), что позволяло примерно оценить участие в процессах деструкции микроорганизмов (0,05 мм), микроорганизмов совместно с микрофауной (1 мм) и всего комплекса сапротрофов, включая представителей почвенной мезофауны (4-5 мм).

Для каждой серии опытов готовились четыре равные навески одной фракции опада, которые закладывались в мешочки, и в зависимости от его состава, помещались в моховой покров, на поверхность подстилки или в почвенные горизонты. Смешанный еловый опад и лишайники раскладывались на поверхность подстилки, а отмершая часть мхов — под слой живого мха, корни злаков — под подстилку и в гумусовый почвенный горизонт, а корни кустарничков — в гумусовый и подзолистый горизонты.

В каждой серии опытов использовали по 12 мешочков, т. е. по 4 в каждом варианте. Всего 144 мешочка. Они были заложены в июне 1975 года и сняты через два года. После окончания опыта навески опада очищались от минеральных примесей, определялась их сухая масса. По разнице в первоначальной и окончательной массе навески рассчитывались ее потери в процессе деструкции. За период экспозиции поставленный эксперимент позволял получить данные об относительной скорости деструкции растительных остатков на первых этапах его разрушения с участием в этом процессе различных групп организмов. Все результаты опытов были обработаны методами вариационной статистики.

Одновременно с определением скорости деструкции опада и участия в этих процессах разных групп сапротрофных организмов были проведены опыты по исследованию скорости минерализации клетчатки как одного из основных компонентов растительных тканей (Виноградский, 1952; Имшенецкий, 1953).

В опытах использовалась хлопчатобумажная ткань (бязь), которую применяли для этих же целей и другие авторы (Злотин, Чуканова, 1973; Мирошниченко, 1973 и др.). Промытую от крахмала и посторонних примесей ткань разрезали на полоски размером 10x20 см и высушивали до постоянного веса. Затем полоски ткани помещали на поверхность подстилки

и ее генетические горизонты, под подстилку и моховой покров. В почвенные горизонты помещали полоски ткани, прикрепленные на алюминиевые рамки, которые плотно прижимали кодной из стенок почвенного разреза (0-30 см в глубину), а с другой стороны засыпали почвой в соответствии с глубиной ее залегания. Каждая рамка обтягивалась тремя полосками ткани, что соответствовало глубинам 0-10 см; 10-20 см; 20-30 см. Каждый вариант опыта имел 4-кратную повторность. Закладка опытов проводилась в основных типах растительных ассоциаций ельника разнотравно-кисличного и ельника зеленомошного. Было проведено 20 серий опытов. Для определения сезонности процессов деструкции клетчатки эксперимент проводился в три срока: первый — с сентября 1975 года по октябрь 1976 г.; второй — с июня по октябрь 1976 г.; третий — с октября 1976 г. по май 1977 г. Потери массы ткани за каждый период экспозиции служили показателем скорости процессов минерализации клетчатки. Учитывалась сезонная динамика температуры и влажности почвы.

В этих работах, кроме автора, принимали участие Н.В. Чернышев и Е.Н. Константинова.

ЗАПАСЫ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА И ПРОДУКТИВНОСТЬ ЕЛОВЫХ ЛЕСОВ ВАЛДАЯ

3.1. Структура запасов органического вещества

В состав органического вещества наземных экосистем входят фитомасса, микробомасса, зоомасса, мортмасса и почвенный гумус. Данные о полных запасах органического вещества в зональных экосистемах довольно ограничены (Базилевич, 1983, 1990). Для большинства экосистем обширной лесной зоны России сведения о структуре запасов органического вещества практически отсутствуют или представлены в основном данными о запасах фитомассы. Имеется ряд работ, в которых представлены сведения о структуре, запасах фитомассы и первичной продукции разных типов леса бывшего Советского Союза (Ремезов, Быкова, Смирнова, 1959; Родин, Базилевич, 1965; Поздняков, Протопопов, Горбатенко, 1969; Уткин, 1970, 1975; Молчанов, 1971; Смирнов, 1971; Протопопов, 1975 и др.).

В то же время, сведения о структуре и запасах биомассы других компонентов органического вещества остаются до сих пор неполными. Это связано с недооценкой многими исследователями роли мортмассы и гетеротрофных организмов в структуре запасов органического вещества наземных экосистем. В своей работе мы постарались восполнить этот пробел для экосистем ельников южной тайги.

Одной из немногих территорий в Европейской части России, где достаточно полно были исследованы основные компоненты природных экосистем, стали стационарные участки Валдайского филиала Государственного гидрологического института (ВФ ГГИ), расположенные вокруг Валдайского озера. Здесь на протяжении долгого времени проводились комплексные исследования лесных ландшафтов (Гришина, Васильевская, Самойлова, 1976; Ватковский, 1976; Головенко, Лазукова, Шуйцев, 1976; Глазов, 1986 и др.). На постоянных пробных площадях изучались различные типы лесов южной тайги, что позволило получить данные о микроклимате, водном балансе, характере водного стока и его химическом составе, запасах фитомассы и первичной продукции этих сообществ (Смирнов, 1971; Ватковский, 1976;

Головенко, Лазукова, Шуйцев, 1976; Глазов, 1986; Сысуев, 1986; Тишков, 1986; Федоров, Марунич, 1986 и др.). Наши исследования дополнили эти работы в плане определения запасов фито- и мортмассы, гумуса и биомассы основных групп гетеротрофных организмов.

3.2. Запасы фитомассы

По сравнению с другими районами южной тайги, еловые леса Валдайской возвышенности обладают более высокой продуктивностью (Смирнов, 1971; Карпов и др., 1973). В пределах автономных позиций ландшафта продуктивность спелых еловых лесов может быть различной. Высокая продуктивность разнотравно-кисличных ельников с элементами неморальной растительности связана с их произрастанием на вершинах и склонах моренных холмов, где развиваются дерново-подзолистые почвы. Для этих почв характерна хорошая аэрация, большая водоудерживающая способность, высокое содержание гумуса и элементов минерального питания. Все это способствует формированию здесь высокопродуктивных растительных сообществ (Ватковский и др., 1972; Головенко и др., 1976; Глазов, 1986).

Ниже мы приводим результаты определения запасов фитомассы и первичной продукции трех типов ельников на постоянных пробных площадях (таблица 3).

В пределах исследуемой территории самые большие запасы фитомассы накапливают спелые ельники разнотравно-кисличные и кисличные, произрастающие на автономных позициях рельефа. Только в этих условиях запасы фитомассы в надземной и подземной сферах этих экосистем могут достигать 350-370 т/га сухой массы, а иногда и 400 т/га. Полученные нами данные хорошо согласуются с материалами других авторов (таблица 4).

Меньшие запасы биомассы при том же возрасте и полноте древостоя имеют ельники кисличные, которые произрастают на подзолах иллювиально-железистых. Почвы здесь развиваются на маломощных супесях и легких суглинках, подстилаемых песками, что значительно снижает их водоудерживающую способность. Кроме того, эти почвы менее богаты элементами минерального питания.

Ельники зеленомошные имеют самые низкие показатели продуктивности среди еловых лесов, произрастающих на автономных позициях рельефа. Как правило, эти ельники занимают

Таблица 3

**Запасы фитомассы и первичная продукция ельников Валдая
(В – запас в т/га, Р – продукция в т/га/год, сухая масса)**

Компоненты фитомассы	Тип ельника					
	Разнотравно- кисличный		Кисличный		Зелено- мошный	
	В	Р	В	Р	В	Р
Надземная	281,47	10,96	279,72	10,04	184,33	6,78
Зеленая	17,20	2,96	15,17	2,19	13,58	1,83
Хвоя	15,60	2,20	14,30	2,00	13,00	1,80
Листья кустарников	0,12	0,12	0,10	0,10	Нет	Нет
Травы	0,60	0,60	0,05	0,05	Нет	Нет
Эпифитные лишайники	0,80	0,04	0,72	0,04	0,58	0,03
Одревесневшая	264,85	8,0	254,55	7,85	170,75	4,95
Стволы	226,30	4,50	228,50	4,57	151,40	3,00
Ветки	36,40	2,55	34,70	2,43	18,70	1,30
Шишки	0,55	0,55	0,50	0,50	0,45	0,45
Ауксибласты	0,80	0,10	0,60	0,10	Нет	Нет
Стебли кустарничков	0,30	0,30	0,25	0,25	0,20	0,20
Подземная	66,00	2,64	82,05	2,47	57,00	1,60
Корни деревьев	64,00	1,90	81,00	2,27	57,00	1,60
Корни кустарничков	1,40	0,14	1,00	0,15	Нет	Нет
Подземные органы трав	0,60	0,60	0,05	0,05	Нет	Нет
Общая фитомасса и продукция	348,07	13,10	361,77	12,47	241,33	8,38

озовидные гряды и зандровые равнины. Почвообразующей породой здесь служат пески и супеси, что обуславливает плохую водоудерживающую способность почв и бедность элементами минерального питания. В этих условиях развиваются типичные подзолы. Продуктивность ельников зеленомошных и черничных в понижениях рельефа на подзолистых и подзолисто-глеевых почвах значительно меньше. Мы не изучали продуктивность сфагновых ельников, но, по сведениям других авторов, она значительно ниже продуктивности ельников зеленомошных (Головенко и др., 1976).

Во всех типах еловых лесов, произрастающих на автономных элементах ландшафта, в структуре запасов фитомассы в надземной и подземной сферах доминирует древесной (таблицы 3-4).

Таксационные характеристики древостоев и

Тип леса	Элемент рельефа, тип почвы	Характеристика древостоя				
		возраст, лет	высота, м	диаметр, см	бонитет	кол-во стволов/га
Ельник кисличный ¹	моренные холмы, дерново-подзолистая	80	27	34	1	600
Ельник кисличный ²	камь, палево-подзолистые	80	30	35	1	415
Ельник кисличный	моренные холмы, палево-подзолистые	100	28	34	1	800
Ельник разнотравно-кисличный ¹	моренные холмы, дерново-подзолистая	80	27	32	1	675
Ельник разнотравно-кисличный ³	моренные холмы, дерново-подзолистая	75	28	32	1	364
Ельник разнотравно-кисличный	моренные холмы, дерново-подзолистая	120	32	34	1	530
Ельник зелено-мошный ¹	озовидная гряда, подзолистые	90	25	23	2	534
Ельник зелено-мошный	озовидная гряда, подзолистые	100	24	23	2	820
Ельник чернично-зелено-мошный ¹	надпойменная терраса, подзолистая	100	25	22	2	824
Ельник сфагновый ¹	озерная терраса, подзолисто-глеевые	100	20	23	3	283

Примечание: 1 — (Головенко и др.,1976); 2 - (Ватковский и др.,1974);
3 - (Смирнов, 1971)

Таблица 4

запас фитомассы в основных типах ельников Валдая

Запас фитомассы (т/га) / (% от запаса)								
Древостой				Травы, кустарнички	Лишайники	Мхи	Корни	Общий запас
стволы	ветви	хвоя	всего					
262,4 63,5	43,9 10,6	17,7 4,3	317,4 76,8	не опр.	не опр.	не опр.	89,2 21,6	413,2 100
198,1 54,8	56 15,5	24,3 6,7	278,4 77	не опр.	не опр.	не опр.	82,9 23	361,3 100
228,5 64	34,7 9,7	10,9 3,2	274,1 76,8	0,05	0,7 0,2	0,5 0,1	81,6 23	357 100
250,9 63,5	42 10,6	16,9 4,3	309,8 78,4	не опр.	не опр.	не опр.	85,4 21,6	395,2 100
191,6 67,4	27,4 9,6	12,8 4,5	231,8 81,6	0,8 0,3	не опр.	не опр.	51,5 18,2	284,1 100
226,3 67,2	32,8 9,7	12 3,6	271,1 80,5	0,6 0,15	0,8 0,2	0,3 0,1	64 19	336,8 100
189 63,5	31,7 10,6	12,8 4,3	233,5 78,4	не опр.	не опр.	не опр.	64,3 19	297,8 100
151,4 62,7	18,7 7,8	10,2 4,3	180,3 74,7	нет	0,6 0,2	1,5 0,6	59 24,4	241,4 100
266,1 75,6	29 8,2	8,6 2,4	303,1 86,1	не опр.	не опр.	не опр.	47,9 13,6	352 100
76,9 69,5	8,5 7,7	2,9 2,6	88,3 79,8	не опр.	не опр.	не опр.	22 19,9	110,6 100

Сильное развитие многолетних древесных органов приводит к накоплению в стволах, корнях и ветвях деревьев до 92-95% всего запаса фитомассы. При этом многолетние надземные органы древостоя преобладают над подземными. На долю последних приходится 20-25% их общего запаса фитомассы. Характерно, что по мере увеличения запасов фитомассы в надземной части снижаются ее запасы в подземной сфере. Эта закономерность отмечена не только для ельников южной тайги, наблюдается она и в других типах таежных лесов (Базилевич и др., 1986).

В южнотаежных ельниках на долю зеленых фотосинтезирующих органов приходится не более 4-6% от общего запаса фитомассы. Основная их часть приходится на хвою, а ассимилирующие органы не древесных растений в структуре фитомассы еловых лесов имеют небольшие запасы. Запасы фитомассы напочвенного покрова существенно возрастают только на гидроморфных и полугидроморфных почвах, где древостой разрежен и угнетен.

В высокопродуктивных спелых еловых лесах на долю не древесной растительности приходится не более 1-2% от запасов фитомассы. В разнотравно-кисличных ельниках это в основном травостой и кустарнички, масса которых в надземной и подземной сферах может достигать 2-3 т/га. В ельниках зеленомошных основной запас фитомассы не древесного яруса приходится на мхи (2-3 т/га). Кроме травяно-кустарничкового и мохового покрова характерной особенностью еловых лесов служит развитие на стволах и ветвях деревьев эпифитных лишайников, запасы которых меняются в широких пределах от 420 до 730 кг/га.

3.3. Первичная продукция

Одним из главных показателей эффективности работы автотрофного блока экосистем служит величина первичной продукции. Она представляет собой массу органического вещества, нарастающую за год за вычетом затрат на дыхание (Одум, 1975; Базилевич и др., 1986).

В ельниках годичный прирост формируется в основном за счет прироста древесного яруса (таблица 3). В спелых еловых лесах, произрастающих на автономных элементах ландшафта, годичный прирост не древесной растительности составляет до 10% его общей массы. Он состоит из прироста трав, кустарничков, мхов и эпифитных лишайников.

Структура годичного прироста экосистем ельников южной

тайги мало отличается от таковой в других типах темнохвойных лесов бореальной зоны (Уткин, 1975; Базилевич, Тишков, 1983; Базилевич, 1993). Значительная часть годовичного прироста запасается в древесных тканях (стволы, ветки, корни) и на многие годы исключается из биологического круговорота. Эта консервативная часть фитомассы составляет до 75–80% всего годовичного прироста. Прирост зеленых фотосинтезирующих частей, главную массу которого дает хвоя, не превышает 20–22% всей его массы. Продукция не древесных ярусов растительности составляет всего 4–5% от общей продукции экосистем (таблица 3).

В еловых лесах, как и в других зональных типах лесных экосистем, основную часть прироста дает древостой. Среди всех структурных элементов годовичного прироста древостоя основная его часть приходится на многолетние органы, выполняющие опорно-проводящие функции. По мере увеличения продуктивности древостоя возрастает и доля многолетних органов в общей массе прироста, а его максимум в ельниках Валдая наблюдается в возрасте 40–60 лет (Смирнов, 1971; Ватковский, 1976).

Анализ полученных нами многолетних данных, а также работ других авторов показал, что в ельниках южной тайги доля прироста древесины в общей структуре первичной продукции больше, чем в других таежных подзонах (Молчанов, 1971; Забоева, Русанова, Слобода, 1973; Казимиров, Морозов, 1973; Чертовский, 1978). В то же время относительная масса ассимилирующих органов в южнотаежных ельниках меньше, что говорит о более эффективной работе их фотосинтезирующего аппарата.

Среди всех еловых лесов южной тайги ельники, произрастающие на Валдайской возвышенности, имеют более высокую продуктивность, что говорит об оптимальных условиях их развития и роста (Смирнов, 1971; Карпов, 1973; Ватковский, Гришина, 1972; Глазов, 1986). В условиях Валдая наиболее продуктивные ельники кисличные на автономных позициях ландшафта образуют в 60-летнем возрасте до 18–20 т/га/год первичной продукции, а в возрасте 80 лет 14–16 т/га/год (Ватковский, 1976; Глазов, 1986).

Средний ежегодный прирост фитомассы ельников в возрасте 100–110 лет снижается до 10–12 т/га/год (таблица 3). Полученные нами данные сопоставимы с показателями годовичного прироста еловых лесов, формирующихся на автономных почвах в других районах южной тайги Европейской части России (Кылли, 1973; Карпов, 1979).

В наземной сфере еловых лесов основная доля прироста при-

ходится на древесину и хвою древесного яруса. Вместе они составляют более половины годичного прироста экосистем. Общие соотношения между структурными элементами прироста и первичной продукции в исследуемых ельниках типичны для большинства еловых лесов южной и средней тайги (Базилевич и др., 1986).

В спелых еловых лесах структурные элементы прироста древостоя очень изменчивы, а их многолетняя динамика определяется гидротермическими режимами территории и связана также с периодичностью плодоношения древостоев (Карпов, 1973; Глазов, 1978). Более подробно влияние этих факторов на формирование годичной продукции еловых лесов мы рассмотрим в другом разделе. Отметим только, что многолетние изменения продукции хвои, ауксибластов и древесины в спелых еловых древостоях имеют значительные флуктуации. Причем амплитуда этих изменений около среднееголетних величин только за десятилетний период достигала 30-40%. Эту особенность продукционного процесса еловых лесов южной тайги и подзоны хвойно-широколиственных лесов отмечали и другие авторы (Смирнов, 1971). В то же время большинство исследователей не учитывали воздействия этих факторов на формирование первичной продукции. По показателям продуктивности исследуемые ельники следует отнести к высокопродуктивным сообществам.

3.4. Запасы мертвого органического вещества

Сведения о запасах мертвого органического вещества (мортмассы) в наземных экосистемах малочисленны, что в полной мере можно отнести и к еловым лесам таежной зоны. Поэтому в своих исследованиях мы обратили особое внимание на определение запасов мортмассы в основных типах ельников Валдая.

В лесах бореальной зоны мортмасса представлена в основном мертвыми растительными остатками, которые накапливаются здесь в виде подстилки, древесного валежа и сухостоя, а также почвенного гумуса. К северу от южной тайги в общей структуре мертвого органического вещества еловых лесов возрастает доля мертвых органических остатков, а доля гумуса снижается, что обусловлено замедлением скорости биологического круговорота (Базилевич, 1983; 1993).

Для еловых лесов таежной зоны наиболее полные сведения имеются о запасах подстилки и гумуса почв, которые сильно

варьируют в зависимости от типа леса, его возраста, рельефа, положения в ландшафте, гидрологического режима территории и многих других факторов (Карпачевский, 1973; Носова, Дылис, 1972; Трофимов, Дорофеева и др., 2002).

Накопление подстилки обычно происходит в растущих лесах. В субклимаксных и климаксных сообществах скорости поступления и разложения подстилки, как правило, выравниваются, что сопровождается стабилизацией ее запасов в экосистеме (Разумовский, 1981). Вместе с тем, такое квазиравновесное состояние подстилок в хвойных лесах таежной зоны может быть непродолжительным, что определяется условиями ее накопления и разложения. В южной тайге оно наблюдается в спелых ельниках разнотравно-кисличных и кисличных, произрастающих на автоморфных почвах, при возрасте древостоя от 90-100 до 120 лет. В более старых ельниках, когда происходит отмирание деревьев, существенно меняется и состав опада, что оказывает воздействие на скорость процессов его поступления и разложения.

В исследуемых ельниках запас мертвого органического вещества в подстилках варьирует от 15 до 32 т/га (таблица 5).

Таблица 5

**Запасы мортмассы и гумуса в трех типах ельников
(запас - т/га; % от общего запаса)**

Вид мортмассы	Тип ельника					
	Неморально-кисличный		Кисличный		Зелено-мошный	
	Запас	%	Запас	%	Запас	%
Всего мортмассы	69,50	41,50	119,10	58,40	106,90	60,40
<i>Сухостой и мертвые ветки</i>	10,20	6,00	20,90	10,20	22,00	12,40
<i>Валеж</i>	32,80	19,60	58,80	28,80	40,00	22,60
<i>Подстилка</i>	16,10	9,60	21,00	10,30	30,60	17,30
<i>Корни деревьев</i>	8,60	5,10	17,40	8,50	14,30	8,00
<i>Корни кустарничков и трав</i>	1,80	1,00	1,00	0,50	Нет	Нет
Гумус	98,00	58,50	85,00	41,60	70,00	39,60
Всего мертвого органического вещества	167,50	100,00	204,10	100,00	176,90	100,00

Небольшие запасы подстилки имеют ельники разнотравно-кисличные, а наиболее высокие запасы подстилки в ельниках зеленомошных. Во всех типах ельников, формирующихся на автономных позициях рельефа, наблюдается высокая мозаичность в распределении запасов подстилки в разных типах растительных ассоциаций (парцелл). В пределах одного типа леса различия в запасах подстилки в разных типах парцелл могут быть более значительны, чем в разных типах еловых лесов. Особенно большие различия в запасах подстилки в отдельных типах растительных ассоциаций характерны для ельников разнотравно-кисличных, где поступление и накопление опада происходит очень неравномерно. Более однородные условия для формирования подстилки характерны для ельников зеленомошных, где различия в накоплении подстилки между растительными ассоциациями не так существенны.

В лесах большие запасы биомассы сосредоточены в мертвой древесине (древесном отпаде) и представлены валежем, сухостоем и мертвыми сучьями деревьев. В большинстве работ по таежным лесам определялись только запасы сухостоя и мертвых сучьев деревьев, а запасы валежа не учитывались, что значительно занижало общие запасы мортмассы в экосистеме.

Известно, что запасы валежа в экосистемах таежных лесов, мало подверженных воздействию человека, могут быть столь значительными, что часто сравнимы с запасами живой древесины. Значение валежа в жизни таежных лесов плохо изучено. В ряде работ была показана важная роль мертвой древесины как резерва питательных веществ в экосистеме и ее значение для процессов почвообразования и естественного возобновления хвойных пород (Ткаченко, 1911; Лыкова, Мусорок, 1971; Соболева, 1972; Казанская, Соболева, Тишков, 1979; Скворцова, Уланова, Басевич, 1983).

В последнее время в связи с интенсивным хозяйственным использованием лесов существенно меняется и структура запасов их органического вещества. В первую очередь снижаются запасы мертвой древесины, поскольку в лесах проводятся лесохозяйственные мероприятия, которые сопровождаются удалением сухостоя, фаутовых деревьев и валежа. Эти меры принимаются с целью «оздоровления» леса и снижения вероятности возникновения пожаров, распространению которых способствует накопление этого энергоемкого материала. Поэтому при определении запасов мертвой древесины необходимо учитывать историю хо-

зяйственного освоения данной территории. Особую ценность при этом приобретают участки лесов, не подверженные антропогенному воздействию на протяжении длительного периода.

В условиях южнотаежной подзоны мало нарушенных лесов практически не осталось. Можно говорить только об относительной «девственности» лесов, сохранившихся в ряде заповедников, заказников или на труднодоступных участках. На Валдайской возвышенности практически не сохранились леса, которые ранее не подвергались антропогенной трансформации или эксплуатации. Поэтому к условно не нарушенным лесам можно отнести небольшие участки, расположенные среди болот или включенные в заповедные зоны. На этих участках при отсутствии в последние десятилетия лесохозяйственных работ и среднем возрасте древостоя в 100-120 лет накапливается до 50-60 т/га мертвой древесины в виде стволов и крупных веток деревьев. Масса валежа здесь примерно в 3-5 раз превышает его запасы в умеренно эксплуатируемых лесах того же возраста, произрастающих в сходных условиях (таблица 6).

Таблица 6

Запасы и площадь, занятая мертвой древесиной в разных типах еловых лесов Валдая

Тип ельника, возраст (лет)	Мертвая древесина		
	Покрытие, %	Запас, м ³ /га	Доля общего запаса, %
Зеленомошный, 100	2,1	40	16,7
Кисличный, 100	6,0	150	40,0
Неморально- кисличный, 120	8,0	190	43,5

В лесах первого типа мертвые стволы деревьев могут занимать 10-15% поверхности напочвенного покрова, что оказывает существенное воздействие на формирование микрорельефа, на структуру растительного покрова, образование и разложение подстилки, процессы биологического круговорота. В условиях сохранения крупных древесных остатков на поверхности почвы их масса обычно в 2-3 раза больше массы подстилки, тогда как в лесах с хозяйственным использованием запасы подстилки больше запасов мертвой древесины на почве.

Таблица 7

**Запасы органического вещества и структура первичной
продукции ельников на пробных площадях
(В — запас г/м²; Р — продукция г/м²/год)**

Показатели	Тип ельника и возраст					
	Зелено-мошный 100 лет		Кисличный 100 лет		Неморально-кисличный 120 лет	
	В	Р	В	Р	В	Р
Всего, живая фитомасса:	25157	1037	42951	1197	37302	1292
Надземные части, в т. ч.:	18517	848	32624	1034	27818	1054
Фотоактивные, в т. ч.:	1460	330	1892	364	1756	440
Хвоя древостоя	1250	280	1800	320	1516	380
Возобновление	2	2	8	8	10	10
Хвоя подроста		Нет		Нет	48	20
Мхи	150	40	47	12	30	10
Лишайники	58	6	72	9	80	8
Листья кустарничков	8	8	10	10	12	12
Травы		Нет	5	5	60	60
Опорные, в т. ч.:	17057	515	30732	680	26062	611
Стволы деревьев	14480	320	27291	436	22626	450
Ветви деревьев	1810	70	3351	110	3276	100
Ауксибласты без хвои	70	70	80	80	80	80
Стробилы*	(44)	(44)	(77)	(77)	(99)	(99)
Стебли кустарничков	40	5		Нет	80	10
Подземные части, в т. ч.:	6640	189	10497	200	9484	260
Корни деревьев и подроста	6640	189	10497	200	9384	210
Всего, мортмасса:	12943		18977		19982	
Растительные остатки	5943		10477		10182	
Надземные, в т. ч.:	5573		7972		9282	
Сухостой и ветки	1033		2092		1022	
Валеж	1260		5880		6650	
Подстилка	3060		2030		1560	
Мхи	220		70		50	
Подземные, в т. ч.:	370		405		900	
Корни деревьев	300		400		720	
Корни трав и кустарничков	70		5		180	
Почвенный гумус	7000		8500		9800	
Всего, живого и мертвого органического вещества:	38100		61928		58284	

*Примечание: приведены значения продукции генеративных органов ели в годы обильного плодоношения.

Особенно большие запасы мертвой древесины накапливаются в ельниках южной тайги на стадии распада древесного яруса, который в ельниках Валдая начинается в возрасте 130-140 лет. В этот период запасы мертвой древесины могут даже превышать запасы живой древесины.

Кроме валежа, большие запасы мертвой древесины сосредоточены в сухостое и мертвых ветках живых деревьев. Эта мертвая фитомасса вместе с валежом и подстилкой представляют основной резерв мортмассы в надземной сфере таежных экосистем.

В подземной сфере мертвое органическое вещество представлено корнями и почвенным гумусом. Запасы органического вещества в почвенном гумусе относительно велики и в высокопродуктивных ельниках обычно преобладают над запасами мортмассы. В ельниках разнотравно-кисличных (неморальных), для которых характерны самые высокие запасы органического вещества в корнеобитаемом слое почвы, мощность гумусового горизонта достигает 16-20 см. При этом в верхнем почвенном горизонте содержание гумуса может составлять 10-15%, а в гумусово-аккумулятивном всего 3-4% (Ватковский и др., 1974).

Общие запасы органического вещества в минеральных почвенных горизонтах еловых лесов Валдая максимальны в ельниках разнотравно-кисличных (90-100 т/га), что в среднем в два раза больше по сравнению с ельниками зеленомошными (Гришина, Владыченский, 1979).

У большинства типов ельников увеличение запасов мортмассы в надземной сфере сопровождается снижением их продуктивности и уменьшением запасов гумуса в подземной сфере, что говорит о замедлении скорости биологического круговорота.

В ельниках южной тайги при сохранении заповедного режима запасы мортмассы превосходят или равны запасу органического вещества, сосредоточенного в почвенном гумусе и мертвых корнях. В разнотравно-кисличных и неморальных ельниках запасы гумуса превосходят запасы мортмассы. Это свидетельствует о большой скорости процессов биологического круговорота, что и обеспечивает их высокую продуктивность.

3.5. Общие запасы органического вещества

Полученные нами данные о запасах фитомассы и мертвого органического вещества позволили определить общие запасы

органического вещества в основных типах ельников Валдая в возрасте 100-120 лет (таблица 7). Ельники разнотравно-кисличные и кисличные накапливают в этом возрасте около 500-600 т/га органического вещества, а в ельниках зеленомошных его запас не превышает 400 т/га. При этом во всех типах ельников основную часть запасов органического вещества составляет фитомасса, а запасы мортмассы примерно в два раза меньше.

СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ И ЗАПАСЫ БИОМАССЫ ГЕТЕРОТРОФНЫХ ОРГАНИЗМОВ ЕЛОВЫХ ЛЕСОВ

4.1. Гетеротрофные организмы

Запасы органического вещества экосистем ельников, кроме фитомассы, мортмассы и гумуса включают в себя и гетеротрофные организмы. Структура запасов биомассы гетеротрофов стала предметом наших специальных исследований, поскольку в период проведения работ сведения об этой группе организмов еловых лесов были очень фрагментарны. Следует отметить, что при определении общих запасов органического вещества таежных лесов большинство групп гетеротрофных организмов (грибы, бактерии, многие группы беспозвоночных) учитываются в составе мортмассы и гумуса.

В настоящее время имеется ограниченное число данных о полных запасах биомассы гетеротрофных организмов в наземных зональных экосистемах. В своей работе мы попытались определить структуру запасов биомассы основных гетеротрофных организмов экосистем ельников, которая основана на наших исследованиях с привлечением оригинальных материалов других авторов (Бабьева, Мирчинк и др., 1974; Скворцова, Бутова, Зенова, 1976; Кузнецов, 1976 и др.). Принимая во внимание большую роль микроорганизмов в организации трофических цепей таежных лесов, мы приводим также обобщенные сведения об их численности и массе. Эти данные были получены для наших опытных площадей В. И. Богоевым (1981) методом прямого счета грибов и бактерий в отобранных нами образцах подстилки и почвы. Конечно, полученные данные не могут претендовать на полноту картины, но это позволило нам впервые получить сведения о структуре запасов биомассы практически всех основных групп гетеротрофных организмов еловых лесов.

В высокопродуктивных ельниках Валдая в теплый период года живая масса гетеротрофных организмов достигает 600-700 г/м². На долю грибов и бактерий приходится около 95-96% общей биомассы всех гетеротрофных организмов. Моментальный запас микро- и макромицетов в подстилке и почвенных горизонтах

дерново-подзолистых почв ельников разнотравно-кисличных и кисличных составляет в этот период года 380-420 г/м², а бактериальная масса примерно вдвое меньше. Если учесть массу микроорганизмов в древесном валеже, то общая биомасса грибов и бактерий будет еще больше (таблица 8).

Таблица 8

Биомасса гетеротрофных организмов в ельниках кисличных на Валдае (в среднем за вегетационный период)

Группы организмов	Биомасса		Источник данных
	г/м ²	%	
Позвоночные	0,3	0,05	Наши данные
Беспозвоночные	23,0	3,7	То же
Простейшие	2,4	0,4	Гельцер, 1982
Макромицеты	40,0	6,3	Бурова, 1985
Микромицеты	377,0	59,75	Богоев, 1981
Бактерии	188,0	29,8	То же
Всего:	630,7	100,0	

В ельниках кисличных основная масса бактерий сосредоточена в подстилке и гумусовом горизонте. С глубиной численность бактерий заметно уменьшается и в горизонте В она снижается в 20-50 раз, по сравнению с подстилкой (таблица 9).

Таблица 9

Численность* основных групп микроорганизмов в почвенных горизонтах ельника кисличного, тыс. клеток/г

Горизонт, см	Группа организмов (V – Май, IX – Сентябрь)					
	Бактерии		Грибы		Дрожжи	
	V	IX	V	IX	V	IX
Подстилка, 0-3	600	1050	700	1000	74	250
Гумусовый А ₁ , 3-5	75	150	64	100	8	50
А ₁ , 7-12	100	20	12	30	2	2
В, 12-30	8	5	4	7	Ед.	-

* В таблице приводятся обобщенные данные по результатам работ И.П. Бабьевой с соавт., 1974; Скворцовой, Бутовой, Зеновой, 1976.

В теплый период года численность бактерий возрастает с мая по сентябрь, что определяется гидротермическими условиями, а также деятельностью бактериофагов (Бабьева и др., 1974). На протяжении вегетационного периода происходят существенные перестройки в видовом составе и численности бактериальной флоры почв еловых лесов. В начале вегетации во всех горизонтах почвенного профиля доминируют неспорозные бактерии рода *Pseudomonas*, а численность микро- и спорообразующих бактерий (*Bacillus brevis*, *Bac. subtilis*, *Bac. mesentericus*) незначительна. К осени (август-сентябрь) видовой состав бактериальной флоры меняется. Доминирующими группами становятся представители рода *Micobacterium*, в большом количестве встречаются спорозные формы, а бактерии рода *Pseudomonas* оказываются в минимальном числе. Изменения в составе и численности разных групп бактериальной флоры связаны с водно-тепловым режимом почв и поступлением в них питательных веществ, что отражается на процессах деструкции (Бабьева, Мирчинк, Скворцова и др., 1974).

Численность грибов в почвах еловых лесов измеряется десятками и сотнями тысяч грибных зародышей на один грамм почвы. Самое высокое число грибных зародышей и мицелия обнаружено в подстилке. По подгорizontам подстилки грибы распределены очень неравномерно. Большее их число выделяется из слоя L и несколько меньше из слоев F и Y. В горизонте A₁ число грибов еще велико, но оно резко снижается при переходе к горизонту B₁ (таблица 9).

Из макромицетов для ельников Валдая отмечено 65 видов, а среди микромицетов около 40 видов. Самыми многочисленными среди микромицетов можно назвать представителей рода *Mortierella* (*M. angulispora*, *M. ramanniana*), а также рода *Penicillium* (*Pen. spinulosuv*, *Pen. thomii*, *Pen. nigricans*).

Для почв южнотаежных ельников характерны также дрожжевые грибы, обилие и биомасса которых здесь выше, чем в северных ельниках или хвойно-широколиственных лесах. Самая высокая плотность заселения субстрата дрожжевыми грибами отмечается в подстилке, где достигает сотен тысяч клеток на один грамм. Несколько меньше она в горизонте A₁, ниже которого происходит резкое уменьшение обилия дрожжевых грибов (Ватковский и др., 1972; Бабьева и др., 1974; Скворцова, Бутова, Зенова, 1976).

В почвах еловых лесов основная масса всех микроорганизмов сосредоточена в подстилке. В ельниках кисличных резкое уменьшение численности и массы грибов и бактерий наблюдает-

ся ниже дернового или подзолистого горизонтов. Плотность микроорганизмов уменьшается с глубиной по мере снижения запасов гумуса и живых корней растений. Последние выделяют различные органические соединения, которые служат важной питательной средой для многих видов почвенных микроорганизмов.

На долю микроорганизмов приходится основная масса всех групп гетеротрофов. Они составляют основу детритных цепей питания экосистем еловых лесов. К сожалению, изучение функциональной роли грибов и бактерий в еловых лесах находится практически на начальной стадии. Следует отметить, что в последние годы важный шаг в этом направлении сделан в работе коллектива авторов в Центральном-лесном биосферном заповеднике, где для ряда типов экосистем еловых лесов получены данные о запасах, численности и динамике различных групп микробных сообществ почв (Регуляторная роль..., 2003).

В еловых лесах кроме грибов и бактерий многочисленны также простейшие (*Protozoa*), среди которых много жгутиконосцев, амёб и инфузорий. Доминируют по численности жгутиконосцы (*Phytomastigina*, *Zoomastigina*), а по массе преобладают раковинные амёбы (*Testacea*). Большая часть простейших населяет подстилку и аккумулятивные почвенные горизонты, где сосредоточена основная масса грибов и бактерий, которые служат объектами их питания. В дерново-подзолистых почвах под еловыми лесами биомасса простейших уступает биомассе микрофлоры, достигая 50-100 г/м². В почвах еловых лесов концентрация простейших в условной единице субстрата достигает 200-350 тыс./г сухой почвы или подстилки. Максимальная плотность раковинных амёб (до 1000 амёб в 1 см обитаемого слоя) отмечается в подстилке (Гельцер, 1982; Корганова, 1982; Регуляторная роль..., 2003).

Все микроорганизмы, как и простейшие, обладают коротким циклом развития и частыми сменами генераций, поэтому за вегетационный сезон их биомасса многократно обновляется, а продукция намного превышает моментальный запас их биомассы. Например, для многих простейших отношение годовой продукции к биомассе равно 100, что в 25-200 раз превышает аналогичные значения для представителей почвенной микро- и мезофауны (Корганова, 1982; Heal, 1971; Schonborn, 1975). Поэтому роль этих групп организмов в функциональной организации трофических цепей почвенных сообществ еловых лесов очень велика, что предполагает дальнейшие комплексные исследования функций нанофауны и микроорганизмов.

4.2. Почвенные беспозвоночные

В еловых лесах, как в большинстве лесных экосистем умеренного пояса, среди животных по численности доминируют беспозвоночные. Во всех типах еловых лесов на долю беспозвоночных приходится примерно 2-4% суммарной биомассы гетеротрофных организмов. В свою очередь, основная доля биомассы беспозвоночных формируется за счет обитателей подстилки и почвы.

Исследованию структуры населения и роли отдельных групп почвенных беспозвоночных лесных экосистем хвойных и хвойно-широколиственных лесов европейской части России посвящены работы многих авторов (Козловская, 1962, 1976; Бызова, 1964; Перель, Карпачевский, 1966; Гришина, Коротков, 1976; Стриганова, 1980; Криволицкий, 1964; Криволицкий, Шилова, 1965; Перель, 1964, 1965; Кривошеина, 1966; Арнольди, Матвеев, 1975; Коробов, 1976; Коробов, Гельцер, 1976; Чернова, Чугунова, 1976; Глазов и др., 1989; Кузнецова, 1988; Чернова, Кузнецова, 1988; Бобров и др., 1994, 1997; Рыбалов, 1994, 1997; Стриганова, 1997 и др.).

Таблица 10

Численность (Q м⁻²) и биомасса (B , мг м⁻²) основных групп почвенных беспозвоночных в двух типах ельников (в среднем за 1975-77 гг.)

Группа животных	Зеленомошный		Кисличный	
	Q	B	Q	B
<i>Nematoda</i>	5 000 000	560	10 000 000	1000
<i>Enchytraeidae</i>	20 000	450	40 000	1 500
<i>Lumbricidae</i>	40	2 000	80	10 000
<i>Aranei</i>	75	150	110	200
<i>Acari</i>	130 000	1 200	700 000	6 000
<i>Chilopoda</i>	20	200	50	400
<i>Diplopoda</i>	2	50	6	150
<i>Collembola</i>	65 000	500	210 000	2 000
<i>Blattodea</i>	2	20	1	20
<i>Psocoptera</i>	4	0,5	6	1
<i>Hymenoptera</i>	20	10	30	15
<i>Carabidae</i>	10	210	15	330
<i>Staphylinidae</i>	50	250	80	420
<i>Elateridae</i>	40	630	50	850
<i>Diptera</i>	40	310	62	1 510

Таблица 11

**Динамика численности основных групп почвенной мезофауны
в двух типах ельников в период вегетации
(июль-август 1973-77 гг.), экз./м²**

Группа мезофауны	Тип ельника, годы исследований				
	1973	1974	1975	1976	1977
<i>Неморально-кисличный</i>					
Lumbricidae	16	80	68	101	75
Lithobiidae	27	20	18	25	27
Julidae	3	2	2	2	2
Elateridae	42	25	53	62	56
Carabiidae	10	13	21	17	15
Staphylinidae	80	40	41	78	76
Curculionidae	3	3	3	8	2
Diptera	38	32	95	54	64
Blattodea	13	+*	+	2	+
Scarabaeidae	+	+	+	0,8	0,2
Mollusca	5	3	3	5	2
Aranei	76	60	60	86	95
Прочие группы	101	75	66	65	50
Всего:	414	353	394	505,8	464,2
<i>Зеленомошный</i>					
Lumbricidae	10	24	48	48	26
Lithobiidae	18	14	10	12	20
Julidae	3	64	+	-	-
Elateridae	40	35	25	101	70
Carabidae	14	11	9	10	10
Staphylinidae	56	52	64	41	56
Curculionidae	10	8	7	10	3
Diptera	40	33	46	28	26
Blattoidea	11	2	+	+	-
Scarabaeidae	-	-	+	0,2	0,1
Mollusca	-	2	3	3	1
Aranei	104	98	112	83	126
Прочие группы	142	79	81	46	52
Всего:	389	370	341	341,2	334,1

*Примечание: «+» - единичные экземпляры; «-» - нет в пробах.

Особое внимание в них уделялось изучению сапрофагов, принимающих непосредственное участие в процессах переработки растительного опада и его гумификации. Другие функциональные группы беспозвоночных изучены менее детально, а количественные данные об их сезонной и погодичной динамике немногочисленны. Мало сведений имеется о характере изменений структур комплексов почвенных беспозвоночных в ходе естественных сукцессий лесных экосистем (Чернова, 1977; Рыбалов, 1975; Тихомирова, 1982).

В ельниках Валдая средняя плотность крупных беспозвоночных (мезофауна) в вегетационный период составляет 300-400 экз./м², а ее годовые изменения незначительны. Самая высокая численность мезофауны характерна для разнотравно-кисличных и неморальных ельников, что связано с развитием здесь травяного покрова на почвах с высоким содержанием гумуса (таблицы 10-11).

Общая биомасса обитателей напочвенного покрова, подстилки и почвы меняется в более широком диапазоне по сравнению с их численностью. Эта особенность была прослежена нами на протяжении ряда лет в разных типах еловых лесов, а также на примере растительных ассоциаций, находящихся на разных стадиях сукцессии в пределах одного типа леса. Максимальные значения биомассы мезофауны характерны для ельников неморально-кисличных (14-16 г/м²). При этом в сукцессионном ряду растительных ассоциаций, представленных в разных типах ельников (зеленомошный, кисличный, неморальный), прослеживается общая закономерность: от более ранних к более поздним стадиям сукцессии в ксеросерии, мезотрофной и эвтрофной гидросерии наблюдается увеличение массы почвенной мезофауны. Для крайних вариантов сукцессионного ряда эта разница достигает 4-5-кратных значений (таблица 12). Самая низкая численность и биомасса мезофауны отмечена для долгомошной и зеленомошной ассоциаций, которые представляют собой начальные этапы развития елового леса в разных условиях увлажнения почвы.

Наряду с увеличением биомассы почвенных беспозвоночных по мере мезофилизации происходит увеличение доли крупных беспозвоночных от наиболее бедных растительных сообществ, расположенных в избыточно увлажненных олиго- и мезотрофных местообитаниях (ельник долгомошный 2,2-2,5 г/м²) или сухих местообитаниях (ельник зеленомошный 1,9-1,6 г/м²), к мезофильным субклимаксным сообществам (ельник кисличный таежного типа 6,2-8,2 г/м²; ельник кисличный неморального

Таблица 12
 Биомасса (живой вес в г/м²) почвенной мезофауны в основных типах растительных ассоциаций
 двух типов ельников Валдая (данные 1977 г)

Группы	Тип ельника, типы растительных ассоциаций									
	Неморально-кисличный					Зеленомошный				
	Долгомошная*	Майниковая	Кисличная	Вейниковая	Папоротниковая	Зеленомошная 1	Зеленомошная 2	Майниковая	Кисличная	
Lumbricidae	0,35	2,40	5,50	5,00	2,10	0,15	0,10	0,17	1,90	
Lithobiidae	0,03	0,71	0,24	0,19	0,09	0,10	0,17	0,24	0,15	
Aranei	0,12	0,09	0,08	0,28	0,02	0,19	0,06	0,07	0,18	
Coleoptera (im., L.)	1,13	0,75	0,75	1,70	0,90	1,12	1,32	1,19	1,13	
Diptera	0,13	0,05	1,51	0,38	0,46	0,18	0,07	0,25	0,31	
Общая биомасса, г/м²	1,76 ±0,70	4,00 ±0,70	8,00 ±0,75	7,55 ±0,60	3,60 ±0,80	1,74 ±0,56	1,85 ±0,68	1,92 ±0,50	3,67 ±0,60	

*Примечание: долгомошная – преобладание *Polytrichum commune*; зеленомошная 1 – *Hylacomium splendens*; зеленомошная 2 – *Pleurozium schreberi*

типа — 11,3-12,5 г/м²) с максимальным участием крупных форм в богатых пойменных сообществах (пойменный разнотравный ельник 24-26 г/м²). В наиболее бедных местообитаниях (ельник долгомошный, ельник зеленомошный) преобладают мелкие размерные классы беспозвоночных (2-8 мм). В большинстве ассоциаций ельника кисличного таежного типа доминируют по массе беспозвоночные среднеразмерной группы (8-14 мм), а в наиболее богатом ельнике кисличном неморального типа на наиболее крупный размерный класс дождевых червей (более 20 мм) приходится уже 80-82% всего запаса биомассы (рисунок 8).

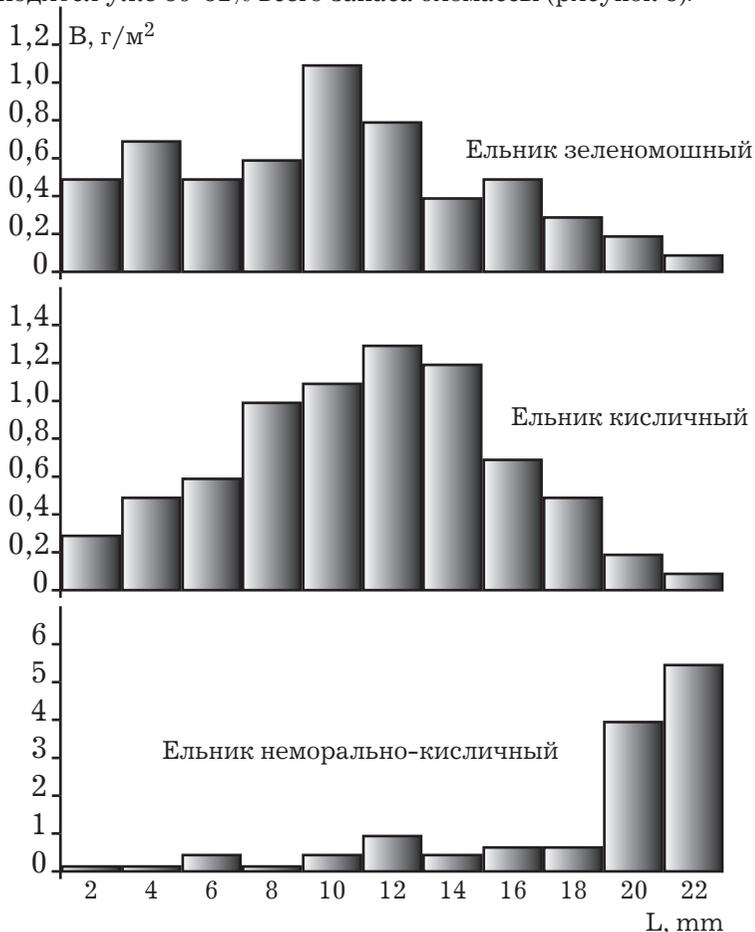


Рисунок 8. Зависимость запасов биомассы (В) почвенных беспозвоночных от размеров особей (L) в разных типах еловых лесов Валдая (средние данные за 1974-77 гг.)

Увеличение биомассы почвенной мезофауны в ряду ассоциаций еловых лесов происходит в основном за счет дождевых червей. На завершающих стадиях сукцессии дождевым червям принадлежит важная роль в переработке опада. Одновременно возрастает разнообразие почвенной мезофауны. Структурные перестройки почвенной мезофауны в ряду ассоциаций происходят на фоне изменения микроклимата местообитаний, уменьшения мощности и запасов подстилки, при одновременном увеличении запасов почвенного гумуса.

Как правило, в пределах каждого типа елового леса можно выделить несколько растительных ассоциаций, находящихся на разных стадиях сукцессии. Различия между ассоциациями связаны с формами нарушения растительного покрова и стадиями его восстановления, локальными условиями увлажнения. Все это создает естественную мозаику растительности с разными условиями жизни для почвенных беспозвоночных. Преобладание близких по генезису растительных ассоциаций дает возможность говорить о населении животных в пределах одного типа леса. При таком подходе к изучению структуры населения почвенных беспозвоночных можно проводить только самые общие сравнения между разными типами еловых лесов, не забывая при этом о внутренней неоднородности местообитаний, входящих в их состав и находящихся на разных стадиях демуляции или экогенеза (таблица 12).

Следует особо отметить, что в таблице представлены все группы почвенных беспозвоночных, кроме муравьев (*Formicidae*), которые в еловых лесах населяют поверхность подстилки и верхние почвенные горизонты, упавшие стволы деревьев, сухостой и еще живые деревья, встречаясь практически во всех ярусах леса. К сожалению, у нас не было возможности провести специальные работы по исследованию этой очень важной для таежных лесов группы насекомых. Предварительные учеты численности и биомассы муравьев показали, что на эту группу насекомых в еловых лесах южной тайги приходится 8-10% всей биомассы мезофауны. Причем муравьи играют важную роль во многих процессах, поскольку их трофические отношения в экосистеме елового леса очень многообразны.

В структуре населения почвенных беспозвоночных большинства ассоциаций еловых лесов основная доля зоомассы приходится на сапрофагов. Участие этой группы в общей биомассе почвенных беспозвоночных возрастает с 40-50% на начальных стадиях сукцессии (долгомошная и зеленомошная ассоциации),

до 80-85% на завершающих ее стадиях (кисличная и неморально-кисличная). Практически на всех стадиях среди сапрофагов мезофауны доминируют дождевые черви и личинки двукрылых.

Таблица 13

Динамика биомассы и соотношение трофических групп почвенной мезофауны в двух типах ельников в период вегетации (июль-август 1973-77 гг.)

Группа мезофауны	Тип ельника, годы исследований				
	1973	1974	1975	1976	1977
<i>Неморально-кисличный</i>					
Общая биомасса, г/м²; из них %:	4,44	8,02	14,7	10,2	6,5
Сапрофаги	45,0	81,3	80,0	60,0	59,5
Фитофаги	8,0	3,8	6,5	17,7	7,3
Зоофаги	32,0	8,0	8,5	10,5	17,0
Полифаги	15,0	6,9	5,0	11,8	16,3
<i>Зеленомошный</i>					
Общая биомасса, г/м²; из них %:	3,02	4,3	5,4	5,03	2,6
Сапрофаги	41,4	64,1	48,3	41,0	56,0
Фитофаги	13,2	9,3	12,0	2,0	4,2
Зоофаги	28,8	17,3	13,5	30,6	20,2
Полифаги	16,6	9,3	26,2	26,4	19,6

Дождевые черви в большинстве растительных ассоциаций представлены типичным обитателем подстилки еловых лесов — *Dendrobaena octaedra*, а на завершающих стадиях сукцессии (кисличная и неморально-кисличная ассоциации) встречались также два других вида *Aporrectodea caliginosa* и *A. rosea*. Численность и биомасса наиболее обычного подстилочного вида *D. octaedra* существенно менялась от года к году и на протяжении вегетационного сезона. Эти изменения были связаны в основном с условиями увлажнения подстилки и почвы. Периодические летние засухи оказывали отрицательное воздействие на численность дождевых червей. Если засухи повторялись, как это было в летние сезоны 1972-73 гг., то численность дождевых червей резко сокращалась, а ее восстановление происходило на протяжении последующих 2-3 лет (таблицы 11, 14). Особенно заметное снижение численности дождевых червей наблюдалось в ельниках зеленомошных на подзолистых почвах, сформировавшихся

на флювиогляциальных песках. В этих условиях дефицит влаги в подстилке и верхних почвенных горизонтах наступал быстрее и сохранялся более продолжительное время, что отрицательно сказывалось на условиях жизни дождевых червей.

Таблица 14

Динамика численности и биомассы дождевых червей в ельнике неморально-кисличном в 1973-77 гг.

Показатель	Годы исследований				
	1973	1974	1975	1976	1977
Численность, экз./м ²	16	80	90	110	72
Биомасса, г/м ²	0,8	6	12	6	5,5

Во всех растительных ассоциациях еловых лесов биомасса дождевых червей возрастала по мере увеличения запасов гумуса в почве. При этом самые высокие показатели биомассы дождевых червей получены для ассоциаций с преобладанием разнотравья. В период летних засух на фоне общего снижения активности, а иногда и численности дождевых червей, отмечалась их концентрация в более влажных ассоциациях. Часть дождевых червей в этот период могла находить временные убежища в упавших стволах деревьев, древесина которых на последних стадиях разложения имеет высокую влагоемкость.

В еловых лесах Валдая большая группа почвенных сапрофагов представлена личинками двукрылых, численность которых здесь выше, чем в ельниках средней и северной тайги (Кривошеина, 1966). Среди личинок двукрылых с сапротрофным питанием доминируют представители сем. *Tipulidae* и *Bibionidae*. Первые были многочисленны в ассоциациях с преобладанием кислицы и разнотравья, а вторые чаще встречались среди полуразложившихся еловых веток в разных типах местообитаний (таблица 15). Личинки *Bibionidae* — активные сапротрофы, они механически измельчают опад, обогащая почву подвижными органическими соединениями. В ассоциациях с преобладанием кислицы встречались личинки сем. *Sciaridae*, которые также относятся к сапрофагам и живут в гниющей древесине на последних стадиях ее разложения. Здесь же были обычны личинки галлиц (*Cecidomyiidae*) и хирономид (*Chironomidae*). Представители этих семейств живут в подстилке, питаются гифами грибов, почвенными водорослями и растительными остатками (Стриганова, 1980).

Таблица 15
Видовой состав и численность (экз./м²) личинок двукрылых (Diptera) в основных растительных ассоциациях двух типов сльников Валдая (июль – август 1977)

Вид	Тип сльника, типы растительных ассоциаций									
	Неморально-кисличный					Зеленомошный				
	Долгомощная	Майниковая	Кисличная	Вейниковая	Папоротниковая	Зеленомошная 1	Зеленомошная 2	Майниковая	Кисличная	
<i>Tipula scripta</i>	-	-	0,6	-	-	-	-	-	-	0,6
<i>T. rubripes</i>	-	-	1,2	-	-	-	-	-	-	0,6
<i>T. marmorata</i>	-	-	0,5	-	Ед.	-	-	-	-	-
<i>Liogramma glabrata</i>	-	-	-	-	-	9,2	-	-	-	-
<i>Bibio clavipes</i>	-	-	-	-	-	-	Ед.	-	-	-
<i>Sciarrida</i> sp.	-	-	40,2	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rhysomyia</i> sp.	-	-	36,6	12,4	6,0	-	-	Ед.	20,8	-
<i>Rhagio scolopaceus</i>	-	0,8	Ед.	Ед.	0,5	-	1,6	1,8	Ед.	-
<i>Rh. lineola</i>	-	0,6	8,0	6,4	6,4	-	Ед.	3,8	9,6	-
<i>Rhagio</i> sp.	-	3,0	2,5	Ед.	-	-	-	-	0,6	-
Dolichopodidae	Ед.	0,5	-	-	-	-	Ед.	2,0	-	-
<i>Crysops</i> sp.	0,5	-	-	-	-	-	0,5	Ед.	-	-
<i>Ocydromia</i> sp.	9,6	-	-	-	-	-	-	Ед.	-	-
<i>Thereva</i> sp.	-	0,5	-	-	-	-	-	-	-	-
Asilidae sp.	-	Ед.	Ед.	Ед.	-	-	-	-	-	-
<i>Cyclorhapha</i> sp.	-	-	1,2	0,6	-	-	-	-	-	2,0
Всего, экз./м²:	10,1	6,9	92,8	19,4	12,9	9,2	2,1	7,6	34,4	

*Примечание: долгомощная – преобладание *Polytrichum commune*; зеленомошная 1 – *Hylacomium splendens*; зеленомошная 2 – *Pleurozium schreberi*

Кроме дождевых червей и личинок двукрылых, сапрофаги мезофауны представлены в ельниках лесным навозником (*Geotrypes stercorosus*), многоножками (*Polydesmidae*; *Julidae*) и тараканами (*Ectobius sylvestris*, *E. lapponicus*). Последние две группы немногочисленны и играют заметную роль в переработке растительного опада только в засушливые годы. Например, в период летней засухи 1973 года во всех типах еловых лесов была высокая численность тараканов, кивсяков и многосвязов. Одновременно отмечалась депрессия численности дождевых червей и личинок многих видов двукрылых. Вероятно, в этот период произошло замещение экологических групп сапрофагов, что было связано с длительной засухой и сменой гидротермического режима в подстилке и почве еловых лесов.

Среди *Diplopoda* в еловых лесах Валдая обычны, но немногочисленны: *Polyzonium germanicum* (*Polyzoniidae*), характерный для подзолистых таежных почв, который чаще встречался в ельниках зеленомошных; а также *Polydesmus complanatus* (*Polydesmidae*), обычный для ельников кисличных и разнотравно-кисличных ельников. Из кивсяков (*Julidae*) отмечен только *Ommatoiulus sabulosus*, который имеет широкое распространение в зоне европейских хвойно-широколиственных лесов.

Во вторую половину лета характерными представителями сапрофильного комплекса ельников становятся жуки-навозники, численность которых в отдельные годы достигает 0,5 экз./м². Навозники перерабатывают главным образом животный опад и плодовые тела высших базидиальных грибов.

Второе место по запасам биомассы среди представителей мезофауны занимают хищные беспозвоночные. Биомасса этой группы максимальна в местообитаниях с большими запасами подстилки и высоким проективным покрытием травянистой растительности, что определяется высокой численностью их потенциальных жертв — беспозвоночных сапро- и фитофагов. Высокая доля участия зоофагов в структуре населения почвенной мезофауны характерна для зеленомошной и долгомошной ассоциаций, где масса сапро- и фитофагов мезофауны минимальна. Этот феномен объясняется высокой численностью населения микрофауны (клещи, коллемболы, нематоды), служащей их основной пищей.

Хищные беспозвоночные представлены в еловых лесах пауками (*Aranei*), многоножками (*Lithobiidae*), жуками (*Staphylinidae*, *Carabiidae*, *Cantharidae*) и личинками двукрылых.

Доминируют по массе пауки, стафилины и жуужелицы. В перечисленные группы входит большое число видов, представители которых встречаются во всех растительных ассоциациях еловых лесов. Личинки хищных двукрылых обитают в основном в богатых гумусом (кисличная, неморально-кисличная) или влажных (долгомошная) местах. Они представлены разными жизненными формами и систематическими группами (таблица 15).

У большинства групп зоофагов годовые изменения запасов биомассы в теплый период года более сглажены по сравнению с сапрофагами. Эту особенность можно объяснить высоким видовым разнообразием доминирующих групп зоофагов, которое способствует быстрой перестройке структуры их сообществ при изменении абиотических условий среды.

В ельниках Валдая самая многочисленная группа зоофагов почвенно-подстилочного комплекса представлена пауками. Доминируют мелкие формы пауков, относящиеся к семействам *Clubionidae*, *Linyphiidae*, *Erygoninae* (*Mycryphantidae*), *Thomisidae*, большинство из которых населяют толщу подстилки. Крупные виды пауков не так многочисленны, а среди них обычны представители рода *Alopecosa* и семейства *Lycosidae*, живущие на поверхности подстилки.

Численность пауков минимальна в начале вегетационного периода и достигает максимальных значений во второй половине лета. При этом самые высокие показатели плотности отмечены для ассоциаций с высоким проективным покрытием травянистой растительности и мощной подстилкой. Средняя за вегетационный период численность пауков в ельниках зеленомошных составляет около 100 экз./м² при биомассе 60–100 мг/м². В ельниках кисличных плотность пауков несколько меньше при близких показателях биомассы, что связано с увеличением их средних размеров и массы (таблицы 11, 12).

В еловых лесах многочисленны также жуки-стафилины, которые встречаются во всех растительных ассоциациях. В большинстве местообитаний доминируют по численности *Xantholinus tricolor*, *Lathrobium brunnipes*, *Ischnosoma splendidum*, *Tachyporus laticollis* и *Staphylinus erythropterus*. Некоторые виды стафилинов встречались в ограниченном числе ассоциаций, что связано с формированием особых экологических условий, благоприятных для их жизни и развития. Например, только в долгомошной ассоциации встречены представители родов *Atheta* sp. и *Zyras* sp., а только в кисличной — *Xantholinus laevigatus* (= *clairei*).

Таблица 16
Видовой состав и численность (кол-во пойманных особей) напочвенных жуужелиц (Carabidae) и стафилинид (Staphylinidae) в основных растительных ассоциациях двух типов ельников Валдая (учеты ловушками с 17. 06 по 18. 07. 1977 г.)

Вид	Тип ельника, типы растительных ассоциаций					
	Неморально-кисличный			Зеленомошный*		
	Долгомшная	Майниковая	Кисличная	Зеленомошная 1	Зеленомошная 2	Майниковая
Carabidae						
<i>Cychnus caraboides</i>	-	-	2	-	-	2
<i>Carabus arvensis</i>	-	20	4	-	-	-
<i>C. hortensis</i>	2	5	4	1	1	1
<i>C. glabratus</i>	2	2	4	1	1	1
<i>Epaphius secalis</i>	-	-	5	-	-	-
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	21	66	40	10	10	15
<i>Pt. niger</i>	14	3	7	4	4	13
<i>Pt. nigrita</i>	-	-	-	6	5	5
<i>Pt. diligens</i>	22	5	5	35	30	15
<i>Pt. melanarius</i>	-	11	8			

Calathus micropterus	8	80	23	19	18	90	34
Agonum ericeti	1	-	-	3	-	-	1
Staphylinidae							
Ischnosoma splendidum	18	24	10	5	5	28	-
Lordithon lunulatus	-	-	2	2	2	-	-
Bolitobius formosus	-	3	-	3	3	2	2
Tachynus rufipes	2	4	96	2	2	1	-
T. laticollis	2	13	38	1	1	12	14
Atheta sp.	56	-	-	-	-	-	-
Drusilla canaliculata	2	7	1	-	-	-	-
Zyras sp.	1	-	-	-	-	-	-
Lathrobium brunnipes	2	6	14	8	8	18	11
Atrecus longiceps	-	-	-	-	-	-	1
Othius punctulatus	-	3	-	4	4	4	-
Xantholinus tricolor	17	19	31	13	12	24	17
X. laevigatus	-	-	9	-	-	-	-
Philonthus decorus	-	2	37	-	-	-	-
Ph. cognatus	1	-	-	-	-	-	-
Staphylinus erythropterus	4	18	20	15	15	12	27
Quedius fuliginosus	1	1	-	-	-	-	2

*Примечание: Зеленомошная 1 - *Hydroscotium splendens*; Зеленомошная 2 - *Pleurozium streberii*

Последний вид не был отмечен ни в одной из соседних растительных ассоциаций еловых лесов (таблица 16). Большое видовое разнообразие и высокая динамическая плотность стафилинов характерны для кисличной и генетически близких к ней растительных ассоциаций.

Распределение жужелиц в основных типах растительных ассоциаций еловых лесов в общих чертах сходно с таковым у стафилинов. Высокое видовое разнообразие и максимальная плотность отмечаются в ассоциациях с преобладанием кислицы (10 видов) и близких по генезису местообитаниях (майниковая). Только в этих ассоциациях встречены *Eraphius secalis*, *Cychnus caraboides* и *Carabus arvensis*. Беднее население жужелиц в зеленомошной ассоциации, а наиболее своеобразно в местообитаниях с преобладанием мха *Petrichum commune*. Здесь много влаголюбивых видов, например, только здесь встречается *Agonum ericeti*, а доминирует по численности *Pterostichus diligens*.

В большинстве растительных ассоциаций по показателям абсолютной и динамической плотности преобладают *Pterostichus oblongopuncatus* и *Calathus micropterus*, виды жужелиц, имеющие широкое распространение в еловых лесах европейской тайги (Арнольди, Матвеев, 1973). В ельниках Валдая обычны, но немногочисленны *Carabus hortensis* и *Carabus glabratus*, которые встречались в большинстве растительных ассоциаций (таблица 16).

Из других групп зоофагов в еловых лесах обычны хищные многоножки (*Lithobiidae*), населяющие подстилку, верхние почвенные горизонты и гниющую древесину. В большинстве растительных ассоциаций эта группа представлена всего двумя доминантными видами — *Monotarsobius curtipes* и *Lithobius lucifugus*. Средняя численность костьянок за вегетационный период составляла около 20 экз./м² при биомассе 100-200 мг/м², а изменения этих показателей по годам были незначительны. Наиболее высокая численность костьянок отмечена для майниковой ассоциации (50-60 экз./м², биомасса 600-700 мг/м²), где имеется благоприятное сочетание условий, необходимых для их жизни (мощная подстилка, умеренная влажность и постоянное затенение). Сходные условия способствуют концентрации костьянок в гниющей древесине, где их плотность в единице объема в среднем в 2-3 раза выше, чем в подстилке и почве. Самые низкие показатели плотности населения костьянок получены для долгомошной ассоциации, что определяется высокой влажностью, которую избегает эта группа зоофагов (2-3 экз./м²).

Большая группа хищных беспозвоночных представлена в еловых лесах личинками двукрылых, среди которых наиболее обычны виды, относящиеся к семействам *Rhagionidae*, *Therevidae*, *Thabanidae*. Высокая плотность личинок рода *Rhagio* характерна для ассоциаций с обилием дождевых червей (неморальная, разно-травно-кисличная, кисличная), которые служат им основной пищей (рисунки 9–10). Здесь же были обычны личинки рода *Asilidae*. Другая большая группа хищных двукрылых связана с сильно увлажненными местообитаниями (долгомощная и др.). Здесь доминируют представители родов *Chrysops* и *Ocydromia*.

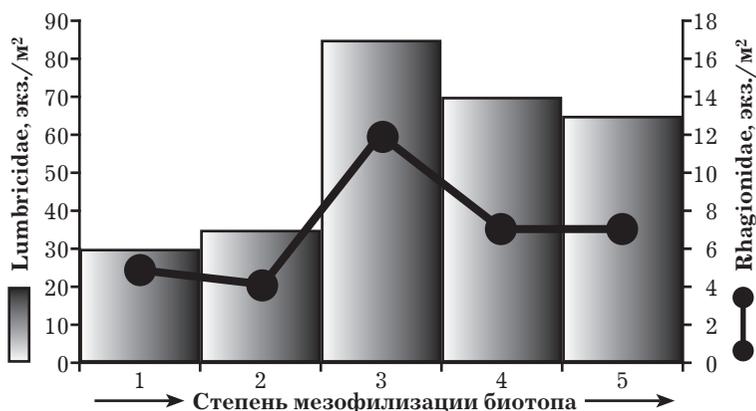


Рисунок 9. Численность дождевых червей и личинок хищных двукрылых в основных типах растительных ассоциаций ельника неморально-кисличного (1 - долгомощная, 2 - майниковая, 3 - кисличная, 4 - вейниковая, 5 - папоротниковая)

В еловых лесах хищные личинки двукрылых встречаются в основном в умеренно-влажных и богатых гумусом, а также в сильно увлажненных местообитаниях, которые представлены различными растительными ассоциациями. Как правило, каждый тип ассоциаций населяют разные жизненные формы хищных двукрылых. Характерно, что в ассоциациях, занимающих промежуточное положение между крайними по увлажнению и запасам гумуса местообитаниями, численность и биомасса личинок двукрылых была меньше (таблица 15).

Среди всех функциональных групп почвенных беспозвоночных мезофауны еловых лесов фитофаги немногочисленны. К настоящим педобионтам можно отнести личинок и имаго жуков-слоников (*Curculionidae*), почвенных листоедов (*Chrysomelidae*)

и некоторых тлей. Большинство представителей этой трофической группы питаются тканями или соками подземных органов растений и регулярно встречаются в учетах, хотя их численность и масса незначительны. Более многочисленны беспозвоночные-фитофаги, живущие на растениях напочвенного покрова. Это в основном моллюски, гусеницы бабочек, тли и цикадки.

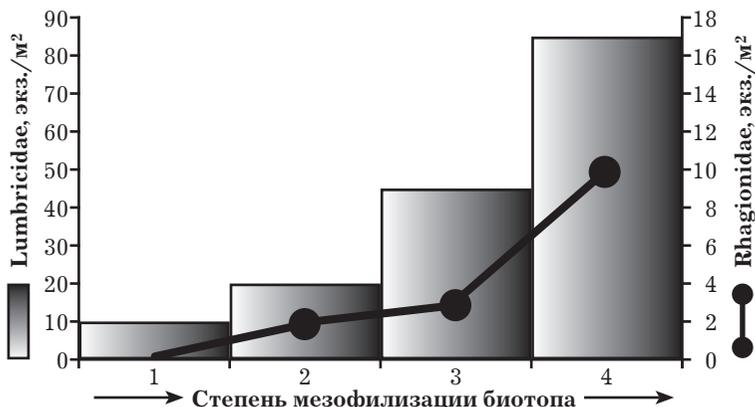


Рисунок 10. Численность дождевых червей и личинок хищных двукрылых в основных типах растительных ассоциаций ельника зеленомошного (1 - *Hylocomium splendens*, 2 - *Pleurozium chreberi*, 3 - майниковая, 4 - кисличная)

Многие почвенные беспозвоночные обладают смешанным типом питания и поэтому занимают несколько трофических уровней. В еловых лесах характерными представителями этой группы служат личинки жуков-щелкунов (*Elatheridae*). Иногда на их долю приходится до 60–70% всей биомассы почвенной мезофауны со смешанным типом питания. Среди щелкунов во всех растительных ассоциациях доминировали по численности и массе личинки *Athous subfuscus*, что говорит об их широкой экологической пластичности. Личинки этого вида могут питаться растительными тканями, детритом и переходить на хищничество, что дает им возможность жить в разнообразных экологических условиях, поддерживая высокую численность популяций (Гиляров, 1965).

За весь период работ наиболее высокая численность личинок щелкунов отмечена в ельниках кисличных, в ассоциациях с мощной подстилкой (майниковая) и в ельниках зеленомошных, в наиболее влажных местообитаниях. В ельниках кисличных и неморальных встречались два других вида щелкунов —

Dolopius marginatus и *Athous haemorrhoidalis*, но численность их была низкой. В ельниках зеленомошных биомасса личинок щелкунов в отдельные годы составляла до 20% от всей мезофауны, что говорит о важной роли этой группы беспозвоночных в структуре населения почвенной биоты как в сухих, так и во влажных местообитаниях с мощной подстилкой. Во всех типах ельников личинки щелкунов встречались также в гниющей древесине на последних стадиях ее разрушения.

Таблица 17

Вертикальное распределение нематод в почвах двух типов ельников Балдая, особей/ 100 мл

Глубина отбора проб	Тип ельника	
	Зеленомошный	Кисличный
Подстилка	2000	3900
0-5 см	300	2700
5-10 см	180	650
10-15 см	200	800
15-20 см	90	330
20-25 см	60	75

В еловых лесах, кроме представителей мезофауны, важную роль в структуре населения почвенных беспозвоночных играет микрофауна, среди представителей которой особенно многочисленны панцирные клещи, коллемболы, энхитреиды и нематоды. Большинство из них являются активными редуцентами и по типу питания относятся к сапрофагам, микофагам или группам со смешанным рационом (таблица 10). Перечисленные группы беспозвоночных населяют преимущественно подстилку, древесный отпад и верхние почвенные горизонты (таблицы 17-18; Рисунок 11).

Таблица 18

Распределение панцирных клещей и коллембол по горизонтам почвы в кисличной ассоциации, % от общей численности

Наименование	Горизонты почвы		
	A ₀	A ₁	A ₂
Панцирные клещи	98	1,96	0,04
Коллемболы	75	25	-

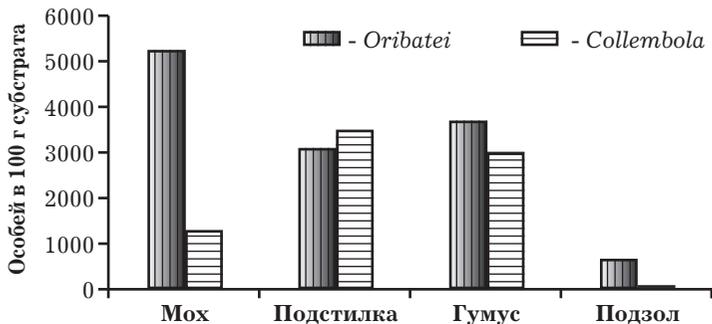


Рисунок 11. Распределение по почвенному профилю панцирных клещей и коллембол в ельнике кисличном (среднестатистические данные для основных типов ассоциаций)

Таблица 19
Численность (экз./100 г субстрата) и соотношение панцирных клещей (*Oribatei*) и коллембол (*Collembola*) в ассоциациях ельников Валдая

Наименование	Растительные ассоциации			
	Долгомошная	Зеленомошная	Майниковая	Кисличная
Клещи	5480	5814	13113	29955
<i>В том числе: нимфы и личинки</i>	1089	2015	3717	12414
Ногохвостки	1536	1076	2368	8791
Клещи, %	81	88	88	83
Ногохвостки, %	19	12	12	17

Среди почвенной микрофауны еловых лесов особенно многочисленны микроартроподы (орибатидные клещи и коллемболы), которые служат важным структурным элементом всего комплекса почвообитающих беспозвоночных. В этой группе почвенных животных доминируют по численности и массе орибатидные клещи, что характерно для многих типов еловых лесов разных таежных подзон (Чернова, 1987; Бобров, Коробов и др., 1994, 1997; Регуляторная роль..., 2003). Панцирные клещи принимают активное

**Видовое разнообразие и процентное соотношение
численности микроартропод в растительных ассоциациях
ельника кисличного, % от общего количества**

Вид	Ассоциация			
	Долгомошная	Зеленомошная	Майниковая	Кисличная
<i>Oribatei</i>				
Hypochtonius rufulus	1,0	6,8	-	0,5
Nothrus sylvestris	2,1	-	2,1	2,5
Nanhermannia nana	1,4	9,4	-	0,4
Belba verrucosa	0,7	-	1,5	1,4
Metabelba pulverrulenta	-	-	2,5	1,2
Carabodes areolatus	0,3	-	1,0	3,2
Tectocephus velatus	2,1	-	2,4	6,0
Autogneta longilamellata	2,0	-	1,9	3,9
Scheloribates latipes	0,3	1,6	2,0	2,9
Fuseozetes fuscipes	3,5	1,5	0,7	2,0
Minunthozetes pseudofusiger	-	6,4	-	-
Chamobates cuspidatus	0,6	-	-	5,7
Achipteria coleoprata	3,6	4,4	4,7	2,6
Phthiracarus piger	1,8	12,6	1,0	0,8
Tropocarus carinatus	2,1	1,0	2,8	4,0
Сем. Oppiidae	78,5	56,3	77,4	62,9
Число видов (без сем. Oppiidae)	17	20	21	25
Число уникальных видов	-	7	2	3
<i>Collembola</i>				
Hypogastura socialis	41,0	0,6	6,3	3,3
Onychiurus armatus	9,0	10,3	10,5	18,7
Isotoma notabilis	0,5	30,0	7,6	1,7
Isotomiella minor	28,3	6,5	41,0	29,0
Anurophorus laricis	-	1,5	25,2	29,3
Isotoma violacea	-	31,0	-	-
Другие виды	21,2	20,1	9,4	18,0
Число видов	10	15	13	21
Число уникальных видов	1	1	1	10

участие в переработке хвойного опада, способствуя его дальнейшему разложению микроорганизмами. Многочисленность панцирных клещей в подстилке и почве ельников определяется наличием больших запасов подстилки и участием в ее разложении грибов, чей мицелий служит для них основной пищей (Криволицкий, 1969).

Из панцирных клещей особенно много видов, входящих в состав оппидного комплекса, к которым относятся мелкие по размерам виды со слабосклеротированными покровами (таблица 20). Во всех обследованных растительных ассоциациях самая высокая численность микроартропод отмечалась в подстилке и гумусовом горизонте почвы. В минеральных горизонтах почвы численность микроартропод резко снижалась (рисунок 11, таблица 18). Кроме того, высокая плотность микроартропод отмечалась в древесных остатках и гниющих стволах деревьев, которые заселяются микроартроподами уже на второй стадии их разрушения.

Численность и биомасса микроартропод в подстилке и почве разных типов еловых лесов изменялась в очень широких пределах от 50-70 до 600 тыс./м², а их масса от 0,5 до 5-6 г/м². В большинстве растительных ассоциаций доминировали по численности и массе панцирные клещи, которые превосходили по этим показателям коллембол в среднем в 5-8 раз. В почвах еловых лесов численность и масса коллембол была максимальна в растительных ассоциациях с повышенной влажностью верхних почвенных горизонтов и наличием мощного мохового покрова.

Распределение микроартропод в подстилке и почве очень мозаично, что связано с неравномерностью накопления растительного и животного опада, его составом и существенными различиями в микроклиматических условиях даже в пределах одной ассоциации (таблица 20).

В ходе работ была выявлена большая роль древесного отпада (сучья и стволы деревьев) в создании неоднородности субстрата, на котором поселяются разные группы беспозвоночных. Например, микроартроподы охотно заселяют древесные остатки уже на второй стадии их разложения. Плотность микроартропод здесь может быть довольно высокой. Учитывая, что в еловых лесах имеются большие запасы валежа, биомасса микроартропод здесь может быть выше, чем на соседних участках (таблица 21).

Вертикальное распределение микроартропод практически совпадает с распределением по почвенному профилю запасов мертвого органического вещества и микроорганизмов.

Численность клещей и коллембол в древесине и во мхах, растущих на поверхности мертвых стволов ели (валеж)

Показатель	Вид	Стадии разложения стволов		
		II	III	IV
<i>Мхи</i>				
Плотность, особей/100 г сух. субстрата	Клещи	3100	6500	3200
	Коллемболы	1800	1500	1400
Доля почвенной группы, %	Клещи	22	40	30
	Коллемболы	5	8	25
<i>Древесина</i>				
Плотность, особей/100 г сух. субстрата	Клещи	680	470	800
	Коллемболы	470	270	450
Доля почвенной группы, %	Клещи	35	75	70
	Коллемболы	24	65	70

В конце краткого обзора населения почвенных беспозвоночных еловых лесов Валдая, следует остановиться на некоторых общих закономерностях, свойственных этому комплексу почвенной биоты. Запасы биомассы и состав населения многих групп почвенных беспозвоночных, также как и пространственная мозаика их распределения, определяются многими абиотическими и биотическими факторами. Как правило, биомасса почвенной фауны положительно коррелирует с запасами гумуса, зависит от состава подстилки и условий увлажнения. Одним из лучших интегральных показателей условий местообитания служит видовой состав растительности напочвенного покрова (Разумовский, 1981). Поэтому население почвенной фауны одних и тех же растительных ассоциаций, встречающихся в разных типах еловых лесов, имеют большое сходство. В то же время растительные ассоциации, распространенные в пределах одного типа леса, могут иметь существенные различия в составе почвенной фауны.

В ельниках зеленомошных и долгомошных формируются наиболее однородные экологические условия, и для этих типов лесов характерно небольшое число растительных ассоциаций. Это приводит к незначительной пространственной дифференциации

почвенной фауны. Особенно высокая мозаичность в распределении почвенной фауны наблюдается в ельниках разнотравно-кисличных и неморальных, что связано с большим разнообразием представленных здесь растительных ассоциаций, находящихся на разных стадиях сукцессии. Мозаичность комплексов почвенной фауны связана не только со структурой напочвенного покрова, но и с распределением запасов мортмассы и ее составом. Изменение мощности подстилки, ее состава, а также присутствие на поверхности почвы древесных остатков оказывают влияние на состав почвенных беспозвоночных. Наиболее чутко реагируют на изменение условий обитания, даже в пределах одной растительной ассоциации, представители микрофауны (клещи, коллемболы, нематоды и др.), что создает микромозаику в распределении почвенной фауны.

В еловых лесах большинство групп почвенных беспозвоночных, включая и дождевых червей, обладают слабой способностью к вертикальным миграциям по почвенному профилю, что ограничивает их участие в почвообразовательном процессе. В составе почвенно-подстилочного комплекса беспозвоночных еловых лесов к первичным разрушителям хвойного опада можно отнести некоторые группы панцирных клещей и личинок мух. Главную роль в разрушении хвойного опада играют грибы и бактерии. Эти организмы служат основными группами редуцентов и фундаментом для построения большинства цепей питания почвенных беспозвоночных еловых лесов. Роль беспозвоночных в первичной переработке опада более заметна в ассоциациях с развитым травяно-кустарничковым ярусом, где активное участие в этом процессе принимают дождевые черви и личинки двукрылых.

Известно, что почвенная фауна — важный структурный блок экосистем еловых лесов. В результате наших исследований была выявлена общая закономерность характерная для еловых лесов: биомасса почвенных беспозвоночных в сукцессионном ряду растительных ассоциаций от начальных к более поздним стадиям сукцессии закономерно возрастает. Многие группы почвенных беспозвоночных представлены в субклимаксных ельниках кисличных большим числом видов. Увеличение биомассы почвенной фауны происходит главным образом за счет комплекса мезофауны, поскольку возрастает доля сапрофагов, среди которых на поздних стадиях сукцессии доминируют дождевые черви (таблица 13). Такие изменения в структуре населения почвенных беспозвоночных происходят на фоне увеличения запасов

гумуса в почве и сокращения запасов подстилки. Этот факт говорит об интенсификации биологического круговорота и более активном участии в этом процессе почвенной фауны.

4.3. Беспозвоночные обитатели крон деревьев

В надземных ярусах еловых лесов основная масса животных обитает в кронах деревьев. В настоящее время не представляется возможным дать достаточно полную количественную характеристику населения животных крон деревьев, что связано с целым рядом методических трудностей их учета. В спелых еловых лесах объем кронового пространства примерно на два порядка превышает корнеобитаемую толщину почвы и почти на три порядка больше основной зоны жизни почвенных животных. В этом большом объеме сосредоточены основные запасы живой фитомассы еловых лесов. В то же время, живая масса обитающих здесь животных не превышает 10-12% от ее общих запасов в экосистеме.

Таблица 22

Биомасса (кг живой массы/га) основных трофо-функциональных групп беспозвоночных животных — обитателей крон деревьев в ельнике кисличном

Группа животных	Июнь	Август
Фитофаги	7,5	3,0
Карпофаги	0,5	1,0
Филлофаги	7,0	2,0
Сапрофаги	4,0	5,0
Зоофаги	3,0	7,0
Всего:	14,5	15,5

В кронах деревьев, как и среди животного населения почв, преобладают беспозвоночные, которые в теплый период года представлены в основном фито- и зоофагами (таблица 22). Среди фитофагов доминируют растительноядные насекомые. В спелых ельниках их масса достигает максимума в первую половину лета и снижается к концу вегетации. В первую половину лета особенно многочисленны потребители хвои, ауксибластов и генеративных органов ели. Среди филлофагов доминируют

по численности и массе тли (*Aphidodae*, *Chermisidae*), гусеницы бабочек (*Geometridae*, *Tortricidae*) и личинки пилильщиков (*Tenthredinidae*). К основным потребителям генеративных органов относятся насекомые конобионты и коноксены, которые поедают как семена, так и ткани стробилов. Подробнее об этом комплексе насекомых будет сказано в разделе, посвященном потребителям генеративных органов ели.

Общая живая масса насекомых-фитофагов достигает максимума в конце июня - начале июля (7-8 кг/га). Во вторую половину лета масса активных фитофагов резко снижается, поскольку личинки многих видов насекомых прекращают питание хвоей, а их имаго не питаются. Часть насекомых мигрирует в другие ярусы леса или переходит в неактивную стадию.

Среди обитателей крон деревьев одно из первых мест по запасам биомассы принадлежит зоофагам, которые представлены в основном пауками, а из насекомых — двукрылыми (*Asilidae*, *Tachinidae* и др.), сетчатокрылыми (*Chrysopidae*), перепончатокрылыми (*Braconidae*, *Chalcidae*, *Vespidae*, *Formicidae*) и скорпионовыми мухами (*Mecoptera*). Численность и масса зоофагов возрастает к концу лета, когда они доминируют по массе среди других трофических групп беспозвоночных, обитающих в кронах деревьев. По предварительным данным, масса зоофагов, включая хищных и паразитических беспозвоночных, составляет в это время до 60-70% от всей массы животных этого яруса. Причем, около 65-70% всей биомассы приходится на пауков. Пауки — облигатные хищники, которые используют в основном мелкую добычу. В кронах деревьев они охотятся не только на беспозвоночных, постоянно живущих на стволах, ветвях и хвое ели, но используют в пищу и обитателей «аэропланктона». Аэропланктон — важный структурно-функциональный элемент фауны таежных лесов, который образует большую биомассу. Основную его массу составляют двукрылые насекомые (комары, слепни, мошки и др.), развитие и выплод личинок которых происходит в подстилке и почве еловых лесов, а также сопряженных с ними в ландшафте экосистемах болот и водоемов. Представители этих многочисленных групп насекомых осуществляют постоянный обмен биомассой и химическими элементами между ярусами одной экосистемы и соседними экосистемами. Вопрос этот еще плохо изучен, но даже наши первые попытки определения выносимой насекомыми из почвы биомассы показали, что эти потоки вещества играют важную роль в биогенном обмене химическими элементами

ми в таежных ландшафтах. Важно отметить, что эти потоки направлены против градиента гравитации как в пределах одной экосистемы, так и в системе сопряженных экосистем в ландшафте.

Среди населения беспозвоночных крон деревьев сапрофаги и сапрофитофаги немногочисленны. Они представлены преимущественно панцирными клещами, коллемболами, тараканами и ручейниками (*Trichoptera*). Большинство из этих групп беспозвоночных обитает на сухих веточках, лишайниках и коре деревьев. В период вегетации доля этой группы беспозвоночных обычно не превышает 30% от всей массы животных, обитающих в кронах.

Особая группа беспозвоночных представлена насекомыми-сапрофагами, живущими за счет отмирающих частей стволов ели (луб, кора, древесина). Численность и масса этих насекомых в здоровых еловых лесах, как правило, небольшая. По мере старения древостоя и с началом его распада численность этой группы насекомых возрастает, а затем опять снижается.

Другая функционально значимая группа обитателей крон деревьев — муравьи, которые могут занимать несколько трофических уровней. Муравьи преимущественно являются зоофагами, но иногда основной их пищей становится падь тлей, питающихся хвоей. Тем самым муравьи косвенно принимают участие в биологическом круговороте азота в хвойных лесах, но этот интересный вопрос до сих пор практически не изучен.

4.4. Позвоночные животные

В еловых лесах Валдая на позвоночных животных приходится не более 0,05% от общего запаса гетеротрофных организмов и 3% от запаса биомассы всех животных (таблица 20). По основным структурным показателям населения позвоночных животных еловые леса Валдая мало отличаются от других типов темнохвойных лесов (Ходашова, 1966; Крауклис, Бессолицина, Кремер и др., 1985).

Основная часть биомассы позвоночных животных приходится на млекопитающих, среди которых доминируют насекомоядные (*Insectivora*) и грызуны (*Rodentia*). Насекомоядные представлены кротом (*Talpa europea*) и землеройками (*Soricidae*). Численность крота составляет в среднем 3-4 особи на 1 га (0,2-0,24 кг/га) в разнотравно-кисличных и неморальных ельниках, а в других типах ельников его плотность в 3-4 раза меньше. Она подтверждена мно-

голетним колебаниям, которые главным образом связаны с динамикой его основной кормовой базы — крупными почвенными беспозвоночными. Особенно неблагоприятны для кротов периодические летние засухи, которые оказывают отрицательное воздействие на почвенную фауну, лишая их доступных кормов. В эти годы численность кротов резко снижается, а ее восстановление происходит на протяжении 2-3 лет.

Таблица 23

Структура биомассы (кг живой массы/га) позвоночных животных в ельниках Валдая

Группа животных	Биомасса	%
Амфибии	0,12	3,50
Рептилии	0,05	1,50
Птицы:	0,33	11,00
Воробьиные	0,13	4,40
Куриные	0,10	3,30
Прочие	0,10	3,30
Млекопитающие:	2,52	84,00
Насекомоядные	0,60	20,00
Хищные	0,02	0,70
Копытные	1,00	33,30
Зайцеобразные	0,30	10,00
Грызуны	0,60	20,00
Всего:	3,00	100,00

В пределах обследуемой территории обитает 6 видов землероек: обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus*), средняя бурозубка (*S. caecutiens*), малая бурозубка (*S. minutus*), равнозубая бурозубка (*S. isodon ruthenus*), крошечная бурозубка (*S. minutissimus*) и кутора (*Neomys fodiens*). Каждый вид землероек предпочитает определенные типы биотопов (Щварц и др., 1992). Для еловых лесов характерны в основном три вида землероек — обыкновенная, средняя и малая бурозубки. Обыкновенная и малая бурозубки встречаются во всех типах ельников, а средняя бурозубка более многочисленна в ельниках зеленомошных, долгомошных и ельниках кисличных таежного типа. В большинстве типов еловых лесов доминирует обыкновенная бурозубка и только в ельниках зеленомошных она уступает по численности средней бурозубке. Среднемноголетняя

численность землероек в ельниках кисличных составляет 16-20 особей на 1 гектар. В благоприятные годы численность бурозубок в осенний период может достигать 80-100 особей на 1 гектар, а иногда даже 160-170 особей/га. В ельниках зеленомошного типа численность и масса землероек в 4-5 раз меньше. При высокой численности насекомоядные млекопитающие (землеройки, крот) потребляют 60-70% биомассы почвенных беспозвоночных, полностью используя доступные им запасы кормов (Шварц и др., 1986). Поэтому в еловых лесах эта группа млекопитающих играет важную роль в массо-энергообмене экосистем и регуляции численности некоторых групп почвенных беспозвоночных. В свою очередь динамика численности землероек имеет сезонную и многолетнюю цикличность, которая определяется состоянием кормовой базы и погодными условиями.

В еловых лесах значительная часть биомассы представлена грызунами, в основном полевками (*p. Clethrionomys*, *p. Microtus*) и мышами (*p. Apodemus*). Встречается также лесная мышовка (*Sicista betulina*), которая предпочитает разнотравные ельники. Одним из многочисленных обитателей еловых лесов периодически становится обыкновенная белка (*Sciurus vulgaris*). Её численность в отдельные годы может быть весьма большой, но в другие годы этот вид практически отсутствует, что связано с урожаями семян ели. В годы высокой численности плотность зверьков может достигать 20-30 особей на 100 га, а в годы низкой численности снижается в 100 и более раз.

По многолетним данным (1973-87 гг.) Валдайского стационара, в большинстве еловых лесов среди мелких мышевидных грызунов доминируют рыжие полевки, которые относятся к биологическому типу семяноядных полевок. Среди этого типа превалирует по численности и наиболее часто встречается в различных биотопах рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus*). Численность красной полевки (*C. rutilus*) примерно в 5-10 раз меньше, и этот вид чаще попадает в ельниках зеленомошного типа (Чернышев, Попов, Шварц, 1985).

Для еловых лесов характерны также серые полевки, которые относятся к биологическому типу зеленоядных полевок. Среди этого типа полевок в еловых лесах наиболее обычны два вида — темная (*Microtus agrestis*) и европейская подземная полевка (*Terricola subterraneus*). Оба вида предпочитают влажные, богатые травянистой растительностью местообитания, которые чаще встречаются в разнотравных и приручьевых ельниках. Значи-

тельно реже в ельниках обитают другие представители серых полевок — обыкновенная (*Microtus arvalis*), полевка-экономка (*M. oeconomus*) и водяная полевка (*Arvicola terrestris*). Все перечисленные виды встречались в ельниках только случайно, в основном в период расселения или на границе массивов еловых лесов с более открытыми биотопами (вырубки, луга), а также по пойме реки Валдайки.

Лесной лемминг (*Myopus schisticolor*), которого также можно отнести к зеленоядному типу, крайне редок на Валдае, и за весь период работ нами поймано всего два экземпляра зверьков на небольшом верховом болоте на границе с зеленомошно-сфагновым ельником. В массивах еловых лесов на территории стационарных работ этот вид отсутствует.

Кроме двух типов полевок (семяядных и зеленоядных) в ельниках можно найти также биологический тип мышей, среди представителей которого наиболее распространена лесная мышь (*Apodemus sylvaticus*). Для разнотравно-кисличных и неморальных ельников этот вид обычен, но вместе с тем численность его невелика. Здесь же встречалась и лесная мышовка. Оба вида представлены в этих типах еловых лесов, где для них есть оптимальные защитные и кормовые условия.

В августе - сентябре, к концу периода размножения плотность населения мышевидных грызунов в ельниках разнотравно-кисличных может достигать 30-40 особей на 1 гектар при биомассе 0,4-0,5 кг/га. На протяжении десятилетнего периода наблюдений численность зверьков осенью менялась в пределах 3-4-кратных значений, но в зависимости от времени года она могла варьировать в пределах одного порядка (таблица 24).

В отличие от насекомоядных и грызунов, другие систематические группы млекопитающих играют меньшую роль в жизни еловых лесов. Прежде всего, это относится к копытным, биомасса которых в период проведения учетов достигала 1-1,2 кг/га в пересчете на общую площадь исследуемой территории. В годы наших работ отмечалась высокая численность лося (4-6 особей на 1000 га) и кабана (2-3 особи на 1000 га) в районе стационарных работ и на сопредельных территориях. Деятельность этих копытных играет важную роль в общей динамике растительного покрова, но трофически они мало связаны со спелыми ельниками (Кузнецов, 1976, 1982, 1983; Смирнов, 1987).

Из зайцеобразных в ельниках обычен, но немногочислен заяц-беляк (*Lepus timidus*), численность которого, также как

и белки, непостоянна и подвержена многолетним флуктуациям. Среднемноголетняя плотность зайца-беляка составляла 10-20 особей на 1000 га, а в массивах ельников она была в 2-3 раза меньше, что связано с отсутствием здесь достаточной кормовой базы.

Таблица 24

Динамика численности доминантных видов мелких млекопитающих в ельниках кисличных на Валдае (особей на 100 ловушко/сут. в августе 1974-82 гг.)

Годы	Ельник кисличный		Ельник неморально-кисличный	
	Рыжая полевка	Обыкновенная бурозубка	Рыжая полевка	Обыкновенная бурозубка
1974	10,0	1,5	*	*
1975	8,6	9,3	*	*
1976	0,8	0,2	1,3	0,7
1977	2,6	2,2	4,2	3,0
1978	27,5	7,7	35,5	15,0
1979	5,3	6,7	15,1	25,0
1980	2,7	6,0	9,7	6,4
1981	13,3	27,3	14,7	37,0
1982	4,7	2,0	7,7	3,7

* - учеты не проводились

Из отряда хищных (*Carnivora*) для Валдайской возвышенности характерны: бурый медведь (*Ursus arctos*), волк (*Canis lupus*), енотовидная собака (*Nuctereutes procynoides*), рысь (*Felis lynx*), барсук (*Meles meles*), ласка (*Mustela nivalis*), горноста́й (*Mustela erminea*) и лесная куница (*Martes martes*). Численность и биомасса хищных млекопитающих относительно невелика, но они играют важную роль в трофических цепях экосистем еловых лесов.

В ельниках среди теплокровных животных наиболее разнообразно представлены птицы, которые почти на порядок уступают млекопитающим по общей биомассе. Максимум видового разнообразия и биомассы птиц (0,3-0,4 кг/га) приходится на середину лета (середина июля - начало августа), когда заканчивается сезон размножения.

Около половины биомассы птиц приходится на воробьиных (*Passeriformes*) и дятлов (*Piciformes*). В осенне-зимний период численность и биомасса птиц резко снижаются, а доминируют по массе куриные (*Tetrastes bonasia*, *Tetrao urogallus*), дятлы

(*Dendrocopos major*, *D. minor*, *Dryocopus martius*) и синицы (*Parus cinctus*, *P. cristatus*).

Таблица 25

**Численность и биомасса воробьиных птиц в ельниках
разнотравно-кисличных в мае-июне 1982-83 гг. (по данным:
Коротков, Морозов, 1986)**

Виды	Плотность, особей/га	Биомасса, г/га
Зяблик	1,27	28,7
Пеночка-трещотка	0,86	8,6
Крапивник	0,65	6,1
Желтоголовый королек	0,63	4,3
Чиж	0,54	7,6
Пеночка-весничка	0,24	2,2
Буроголовая гаичка	0,24	3,0
Зарянка	0,18	3,3
Мухоловка-пеструшка	0,18	2,3
Лесная завирушка	0,15	2,7
Пеночка-теньковка	0,11	0,9
Дрозд белобровик	0,11	6,3
Зеленая пеночка	0,10	0,8
Лесной конек	0,10	2,2
Снегирь	0,06	1,8
Хохлатая синица	0,05	0,5
Славка-черноголовка	0,05	1,0
Славка-мельничек	0,04	0,6
Певчий дрозд	0,03	2,0
Малая мухоловка	0,03	0,3
Большой пестрый дятел	0,03	2,5
Иволга	0,02	1,4
Клест-еловик	0,01	0,4
Всего:	5,68	89,5

Холоднокровные позвоночные представлены в ельниках ограниченным числом видов земноводных и пресмыкающихся. Среди земноводных для ельников характерны бурые лягушки (*Rana temporaria*, *R. arvalis*), численность которых достигает 30-40 особей на 1 гектар. Встречается в ельниках серая жаба (*Bufo bufo*) и обыкновенный тритон (*Triturus vulgaris*), но численность этих видов мала.

**Численность, биомасса и основной обмен бурых лягушек
в лесах Валдая летом 1973-84 гг.**

Показатели	Ельник зеленомошный	Ельник кисличный	Сосняк зеленомошный	Сосняк сфагновый	Березняк
Плотность, особей/га	10-15	30-40	10-12	50-60	60-100
Биомасса, г/га	60	180-200	50	350-400	50-600
Основной обмен, ккал/га/год	400	1200	400	2100	3500

Из пресмыкающихся спорадически встречаются живородящая ящерица (*Lacerta vivipara*) и обыкновенная гадюка (*Vipera berus*), для которых еловые леса не являются постоянными местами обитания. Редки в еловых лесах и такие виды рептилий, как веретеница (*Anguis fragillis*) и медянка (*Coronella austriaca*). Последняя вообще была встречена только два раза за весь период работ на Валдае.

4.5. Запасы биомассы и функциональная структура животного населения

Известно, что средообразующая деятельность животных в экосистемах во многом зависит от структуры населения, биомассы, пространственного распределения функциональных групп и их участия в биологическом круговороте. В еловых лесах, где огромные запасы органического вещества сосредоточены в древесине, только малая часть биомассы может быть использована животными в качестве корма. Поэтому преобладание растительной массы над мертвым органическим веществом не оказывает заметного влияния на структурно-функциональную организацию населения гетеротрофных организмов, поскольку большая часть этой массы является недоступной для них древесиной.

В еловых лесах, как и в большинстве наземных экосистем, ос-

новная масса гетеротрофов представлена редуцентами, использующими в пищу мертвое органическое вещество. Роль консументов в биологическом круговороте ограничена использованием в основном живых фотосинтезирующих тканей растений, основная масса которых сосредоточена в молодых растущих органах. Эти растительные ткани содержат большое количество питательных веществ и служат основным кормом для животных-фитофагов. Наиболее доступны фитофагам однолетняя хвоя, листья кустарничков и трав, а из многолетних частей растений — шишки и семена ели, ауксипласты, стебли кустарничков и тонкие корни.

Известно, что в ельниках большая часть доступной фитофагам биомассы представлена многолетней хвоей, которая практически не используется в пищу животными-фитофагами в силу своей малой питательности и токсичности (Спурр, Барнес, 1984). Поэтому наличие в еловых лесах больших запасов многолетней хвои в еще большей степени ограничивает пищевые ресурсы фитофагов.

Общие запасы биомассы животных в ельниках Валдая варьируют от 90-100 кг/га до 300-350 кг/га живой массы. Самые низкие запасы зоомассы имеют ельники долгомошные и зеленомошные, а максимальные кисличные и неморально-кисличные ельники. По запасам зоомассы ельники Валдая в 1,5-2 раза превосходят среднюю и в 4-5 раз северную тайгу (Чернов, 1975; Кудряшева, 1977 и др.).

Основная масса животных представлена различными группами беспозвоночных, большая часть которых живет в почве и входит в детритные цепи питания (таблица 27). По функциональной структуре зоомассы ельники имеют много общего с другими зональными лесными экосистемами умеренного пояса. По сравнению с широколиственными лесами в еловых лесах южной тайги несколько возрастает доля фито- и зоофагов, что связано со снижением массы крупных долгоживущих сапрофагов мезофауны, главным образом дождевых червей (Злотин, Ходашева, 1974; Чернов, 1975). Характерное изменение функциональной структуры животного населения обусловлено резким снижением общей массы почвенных животных-сапрофагов, многие функции которых выполняют грибы, бактерии, а также микрофауна (клетки, коллемболы и пр.).

Фитофаги представлены преимущественно потребителями зеленых частей растений (филлофаги) и генеративных органов ели (карпофаги). Среди филлофагов доминируют растительноядные насекомые, большая часть которых живет в кронах де-

ревьев. Из позвоночных животных, поедающих вегетативные органы растений, многочисленны только полевки.

К карпофагам относятся многие систематические группы насекомых, а также птицы и млекопитающие. Большая часть видов насекомых и позвоночных животных имеет трофические связи с породой-эдификатором и зависит от периодичности ее плодоношения. Численность и биомасса карпофагов непостоянны и подвержены существенным сезонным и годичным флуктуациям.

Особую функциональную группу фитофагов представляют потребители коры, луба и древесины (ксилофаги). Это главным образом насекомые, численность которых в ельниках невелика, но их деятельность при определенных условиях может играть важную роль в жизни леса.

Таблица 27

Функциональная структура животного населения экосистем ельников южной тайги, кг живой массы/га

Трофическая группа	Беспоз- воночные	Поз- воночные	Всего	%
Фитофаги	14,2	2,3	16,5	9,4
<i>Филлофаги</i>	12,0	1,4	13,4	7,6
<i>Карпофаги</i>	1,5	0,9	2,4	1,4
<i>Ризофаги</i>	0,5	-	0,5	0,3
<i>Ксилофаги</i>	0,2	-	0,2	0,1
Зоофаги	23,5	1,0	24,5	13,9
Сапрофаги	134,0	1,3	135,3	77,0
Всего:	173,0	3,3	176,3	100

Немногочисленны в еловых лесах потребители подземных органов растений, большая часть которых трофически связана с корнями ели и растениями травяно-кустарничкового покрова. К этой группе относятся нематоды, а из насекомых — некоторые виды тлей и личинок жуков. Среди позвоночных животных этими частями растений питаются полевки и кабаны.

В еловых лесах южной тайги значительная часть массы животных представлена хищными и паразитическими формами, которых мы объединяем в группу зоофагов. Доля этой группы в структуре зоомассы снижается от ранних к более поздним ста-

диям развития елового леса. Среди беспозвоночных доминируют пауки, жуки стафилины, жужелицы и муравьи. Многие из этих групп обладают относительно большой продолжительностью жизни, что обеспечивает стабильность трофических цепей.

Широко представлены зоофаги и среди позвоночных животных, большая часть которых питается различными группами членистоногих. Особенно велико воздействие насекомоядных птиц на беспозвоночных в кронах деревьев и землероек в почвенном ярусе еловых лесов, где эти зверьки могут выедать до 50-60% запаса биомассы доступных им жертв, что отмечалось и другими исследователями (Ходашева, Елисеева, 1992 и др.).

Большое значение имеют в еловых лесах микофаги и животные со смешанным рационом (сапрофитофаги, зоофитофаги и др.), среди которых важное место занимают нематоды, панцирные клещи, коллемболы, муравьи, личинки некоторых двукрылых, жуков и др.

Таким образом, предварительное изучение структуры населения гетеротрофных организмов еловых лесов позволило выявить некоторые основные трофо-функциональные группы животных, деятельность которых может играть важную роль в функционировании этих лесных сообществ. В последующих главах будет более детально раскрыта роль отдельных групп консументов и редуцентов в процессах функционирования экосистем еловых лесов.

РОЛЬ ЖИВОТНЫХ-ФИТОФАГОВ В ПРОДУКЦИОННОМ ПРОЦЕССЕ

Большинство природных экосистем по характеру трофических отношений и использованию гетеротрофами первичной продукции подразделяют на два больших типа. К первому относятся экосистемы с преобладанием потребления первичной продукции гетеротрофами и ее использованием в пастбищных пищевых цепях. Сюда, в первую очередь, относится большинство водных сообществ. Второй тип сообществ формируется на основе использования гетеротрофами мертвой органической массы, что, прежде всего, связано с созданием структурных элементов растительности в наземных условиях. Последний тип сообществ условно можно подразделить на две большие категории экосистем, в которых доминируют травянистые или древесные растения. В первой категории потребление гетеротрофами зеленых частей растений обычно более существенно, и деятельность фитофагов оказывает большое прямое воздействие на структурно-функциональную организацию этих сообществ. Фитофаги как бы формируют сам облик сообщества и определяют направление его жизни и развития. К таким природным экосистемам можно отнести многие типы тундр, степей и пустынь. В другую категорию наземных сообществ, где полностью доминируют детритные цепи питания, а фитофагия играет подчиненную роль, относят лесные экосистемы. В лесных сообществах доступность фитомассы для гетеротрофов ограничена, что связано с формированием многолетних скелетных элементов фитомассы (древесина), которая практически недоступна для большинства фитофагов.

В связи с этими особенностями участия животных-фитофагов в биологическом круговороте наземных сообществ основное внимание уделялось исследованию их роли в биопродукционном процессе в экосистемах пастбищного типа. Для разных типов этих растительных сообществ были получены интересные данные об участии фитофагов в создании их первичной и вторичной продукции, о характере взаимодействий фитофагов и растений, механизмах регуляции численности потребителей, поддержания оптимального уровня потребления и потребителей, о вкладе фи-

тофагов в создание первичной и вторичной продукции, а также о других закономерностях, связанных с их функционированием (Воронов, 1935; Формозов, Воронов, 1935; Злотин, Ходашева, 1974; Абатуров, 1979, 1980; Wiegert, 1965; Wiegert, Evans, 1967 и др.).

Известно, что в наземных экосистемах большая часть создаваемого продуцентами органического вещества поступает в детритные цепи питания и не используется консументами. В лесных экосистемах фитофаги трансформируют не более 10% от ежегодно создаваемой продукции (Одум, 1975). Вместе с тем, жизнь лесных сообществ невозможно представить без деятельности животных-фитофагов. Последние не только потребляют часть первичной продукции, но и оказывают широкое воздействие на перераспределение потоков вещества и энергии в экосистемах (Шварц, 1967; Рафес, 1968; Исаков, Панфилов, 1970 и др.). При изучении лесных сообществ на первый взгляд может показаться, что взаимоотношения типа растения — фитофаг начинают играть подчиненную роль и на первое место выходят трофические отношения, связанные с детритным типом потребления мертвой растительности. Вместе с тем, в продукционном процессе, а часто и в направлении развития сообществ, фитофаги остаются мощным регулирующим механизмом в жизни лесных сообществ. Это было показано на примере исследования вспышек массового размножения многих видов насекомых-фитофагов (Уатт, 1971; Кондаков, 1974; Рожков, 1984; Популяционная динамика..., 2001; Wellington et al., 1950). Изучение процессов функционирования разных типов лесных сообществ в период массового размножения листо- и хвоегрызущих насекомых дало основание говорить о существовании особого типа биологического круговорота и мощных регулирующих функциях гетеротрофных организмов, которые в эти периоды определяют направление развития лесных экосистем. Такие работы по изучению воздействия вспышек массового размножения листогрызущих насекомых на биологический круговорот и первичную продукцию были проведены в дубравах, а также в темнохвойных лесах Сибири и Северной Америки (Рафес, 1968; Злотин, Ходашева, 1974; Уатт, 1974; Кондаков, 1974, 1979; Плешанов, 1982 и др.). В то же время, «нормальное» функционирование лесных сообществ и значение в их жизни гетеротрофных организмов изучено еще недостаточно. Последнее касается и еловых лесов, где основное внимание при изучении гетеротрофных организмов уделялось сапротрофам, входящим в состав детритных цепей питания. Как правило, изу-

чение продукционного процесса в темнохвойных лесах, в том числе и ельниках, проводилось без учета деятельности животных-фитофагов.

Поэтому в своих работах мы обратили особое внимание на изучение роли фитофагов в биопродукционном процессе еловых лесов. Животные-фитофаги служат важной составной частью любых лесных экосистем, а без их участия практически невозможно представить процессы создания первичной продукции. На всех этапах продукционного процесса животные оказывают прямое или опосредованное воздействие на процессы роста и развития древесных растений. В результате совместной эволюции древесных растений и животных-фитофагов выработались тонкие механизмы взаимных адаптаций, которые на протяжении длительных периодов жизни лесных сообществ поддерживают баланс между созданием первичной продукции и её потреблением фитофагами (Рафес, 1969, 1980).

В хвойных лесах, в том числе и в ельниках, продукционный процесс связан с деятельностью двух основных групп животных-фитофагов: потребителей хвои и генеративных органов пород-эдификаторов. В связи с этим основное внимание в наших исследованиях было обращено на изучение роли этих групп фитофагов в процессах создания первичной продукции еловых лесов, их функции в экосистеме в связи с допустимым уровнем изъятия продукции, а также опосредованными регуляторными функциями. Важной составной частью исследований было изучение роли различных групп животных в процессах естественного возобновления еловых лесов. Мы рассматривали животных в качестве агентов не только потребления и распространения семян, а также значение их деятельности в процессах прорастания семян и элиминации всходов на первых этапах формирования новых поколений елового древостоя.

5.1. Функциональные группы животных-фитофагов

Основные трофо-функциональные группы животных-фитофагов бореального пояса связаны с древесной растительностью. Они представлены преимущественно хлорофитофагами, карпофагами и ксилофагами (Панфилов, 1966). Последней группе принадлежит роль первичных деструкторов. Они заселяют преимущественно ослабленные деревья и служат как

бы переходной группой между типичными фитофагами и сапрофагами (Старк, 1932; Фридерикс, 1932; Линдемман, 1980). Особое значение в лесных экосистемах принадлежит животным, поедающим генеративные органы растений. Семяядные животные уничтожают зародыши растений, поэтому они функционально ближе к хищникам, хотя и питаются растительными тканями.

В темнохвойных лесах среди фитофагов широко представлены потребители хвои и генеративных органов пород-эдификаторов (Brauns, 1964; Smith and Balda, 1979). Эти группы играют важную роль в биологическом круговороте лесных экосистем, поэтому в своих исследованиях мы обратили особое внимание на изучение их функций в еловых лесах.

5.1.1. Потребители вегетативных органов. В ельниках к потребителям хвои, почек и побегов ели относятся в основном растительноядные насекомые. Только немногие виды зверей (белка, лось) и птиц (щур, клест) могут поедать хвою и почки ели, используя их как замещающий или второстепенный корм.

К группе насекомых-хлорофитофагов относятся многие виды насекомых из отрядов чешуекрылых (*Lepidoptera*), перепончатокрылых (*Hymenoptera*), двукрылых (*Diptera*) и равнокрылых (*Homoptera*). Большинство из них имеет широкое распространение в темнохвойных лесах Палеарктики (Гусев, Римский-Корсаков, 1951). По типу питания и воздействия на хвою ели выделяют три функциональные группы насекомых-филлофагов: хвоегрызущие, открытососущие и скрытососущие.

К хвоегрызущим относятся личинки пилильщиков (*Tenthredinidae*), большинство гусениц бабочек (*Lepidoptera*), а также жуки-слоники (р. *Hyllobius*). Все эти насекомые обладают грызущим ротовым аппаратом и при питании объедают хвою, почки и стволы побегов (Римский-Корсаков, 1949). Повреждения от хвоегрызущих хорошо идентифицируются, а потери фитомассы можно рассчитывать по численности потребителей и количеству повреждений (Программа и методика..., 1966).

Большинство хвоегрызущих насекомых живет на годичных побегах ели (ауксибластах). Лишь немногие виды могут использовать в пищу многолетнюю хвою (Старк, 1932). Среди потребителей многолетней хвои есть виды, способные к массовому размножению. В европейских ельниках к ним относится шелкопряд-монашенка (*Limantria monacha*), гусеницы которой могут питаться однолетней и многолетней хвоей. В период между

вспышками массового размножения численность этого вида столь ничтожна, что не поддается учету с помощью обычных методов, применяемых службой охраны леса.

К группе сосущих насекомых относятся тли (*Aphidinea*), которые питаются растительными соками, повреждая при этом паренхиму хвои или молодого побега. Этот тип повреждений вызывает нарушение ассимиляции и водообмена в хвое, что приводит к усыханию или отмиранию отдельных хвоинок. Повреждения от тлей менее заметны, а методы учета зоогенных потерь очень трудоемки и слабо разработаны. В еловых лесах эта группа растительноядных насекомых очень многочисленна и играет важную роль в потреблении зеленой фитомассы, формировании первичной и вторичной продукции еловых лесов (Глазов, Тишков, Макридин, 1979).

Группа скрытососущих насекомых представлена хермесами, относящимся к тлям. На взрослых деревьях ели обычен желтый хермес (*Chermes abietis*), весь цикл развития которого проходит на ели. Поселение личинок хермеса в почке побега сопровождается изменением ее роста и приводит к образованию галла (Римский-Корсаков, 1951). Хермесы заселяют почки на световых ветках ели как молодых, так и взрослых деревьев. Развитие личинок хермесов заканчивается за один вегетационный сезон, а затем они покидают видоизмененный побег, который отмирает в следующем году (Brauns, 1964).

Среди всех перечисленных групп насекомых-филлофагов существуют сезонные группировки. Одни виды предпочитают поедать хвою в весенне-раннелетний период, когда ее ткани богаты белком, а другие используют этот корм летом, когда он имеет более устойчивый химический состав (Воронцов, 1975).

В спелых ельниках большая часть насекомых-филлофагов принадлежит к весенне-раннелетней группе, питающейся хвоей и ауксибластами в период их активного роста. Максимальная численность личинок насекомых совпадает с периодом роста побегов ели. Во вторую половину лета, когда рост побегов замедляется и происходят процессы их одревеснения, численность насекомых-филлофагов снижается, а их деятельность уже не оказывает заметного воздействия на формирование продукции хвои (Глазов, Тишков, Макридин, 1979).

За весь период наших исследований насекомые, поедающие многолетнюю хвою, были немногочисленны. При этом их средообразующая деятельность практически не поддавалась количе-

ственному учету. Поэтому мы сочли возможным не учитывать их воздействие на фитомассу многолетней хвои еловых древостоев. Однако в другие периоды жизни еловых лесов эти виды могут играть существенную роль в их биологическом круговороте. Это становится особенно заметно в периоды массового размножения хвоегрызущих насекомых. В последние десятилетия в еловых лесах России не регистрировались вспышки массового размножения хвоегрызущих насекомых, поэтому мы не смогли исследовать это явление.

5.1.2. Потребители генеративных органов. Вторая многочисленная группа фитофагов еловых лесов представлена потребителями семян и тканей генеративных органов хвойных деревьев. К ним относятся разные в систематическом отношении группы животных: насекомые, птицы и млекопитающие. В условиях таежных лесов семена и ткани женских стробилов хвойных деревьев представляют один из наиболее доступных и высококалорийных кормов, который используют многие виды консументов. Потребляя часть продукции семян и стробилов, животные оказывают прямое и косвенное воздействие на формирование первичной продукции и естественное возобновление хвойных лесов.

У хвойных пород специализированные потребители женских стробилов представлены 5 отрядами насекомых, 6 семействами птиц и 2 отрядами млекопитающих. При этом каждой группе присущ свой способ использования семян хвойных, что позволяет консументам не испытывать недостатка корма в период низких урожаев или при их полном отсутствии (Формозов, 1976; Стадницкий и др., 1978; Владышевский, 1980; Smith, 1968; Smith and Balda, 1979).

У ели европейской основные потребители ее генеративных органов представлены тремя отрядами насекомых (чешуекрылые, жесткокрылые, двукрылые) и позвоночными-карпофагами. Особенно разнообразен состав энтомокомплекса шишек ели. Главным звеном здесь служат насекомые-фитофаги, поедающие семена и ткани женских стробилов. Всего в состав этого энтомокомплекса входит приблизительно 135 видов, из которых 90 обитает на территории России (Стадницкий, 1970).

Среди насекомых, населяющих шишки ели, существуют виды, частично или полностью развивающиеся в шишках (конобионты) и появляющиеся в них случайно (коноксены). На основе различий в биологии насекомых, обитающих в шишках хвойных

пород, была разработана их классификация (Стадницкий и др., 1978).

Большинство видов насекомых, трофически связанных с женскими стробилами, проходит в них определенный жизненный цикл, и в период питания ведут скрытный образ жизни. Относясь к различным систематическим группам, насекомые-конобионты различаются по способу питания и времени пребывания в шишке. Женские стробилы служат этим видам насекомых местом постоянного обитания, а ее ткани используются в качестве основного или косвенного источника пищи. Одни виды поедают семена или ткани шишек, другие — используют в качестве корма растущие здесь грибы, третьи — питаются экскретатами и трупами насекомых, а также насекомыми, развивающимися в шишках (Стадницкий и др., 1978).

Группа насекомых-фитофагов представляет собой основное звено всего этого сложного энтомокомплекса. При этом биология большинства видов насекомых тесно сопряжена с биологией породы-эпифитора. Например, самки еловой шишковой листовертки (*Laspeyresia strobilella*), еловой шишковой мухи (*Lasiomma anthracina*) и еловой шишковой галлицы (*Kaltenbachiola strobi*) при любых климатических и погодных условиях откладывают яйца только в период пыления ели, помещая их между чешуйками женских стробил. Выход личинок из яиц происходит после закрытия чешуй шишек, что предохраняет их от неблагоприятных условий среды.

Насекомые-фитофаги, обитающие в шишках ели, представлены преимущественно стеноконобионтами, среди которых выделяют конофилов и коноксенов. К первым относится еловая шишковая листовертка, еловая шишковая галлица и наездники-семееды. Эти виды проходят в шишках ели весь цикл своего развития и покидают ее только для спаривания и откладки яиц. К коноксенам относятся еловая огневка (*Dioroctria abietella*), шишковая пяденица (*Eupithecia abietaria*) и еловая муха. Коноксены развиваются в шишках на стадии яйца и личинки, а для окукливания уходят в подстилку.

Скрытный образ жизни обитателей женских стробил в период эмбрионального и личиночного развития препятствует их активному уничтожению энтомофагами и исключает распространение эпизоотий. Кроме того, обитание личинок внутри шишек обусловило ряд поведенческих и морфологических адаптаций у этой группы насекомых. Например, гусеницы бабочек имеют слабое опушение, прогнатическую форму

капсулы и не могут передвигаться по поверхности субстрата. Личинки насекомых-конобионтов очень устойчивы к живице, которая для других организмов является сильным токсическим веществом. Нормальное развитие личинок насекомых возможно только в шишках с ненарушенными покровами, что обеспечивает стабильный гидротермический режим.

Среди насекомых-фитофагов, обитателей шишек ели, четко выделяются две фенологические группы: весенняя и летняя. К первой относятся еловая муха, шишковая галлица и еловая листовертка. Они заселяют женские стробилы в период пыления ели. Представители второй группы — шишковая огневка и еловый семеед (*Megastigmus abietis*), занимают уже сформировавшиеся шишки, и развитие их личинок затягивается до конца вегетационного периода.

Одной из наиболее важных особенностей образа жизни насекомых-конобионтов служит их способность переживать неурожайные годы в стадии диапаузы. Диапауза свойственна большинству конобионтов в фазе личинки или куколки. Часть личинок, закончив питание в шишках, не окукливаются и не дают имаго, оставаясь в шишке или лесной подстилке в течение 2-3 лет в неактивном состоянии. При этом доля диапаузирующих личинок тем больше, чем слабее текущий урожай шишек (Стадницкий, Гребенщикова, 1971). В неурожайные годы только часть личинок насекомых-конобионтов окукливается и дает взрослых насекомых, так как значительное количество личинок погибает из-за отсутствия корма. После неурожайных лет шишки очередного урожая заселяются насекомыми из части популяции, находившейся в стадии диапаузы. Диапауза — необходимое условие существования насекомых-конобионтов в условиях периодического отсутствия их основного кормового ресурса. В то же время, наличие диапаузы растягивает период развития части популяции, что приводит к дополнительной смертности. Особенно сильно это сказывается на численности насекомых-конобионтов, зимующих в подстилке. Поэтому численность популяций насекомых-коноксенов (еловая огневка, еловая пяденица, шишковая муха) менее стабильна, по сравнению с насекомыми-конофилами (еловая листовертка, шишковая галлица и др.) весь цикл развития, которых проходит в шишках (Стадницкий, Голутвина, 1975; Стадницкий и др., 1978). Кроме различий в образе жизни, эти две группы насекомых-конобионтов имеют и разные размеры, что очень важно для их паразитов и хищников. Насекомые-конофилы, постоянно жи-

вущие в шишках, очень малы и доступны в основном паразитическим насекомым, которые ведут сходный с ними образ жизни. Коноксены имеют более крупные размеры и более привлекательны как для хищников, так и для паразитов.

Важная особенность образа жизни насекомых-конобионтов это разобщенность особей, заселяющих шишки. Личинки, живущие в соседних шишках, практически не оказывают воздействия друг на друга. При больших урожаях такая ситуация характерна и для личинок, обитающих в одной шишке, поскольку каждая из них имеет свой ход. Лишь в условиях плохого урожая, когда в одной шишке развивается много личинок, могут проявляться межвидовые и внутривидовые конкурентные отношения. При высокой плотности личинок насекомых стробилы могут не развиваться или засыхать, что сопровождается гибелью и самих личинок.

Вторая многочисленная группа фитофагов, использующая преимущественно семена ели, представлена позвоночными-карпофагами. Из всех птиц и млекопитающих, населяющих еловые леса и способных поедать семена ели, только небольшое число видов животных может использовать этот корм в качестве основного на протяжении длительного периода. В европейской части России к таким относительно специализированным животным можно отнести белку (*Sciurus vulgaris*), клеста-еловика (*Loxia curvirostra*) и в меньшей степени большого пестрого дятла (*Dendrocopos mayor*). Первые два вида — специализированные семеноеды, которые в годы неурожаяев семян вынуждены совершать кочевки или миграции, что приводит к снижению их численности на одних территориях и увеличению на других (Данилов, 1937; Формозов, 1976 и др.). Особенно высокая специализация в использовании урожая семян ели характерна для клестов. Эти птицы совершают миграции, синхронные с периодичностью плодоношения еловых лесов в отдельных регионах, и гнездятся только в местах их обильного плодоношения (Fordoff, Davson, 1965; Bock, Lepthien, 1976).

Кроме специализированных карпофагов, этот высококалорийный и доступный корм используют многие виды птиц и зверей (Новиков, 1956; Формозов, 1976; Turcek, 1961 и др.). Большая часть видов питается семенами ели только в период раскрытия чешуй шишек и их массового высевания. Некоторые виды птиц и мелких млекопитающих поедают семена ели, доставая их из «кислых» шишек или собирая в подстилке (Фолитарек, 1940; Заблоцкая, 1957; Глазов, Тишков, Чернышев, 1978).

Для южнотаёжных ельников характерны все перечисленные выше группы и виды потребителей семян и женских стробилов ели, встречающиеся среди насекомых-конобионтов и позвоночных-карпофагов. Динамика численности всех групп консументов, а также особенности их воздействия на продукцию генеративных органов непосредственно связаны с продукционным процессом. Поэтому в задачу изучения животных-карпофагов входило исследование их функциональной роли в жизни экосистем еловых лесов с учетом прямого потребления ими первичной продукции, а также их средообразующей деятельности.

5.2. Роль насекомых-филлофагов в формировании продукции вегетативных органов

5.2.1. Закономерности формирования продукции хвои и побегов. В еловых лесах основные запасы зеленой фитомассы, доступные фитофагам, представлены многолетней хвоей и годичными побегами ели (ауксибластами). Общая масса хвои в спелых ельниках кисличных (100–120 лет) составляет около 11–12 т/га.

Хвоя неоднородна по своему химическому составу и способности к фотосинтезу. В южнотаежных ельниках хвоя живет на дереве до 8–10 лет. При этом ежегодное образование хвои сопровождается ее отмиранием, которое начинается уже с первого года и принимает наиболее интенсивный характер в 4–5-летнем возрасте (Молчанов, 1949; Смирнов, 1971).

У ели активно фотосинтезирует хвоя первого и второго года жизни, тогда как деятельность более старой хвои связана в основном с транспирацией (Вальтер, 1974; Лархер, 1978). Однолетняя хвоя содержит больше питательных веществ и витаминов, а в многолетней накапливаются смолистые и дубильные вещества, что делает ее менее привлекательной для фитофагов (Рафес, 1968; Воронцов, 1975 и др.). Поэтому большинство растительноядных насекомых предпочитают в качестве корма молодую хвою и ауксибласты.

На долю однолетней хвои приходится в среднем около 30–32% всей массы хвои, но соотношение между однолетней и многолетней хвоей непостоянно. Это связано с интенсивностью образования молодой хвои, ее потреблением фитофагами и скоростью отмирания многолетней. Динамика этого процесса чаще всего обусловлена погодными условиями вегетационного периода и зависит также от особенностей продукционного процесса (Смирнов, 1971; Алексеев, 1973).

Особенно значительны многолетние изменения продукции ауксибластов, масса которых в среднем составляет 20% от продукции древостоя, а доля однолетней хвои всегда — около 80% от общей продукции ауксибластов. Поэтому в многолетней динамике продукции хвои и побегов прослеживаются синхронные изменения (Смирнов, 1971; Глазов, Тишков, Макридин, 1979).

Известно, что деятельность насекомых-филлофагов эволюционно адаптирована к фенологии продукционного процесса. Развитие и питание растительноядных насекомых происходит в основном в период роста хвои и побегов ели. Поэтому мы кратко остановимся на закономерностях динамики роста ауксибластов и особенностях формирования первичной продукции фотосинтезирующих органов ели. Эти процессы нам удалось наблюдать на модельных деревьях ели в разных типах еловых лесов на протяжении нескольких лет. Следует отметить, что выявленные в ходе работ закономерности важны для понимания особенностей биопродукционного процесса еловых лесов.

В районе исследований прирост надземных частей ели начинается в последней декаде мая. Сразу после сброса почечных чешуй происходит рост ауксибластов и формирование хвои. Вначале формируется хвоя, которая уже к середине июня достигает 80-90% своей массы. Затем происходит интенсивный рост побегов, который заканчивается к концу июня. К этому периоду масса ауксибластов достигает 60% своего полного прироста. Основные процессы формирования продукции хвои и ауксибластов заканчиваются к середине июля. До середины октября происходит одревеснение побегов и накопление в хвое смолистых и дубильных веществ и увеличение их массы (Смирнов, 1961; Глазов, Тишков, Макридин, 1976). Формирование однолетней хвои и ауксибластов происходит в основном за счет пластических веществ, накопленных деревьями в прошлом году (Трескин, 1973). Развитие побегов начинается в верхних, наиболее освещенных частях крон деревьев, постепенно распространяясь вниз. Разница в сроках начала и окончания роста побегов на ветках верхнего и среднего ярусов крон деревьев составляет от 5 до 10 дней, что в значительной степени определяется условиями освещения крон и погодой вегетационного периода. Период интенсивного роста побегов в верхнем и среднем ярусах крон деревьев ограничен 25-30 днями. На ветках нижнего, наиболее затененного яруса крон деревьев рост побегов начинается позже и может продолжаться 35-40 дней (рисунок 12).

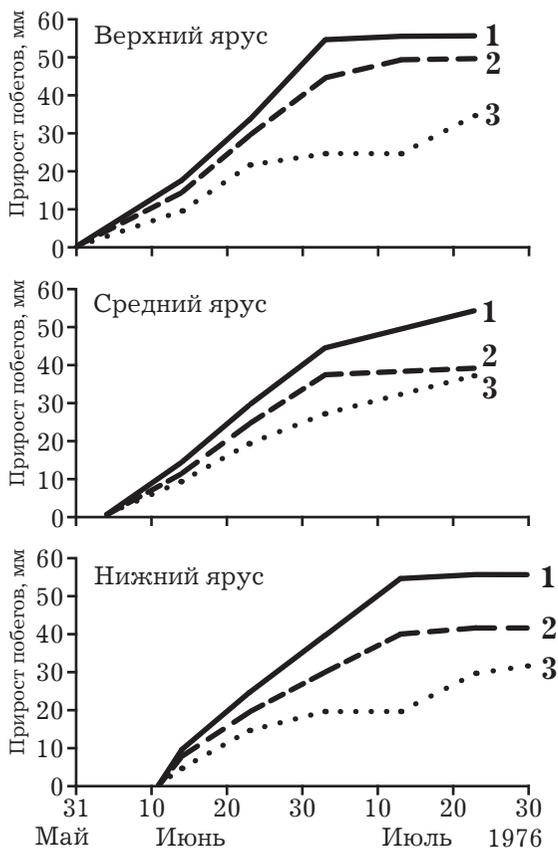


Рисунок 12. Динамика роста ауксипластов по ярусам крон модельных деревьев в 1976 г. Типы почек: 1 - концевые; 2 - боковые; 3 - спящие

На ветках одного яруса крон деревьев также наблюдаются различия в сроках и интенсивности роста побегов. Это связано с морфологическими особенностями строения ветвей ели, прошлогодние побеги которых несут несколько типов почек. Наиболее крупной, является верхушечная почка, за которой расположены верхние боковые, образующие хорошо выраженную зону концентрации. В средней части побега расположены нижние боковые почки, которые по своим размерам уступают верхним, а у основания находятся спящие, которые выполняют функцию резерва (Серебряков, 1962; Трескин, 1973; Rauh, 1937).

**Динамика прироста хвои и побегов на модельных деревьях
ели в ельнике кисличном в 1975-78 гг.**

Год	Балл урожая	Тип дерева*	Ярус кроны**	Прирост побегов, мм	Кол-во хвоинок на побеге	Масса 100 хвоинок, мг		
1975	2		В	62±8	90±10	900±40		
			С	66±10	93±9	690±35		
			Н	53±8	92±10	680±30		
1976	0		В	53±13	91±12	1100±100		
			С	58±3	76±12	760±60		
			Н	54±5	72±12	520±60		
			I	В	40±2	60±8	970±60	
				С	44±3	74±10	900±50	
1977	3		I	Н	38±3	75±10	600±40	
				В	25±3	40±8	650±50	
				II	С	27±3	54±6	600±50
					Н	30±3	56±8	400±60
			I	В	61±3	85±5	950±40	
				С	62±3	86±3	900±50	
				II	Н	40±5	-	-
					В	46±6	60±4	600±40
1978	5		С	40±5	52±6	600±50		
			Н	37±4	-	-		

Примечание: *Тип дерева: I - не плодоносящие; II - обильно плодоносящие.

**Ярус кроны: В - верхний; С - средний; Н - нижний

Верхушечная почка имеет самый мощный меристематический очаг, и за счет ее роста происходит нарастание скелетных осей в длину. Из верхних боковых почек возникают боковые оси, за счет которых осуществляется рост кроны и отдельных ветвей вширь, что обеспечивает дереву более полное заполнение пространства. Биологическая функция побегов, вырастающих из средних боковых почек, также заключается в лучшем заполнении кроной воздушного пространства.

На ветках каждого яруса кроны наиболее интенсивным ростом обладают побеги, вырастающие из верхушечной почки. Они первыми заканчивают рост и имеют самый большой годичный

прирост. Вслед за этой группой побегов заканчивается рост боковых побегов. Массовое развитие побегов, вырастающих из спящих почек, приходится на период, совпадающий по времени с окончанием роста остальных групп побегов (рисунок 12). В конце периода роста они существенно отличаются по своему размеру и массе от побегов остальных категорий.

Размеры и масса всех типов побегов постепенно уменьшаются от верхних к нижним частям крон деревьев, что определяется особенностями роста дерева и морфогенезом его ветвей (таблица 28). Эта особенность роста побегов характерна для разных частей ареала ели (Серебряков, 1962; Дылис, Носова, 1977 и др.).

Все отмеченные нами особенности роста годичных побегов создают пространственно-временную неоднородность в формировании зеленой массы еловых древостоев, что оказывает существенное влияние на характер ее использования насекомыми-филлофагами.

Кроме сезонной, существует и многолетняя динамика процессов формирования продукции хвои и ауксибластов, которая определяется циклами плодоношения (Глазов и др., 1978, 1979). Плодоношение оказывает сильное влияние на структуру прироста побегов и их первичную продукцию. В годы плодоношения у деревьев изменяется соотношение между однолетней и старой хвоей, что связано с образованием генеративных органов на месте годичных побегов.

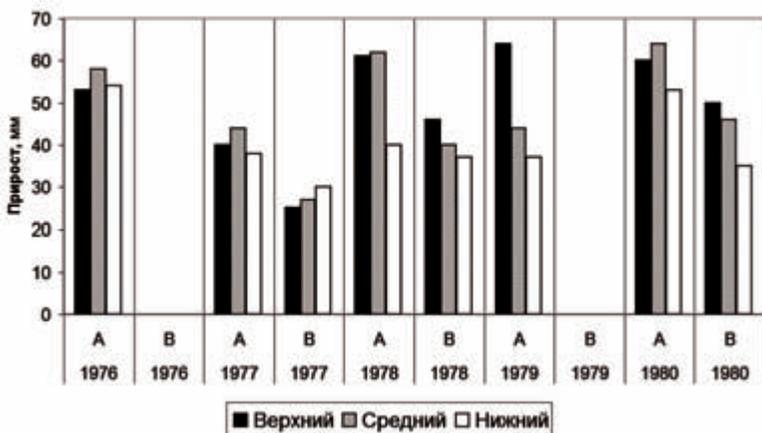


Рисунок 13. Динамика прироста побегов по ярусам крон модельных деревьев ели (А - деревья не плодоносящие; В - деревья с обильным плодоношением)

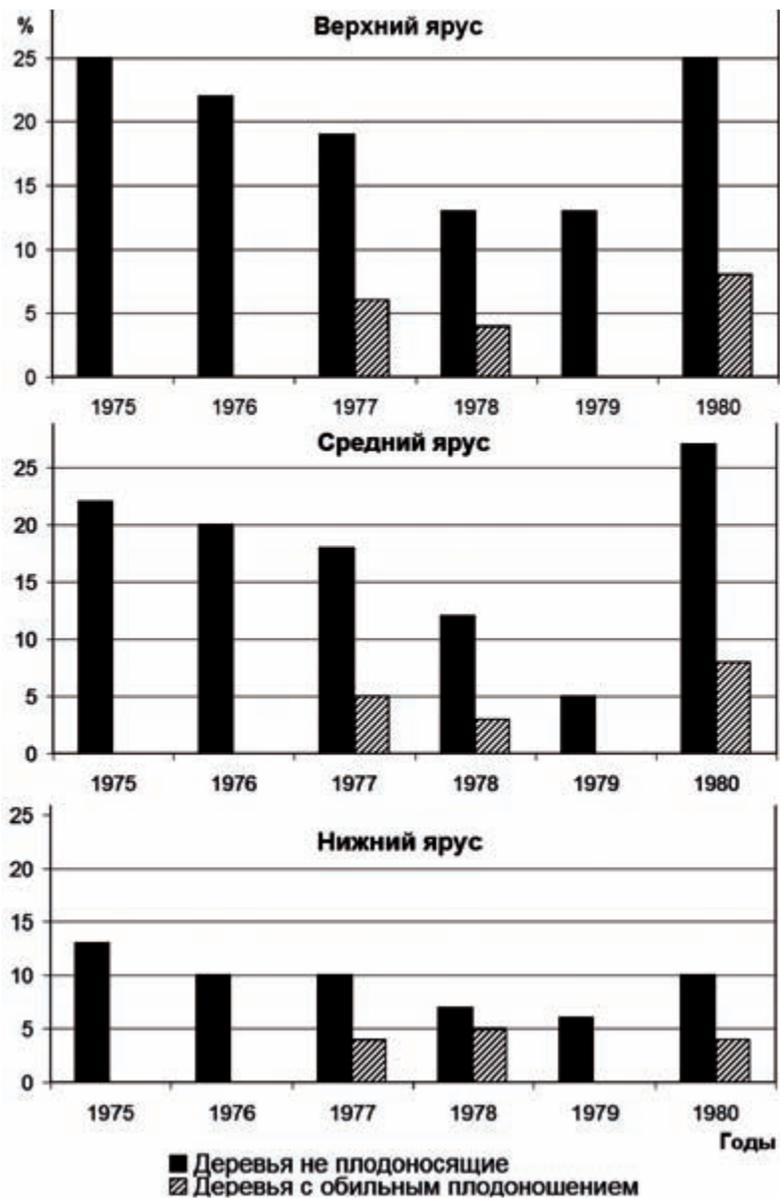


Рисунок 14. Динамика продукции побегов по ярусам крон модельных деревьев в 1975-80 гг. (% от охвоенной части веток)

На взрослых деревьях ели при отсутствии плодоношения или закладки большого числа цветочных почек образуются все группы побегов. В этот период они имеют максимальные показатели годичного прироста, числа хвоинок и их массы (таблица 28). Общая масса побегов и однолетней хвои также достигает своего максимума. Наиболее интенсивно процессы побегообразования происходят в верхнем и среднем ярусах крон деревьев, где образуется большая часть продукции ауксибластов (рисунок 14).

В годы закладки на побегах цветочных почек процессы формирования продукции ауксибластов несколько меняются. Цветочные почки закладываются на годичных побегах по всей длине кроны в вегетационный сезон, предшествующий плодоношению. Перед обильным плодоношением на каждом побеге в верхней трети кроны закладывается в среднем по 10-12 почек, а на побегах нижней части крон деревьев по — 5-6 цветочных почек. Образование большого числа цветочных почек оказывает угнетающее воздействие на формирование текущей продукции ауксибластов. Такая картина наблюдалась в ельниках Валдая во все годы (1976, 1977, 1979), предшествующие обильному плодоношению (рисунок 14).

Поскольку у ели побегообразование связано с формированием хвои текущего года, происходящие процессы приводят к снижению её продукции. Массовое образование цветочных почек снижает продукцию ауксибластов в среднем на 30-40% по сравнению с обычным годом. Если образование цветочных почек происходит при одновременном плодоношении деревьев, как это наблюдалось в 1977 году, то масса ауксибластов может снижаться у них ещё больше, составляя всего 20% от их продукции в обычные годы. Отмеченное явление у большинства деревьев наблюдается относительно редко, хотя у отдельных экземпляров может регистрироваться.

На следующую год из цветочных почек развиваются мужские и женские стробилы, на формирование которых деревья затрачивают большие запасы пластических веществ. Особенно заметные изменения в структуре и массе прироста хвои и побегов происходят в годы обильного плодоношения, которое сопровождается резким снижением продукции хвои и побегов. В эти годы она составляет всего 30-50% от её массы в обычные годы. Снижение продукции зеленой фитомассы происходит за счет сокращения общего числа побегов и образующейся на них хвои, уменьшения размера и массы ауксибластов (рисунки 13-14; таблица 28).

Наши работы показали, что в спелых ельниках продукция зеленой фитомассы имеет многолетнюю динамику, которая во многом определяется периодичностью плодоношения деревьев. Фенологические, сезонные и многолетние изменения в характере продукционного процесса оказывают непосредственное влияние на трофические отношения насекомых-фитофагов с эдификационной породой.

5.2.2. Воздействие насекомых-филлофагов на формирование продукции вегетативных органов. В еловых лесах деятельность растительных насекомых эволюционно адаптирована к фенологии продукционного процесса. Развитие и питание насекомых-филлофагов происходит синхронно с ростом хвои и побегов ели, которые служат им основным кормом. Как мы уже отмечали, в спелых еловых лесах насекомые-филлофаги, живущие на ели, представлены весенне-летней группой видов, среди которых доминируют хвоегрызущие и сосущие насекомые. Наиболее высокая пищевая активность всех групп насекомых за весь период наблюдений (1973–84 гг.) совпала по времени с интенсивным ростом хвои и побегов. Завершение роста сопровождалось снижением численности и пищевой активности большинства видов насекомых-филлофагов. Период максимальной активности насекомых-филлофагов ограничен сроками роста ауксипластов, который продолжается 35–40 дней с конца мая – начала июня до первой декады июля.

В начале периода роста, когда побеги интенсивно растут в верхней трети крон деревьев, здесь отмечается и максимальное число зоогенных повреждений от насекомых-филлофагов. По мере смещения зоны активного роста вниз по кроне сюда смещается и зона наиболее интенсивного повреждения побегов насекомыми. Это связано с одновременным появлением в разных частях кроны активно питающихся личинок насекомых, а также миграциями тлей в зоны интенсивного роста (рисунок 15).

Самый высокий процент зоогенных повреждений всеми группами насекомых-фитофагов наблюдается в зоне наиболее активного роста побегов — в верхнем и среднем ярусах крон деревьев. Для этих ярусов характерна высокая фотосинтетическая активность, что способствует накоплению в хвое биологически активных веществ, необходимых для развития личинок насекомых.

Таблица 29

**Характер роста, формирования продукции ауксбластов
и их повреждения насекомыми-филлофагами на модельных
деревьях ели¹ в 1975-80 гг.**

Год	Балл урожая	Ярус кроны ²	Масса прироста, %	Размер побегов, мм	Повреждения насекомыми ³ , %			
					побегов		хвои	
					Г	С	Г	С
1975	3	В	25	62	12	56	21	24
		С	22	66	11	57	20	16
		Н	13	53	10	36	18	14
1976	0	В	23	53	8	24	16	53
		С	20	58	5	22	14	37
		Н	10	54	3	15	19	20
1977	2	В	24(13)	40(25)	12(30)	11(16)	12(35)	23(42)
		С	24(7)	44(27)	10(22)	16(12)	29(27)	20(36)
		Н	13(5)	38(30)	10(20)	5(10)	10(30)	20(40)
1978	5	В	13(10)	61(46)	24(35)	60(75)	16(30)	20(36)
		С	12(8)	62(40)	24(36)	62(80)	16(33)	21(38)
		Н	7(6)	40(37)	27(25)	60(60)	14(32)	20(34)
1979	0	В	13	64	8	20	16	46
		С	5	44	12	60	21	35
		Н	6	37	6	40	10	20
1980	5	В	25(8)	60(49)	50(14)	65(34)	13(20)	15(20)
		С	27(7)	64(46)	40(16)	50(32)	20(20)	12(11)
		Н	10(4)	53(35)	25(16)	40(30)	15(20)	10(10)

Примечания: 1 - в скобках показатели обильно плодоносящих деревьев;
2 - ярусы кроны: В - верхний; С - средний; Н - нижний;
3 - повреждения: Г - грызущими насекомыми,
С - сосущими насекомыми.

Насекомые-филлофаги проявляют избирательность и в заселении разных частей кроны одного яруса. Они поселяются преимущественно на побегах, растущих на концах ветвей, так называемых «световых» побегах. Годичные побеги нижних ярусов, а также побеги, растущие в глубине кроны деревьев, в меньшей степени повреждаются насекомыми.

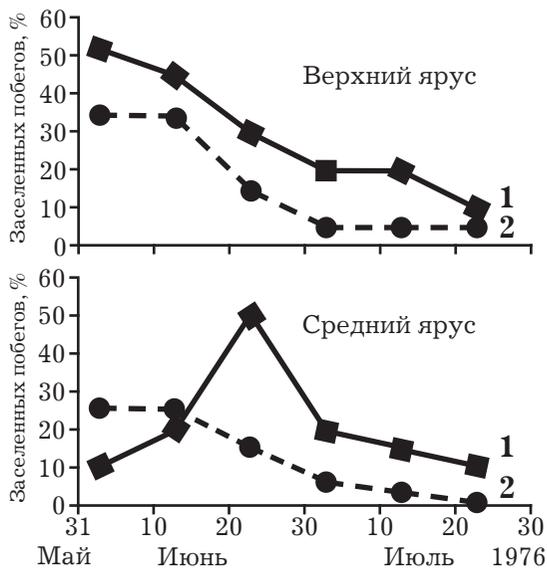


Рисунок 15. Динамика повреждений побегов ели в кронах модельных деревьев, заселенных разными группами насекомых-филлофагов в 1976 г. Обозначения: 1 - хвоегрызущие; 2 - сосущие

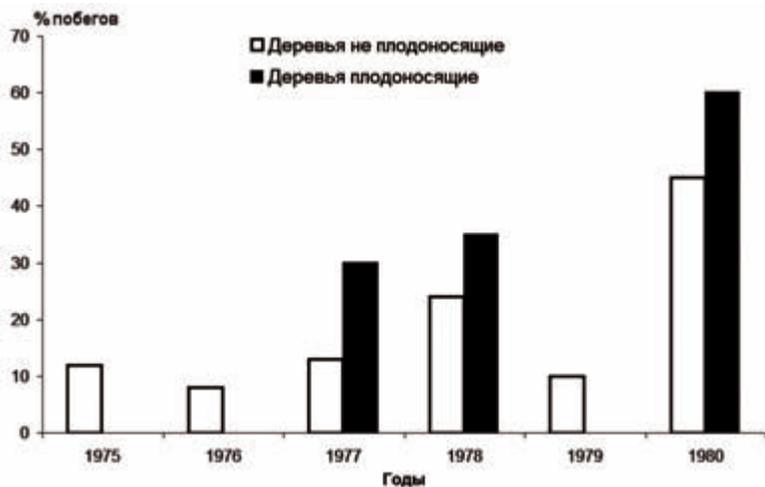


Рисунок 16. Динамика повреждений побегов хвоегрызущими насекомыми в кронах модельных деревьев в 1976-80 гг. (% побегов, заселенных насекомыми)

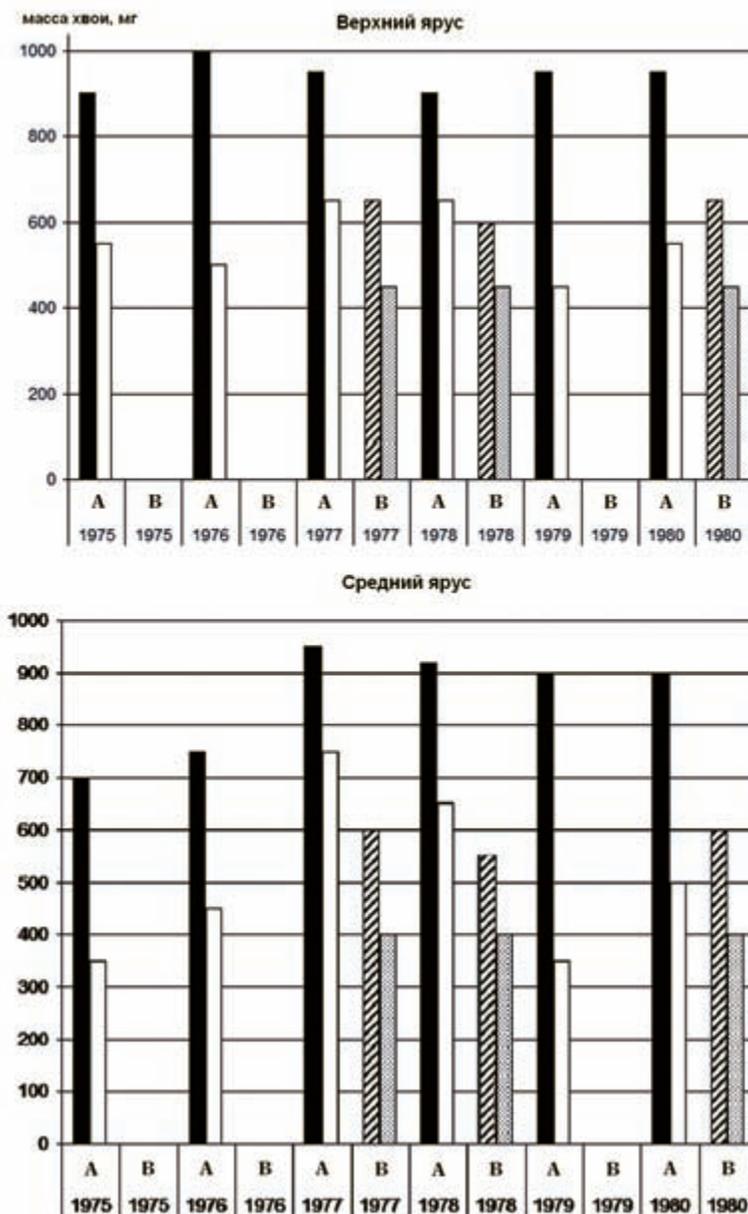


Рисунок 17. Динамика массы нормальной и поврежденной тлями хвои на модельных деревьях ели в 1975-80 гг. (А - деревья не плодоносящие; В - деревья с обильным плодоношением)

Таблица 30

Динамика образования и повреждения тлями хвои молодых побегов на модельных деревьях ели¹ в 1975-80 гг.

Год	Балл урожая	Ярус кроны ²	Число хвоинок	Масса 100 хвоинок ³ , мг		Потери, %
				Н	П	
1975	3	В	90	895	560	38
		С	93	690	360	48
		Н	92	680	565	17
1976	0	В	91	1100	450	60
		С	76	760	330	57
		Н	75	520	320	42
1977	2	В	60(40)	970(650)	600(450)	39(31)
		С	74(54)	950(600)	770(410)	20(32)
		Н	75(56)	600(400)	400(280)	17(30)
1978	5	В	85(60)	900(600)	620(450)	31(25)
		С	86(52)	950(600)	600(350)	39(42)
		Н	нет	нет	нет	нет
1979	0	В	64	950	450	52
		С	62	860	340	60
		Н	60	620	400	35
1980	5	В	90(64)	950(620)	520(450)	45(27)
		С	85(62)	900(600)	520(380)	45(37)
		Н	86(нет)	640(нет)	450(нет)	30(нет)

Примечания: 1 - в скобках показатели обильно плодоносящих деревьев; 2 - ярусы кроны: В - верхний; С - средний; Н - нижний; 3 - хвоинки: Н - нормальные, П - поврежденные.

Интенсивность зоогенных повреждений однолетней хвои и побегов во многом зависит от физиологического состояния дерева и погодных условий вегетационного периода. На здоровых деревьях ели в годы отсутствия плодоношения или закладки цветочных почек зоогенные повреждения побегов и хвои обычно немногочисленны. Личинки хвоегрызущих насекомых повреждают в среднем всего 10-15% побегов, на которых они могут уничтожить около 20% однолетней хвои (рисунок 16). В этом случае общие зоогенные потери продукции побегов не превышают 2-3% от их массы

в конце вегетационного периода (рисунок 16, таблица 29).

Тли заселяют около 40% всех побегов, где они повреждают от 20 до 50% хвои. Поврежденная хвоя имеет меньшие размеры и массу, а часть её отмирает. При слабом повреждении хвоя сохраняет способность к фотосинтезу и к концу периода роста частично восстанавливает свою массу. Поврежденная тлями хвоя, теряет в среднем 30-40% своей массы, а общие потери продукции хвои не превышают 3-4% от общей массы хвои в конце периода вегетации (рисунок 17, таблица 30).

В отличие от хвоегрызущих насекомых тли не оказывают существенного влияния на рост ауксипластов, а их пищевая активность отражается в основном на формировании однолетней хвои. Роль тлей как потребителей хвои возрастает в годы с летними засухами (1975; 1979), что связано с увеличением их численности и кормовой активности. В годы с обильными летними осадками и низкими температурами активность и численность тлей снижается, а их воздействие на продукцию хвои не так заметно (1976).

Суммарные зоогенные «потери» продукции побегов от всех групп насекомых-филлофагов обычно не превышают 5-6% от их фактической продукции. Абсолютные значения прямых и косвенных зоогенных потерь продукции хвои и ауксипластов не превышают 16-18 г/м²/год, что составляет всего 1,5-2% от общей первичной продукции еловых лесов.

5.2.3. Средообразующая деятельность насекомых-филлофагов.

Кроме прямого изъятия части фитомассы, деятельность насекомых-филлофагов оказывает косвенное воздействие на формирование продукции хвои и побегов. Объедание насекомыми почек и побегов стимулирует рост соседних неповрежденных побегов или приводит к появлению новых побегов из спящих почек (Глазов, Тишков, Макридин, 1976; Дыренков, Глатцель, 1976). Сопряженность происходящих процессов была проверена нами в опытах по искусственному удалению верхушечных почек и побегов на отдельных ветках деревьев. В этих опытах компенсаторные реакции дерева на повреждения проявлялись в усилении роста и увеличении массы годичных побегов, вырастающих из соседних неповрежденных почек. При этом масса годичного прироста всей ветки уменьшалась только в том случае, если число удаленных почек превышало 20-25% от всего числа почек на ветке (таблица 31).

**Влияние удаления концевых и боковых почек
на компенсаторные реакции ветвей ели
(сроки эксперимента 30.05-30.06.76)**

Вариант опыта	Масса прироста, % от контроля
Контроль	100
Удалено 25% почек	117
Удалено 50% почек	90
Удалено 100% почек	16

Проведенные нами многолетние исследования биопродукционного процесса в еловых лесах достаточно убедительно показали, что при отсутствии массового размножения насекомых и плодоношения деревьев отношения между насекомыми-филлофагами и эдификаторной породой близки к комменсализму. В эти годы растительноядные насекомые потребляют незначительную часть продукции хвои и побегов, а «зоогенные потери» компенсируются деревьями путем создания дополнительной продукции. Одновременно популяции насекомых-филлофагов создают часть вторичной продукции экосистемы и оказывают опосредованное средообразующее воздействие на рост ветвей и архитектонику заполнения ими кронового пространства. Последнее положение требует некоторого пояснения, поскольку этот вопрос в литературе практически не освещен.

Повреждая преимущественно световые побеги в верхней и средней части крон деревьев, насекомые стимулируют развитие соседних неповрежденных побегов, что способствует более полному заполнению кронового пространства активно фотосинтезирующими побегами. Причем эта деятельность свойственна в основном личинкам хвоегрызущих насекомых. Поэтому в еловых лесах в обычные годы при отсутствии плодоношения, зоогенные потери продукции хвои и ауксибластов от насекомых-филлофагов незначительны: при расчетах первичной продукции они могут не учитываться, поскольку лежат ниже точности существующих методов учета продукции. Вместе с тем, при определении потоков вещества и энергии в экосистемах еловых лесов величину консумпции зеленой фитомассы древостоев необходимо учитывать, поскольку эта группа фитофагов играет важную роль в формировании многих трофических связей в экосистеме.

Как мы уже отмечали, в спелых еловых лесах величина

продукции ауксибластов существенно меняется по годам, что в основном определяется периодичностью плодоношения. В то же время, численность насекомых-филлофагов относительно стабильна. Сезонные и погодичные флуктуации численности основных групп растительноядных насекомых (хвоегрызущие, сосущие), живущих в кронах деревьев, не сопровождаются их массовым размножением. Поэтому в еловых лесах на протяжении длительных периодов, которые исчисляются десятилетиями, существуют устойчивые отношения между насекомыми-фитофагами и эдификаторной породой. В это время происходят лишь периодические изменения объема доступной насекомым-филлофагам зеленой фитомассы, что определяется ритмами жизни древостоя и отдельных деревьев ели.

В годы обильного плодоношения у большинства деревьев снижается продукция ауксибластов, что ограничивает кормовые ресурсы насекомых. Поскольку численность популяций насекомых-филлофагов в еловых лесах относительно стабильна, это сопровождается увеличением относительных и абсолютных зоогенных потерь продукции хвои и побегов.

В кронах деревьев, формирующих большую массу генеративных органов, число побегов, заселенных хвоегрызущими насекомыми, увеличивается в среднем в 2-3 раза. На поврежденных побегах насекомые полностью уничтожают около 30% хвои, что в два раза превосходит потери хвои на неплодоносящих деревьях или в годы неурожая (рисунок 16). В годы обильного плодоношения тли относительно равномерно заселяют все деревья. Зоогенные потери продукции хвои от их воздействия возрастают также примерно вдвое. На обильно плодоносящих деревьях повреждения от тлей особенно заметны. Это связано с ограничением общей массы кормовых ресурсов и, как следствие этого, увеличением плотности заселения тлями хвои и побегов.

Известно, что на численность популяций тлей большое влияние оказывают погодные условия вегетационного периода (Фридерикс, 1932). Если в год обильного урожая в вегетационный период выпадает большое количество осадков (1980 г.), то численность тлей резко снижается и они уже не оказывают заметного воздействия на продукцию хвои и побегов (таблица 29). В годы с засушливым летом, когда численность тлей возрастает, увеличивается и величина зоогенных потерь продукции хвои от этой группы насекомых. Поэтому в еловых лесах в кронах деревьев в зависимости от погодных условий вегетационного периода

могут доминировать разные группы насекомых-филлофагов, которые оказывают неодинаковое воздействие на рост и развитие хвои и побегов ели. Вместе с тем, смена функциональных групп насекомых-филлофагов почти не отражается на общих зоогенных потерях фитомассы этой части продукции деревьев.

В кронах деревьев, формирующих большое число женских стробил, насекомые-фитофаги повреждают практически все годичные побеги. Большинство побегов заселялось разными функциональными группами и видами насекомых-филлофагов, что связано с ограничением запасов доступных кормов и крайне редко наблюдалось в обычные годы. Это усиливало конкуренцию за доступный ресурс между разными группами насекомых-филлофагов. Такой характер в заселении побегов ели насекомыми-филлофагами отмечался в годы плодоношения у всех деревьев, формирующих большую массу генеративных органов. На соседних неплодоносящих деревьях, где число и масса побегов были значительно больше, использование фитофагами прироста оставалось практически прежним, а зоогенные потери были меньше (рисунки 16-17).

В годы обильного плодоношения деревьев, когда многие из них образуют большую продукцию генеративных органов, деятельность насекомых-филлофагов особенно заметна. В эти годы (1978, 1980, 1984) на деревьях с обильным плодоношением зоогенные потери продукции ауксибластов достигают 20% от их массы, что близко к порогу устойчивости ели к повреждению прироста. На деревьях, не формирующих женские стробилы, общие зоогенные потери были примерно вдвое меньше. В зависимости от погодных условий вегетационного периода основная роль в потреблении хвои и побегов ели могла принадлежать хвоегрызущим насекомым или тлям (рисунок 18). При этом изменения численности функциональных групп насекомых-филлофагов оказывает существенное воздействие на трофические отношения животных обитателей крон деревьев, но мало влияет на общую динамику потребления ими первичной продукции. Следует отметить, что этот вопрос требует специальных исследований, которые могут выявить новые, еще неизвестные типы коэволюционных отношений между кормовой породой и отдельными группами растительноядных насекомых.

Многолетние наблюдения за особенностями формирования продукции зеленой фитомассы еловых древостоев, динамикой численности насекомых-филлофагов и их участием в потреблении этой

продукции позволили выяснить характер взаимоотношений между породой-эдификатором и фитофагами. Оказалось, что в годы обильного плодоношения даже при высоком уровне зоогенного изъятия фитомассы деятельность растительных насекомых не нарушает производственный процесс.

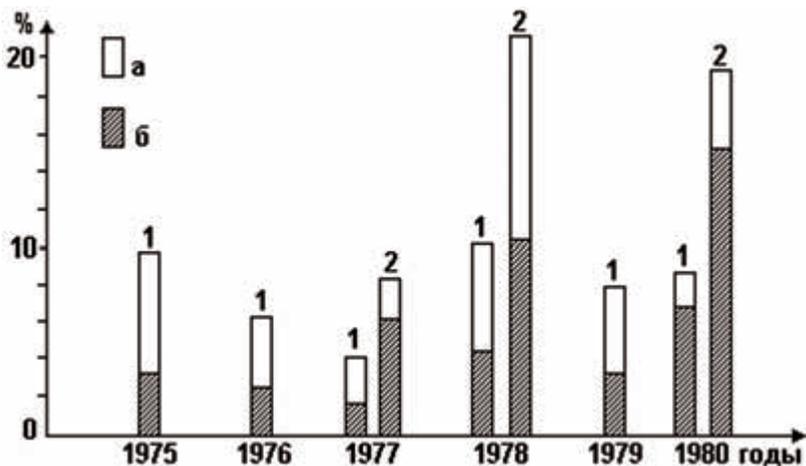


Рисунок 18. Динамика зоогенных потерь продукции хвои от воздействия насекомых-филлофагов (% учтённой продукции). Деревья: 1 - не плодоносящие, 2 - обильно плодоносящие; Потери от: а - сосущих насекомых; б - грызущих насекомых

В годы обильного плодоношения, когда продукция зеленой фитомассы древесного яруса еловых лесов снижается, равновесие между созданием продукции и её потреблением насекомыми-филлофагами становится менее устойчивым, что связано с ограниченными компенсаторными реакциями ели на зоогенные повреждения. Плотность заселения насекомыми побегов ели существенно возрастает, а компенсаторные реакции деревьев на их повреждения снижаются, что может нарушить равновесие между созданием и потреблением продукции фитофагами. Полученные данные по многолетней динамике производственного процесса и величине отчуждаемой насекомыми-фитофагами зеленой фитомассы (консумпции) позволили рассчитать фактическую продукцию побегов для модельного ельника кисличного в возрасте 100-120 лет.

За период наших исследований (1975-80 гг.) продукция побегов в ельниках менялась в широких пределах, а ее максимум

примерно вдвое превышал минимальный показатель. Абсолютные значения зоогенных потерь первичной продукции в эти годы варьировали в более узких пределах. За тот же период относительная величина зоогенных потерь от насекомых-филлофагов менялась в более широком диапазоне. В обычные годы зоогенные потери не превышали 5-6% от фактической продукции побегов, а в годы обильного плодоношения древостоев их значения возрастали в 2-3 раза (таблица 32).

Таблица 32

Использование насекомыми годичного прироста хвои и ауксибластов в ельнике кисличном в 1975-80 гг.

Год	Балл урожая	Продукция, т/га в год			Доля зоогенных потерь, %
		Чистая продукция	Зоогенные потери	Суммарная продукция	
1975	2	3,00	0,18	3,18	6,00
1976	0	3,10	0,16	3,26	5,00
1977	3	2,50	0,20	2,70	7,00
1978	5	1,75	0,25	2,00	12,50
1979	0	2,80	0,20	3,00	6,00
1980	5	1,80	0,30	2,10	14,00

Биотические механизмы регуляции численности популяций насекомых-филлофагов в еловых лесах еще предстоит выяснить. Наши исследования показали, что в них существует относительно устойчивый механизм трофических отношений между насекомыми-филлофагами и породой-эдификатором, в котором проявляются биологически важные черты их взаимных адаптаций. За счет этого механизма в еловых лесах на протяжении длительных периодов поддерживается относительно постоянная численность популяций насекомых-филлофагов. Цикличность продукционного процесса периодически ограничивает кормовые ресурсы потребителей однолетней хвои и побегов, что препятствует их массовому размножению и снижает зоогенные потери вегетативных органов. Этот механизм поддерживается и за счет смены функциональных групп насекомых-филлофагов

в вегетационные сезоны с разными погодными условиями. Деятельность насекомых-филлофагов играет важную средообразующую роль, которая связана со стимуляцией роста хвои и побегов за счет включения компенсаторных реакций деревьев, которые создают дополнительную продукцию, что полностью компенсирует зоогенные потери. Насекомые-филлофаги принимают активное участие в формировании продукции хвои и побегов, оказывая влияние на архитектуру их роста, что не нарушает продукционного процесса. Вырастающие новые побеги способствуют более эффективному заполнению кронового пространства активно фотосинтезирующими побегами. Не следует также забывать, что растительноядные насекомые не только потребляют первичную продукцию, но и создают вторичную продукцию, которая служит основой для формирования сложных трофических цепей в сообществах еловых лесов.

5.3. Роль животных в формировании продукции генеративных органов

5.3.1. Закономерности формирования продукции генеративных органов. Ель европейская относится к хвойным породам с ярко выраженной периодичностью плодоношения. Семенные годы в еловых лесах повторяются на протяжении всего их ареала через каждые 3-4 года, а в промежутках между ними урожая семян практически не бывает (Данилов, 1952).

Периодичность плодоношения в любой части ареала еловых лесов не строго размеренна, а промежутки между семенными годами могут меняться во времени (Морозов, 1928). Ель имеет свой ритм повторяемости обильных урожаев и полных неурожаев, которые связаны с вековыми циклами природных явлений (Формозов, 1976). По интенсивности плодоношения в разных частях ареала ель относится к породам с неустойчивым плодоношением, с преобладанием в многолетнем цикле неурожайных лет (Долгошов, 1964).

Периодичность плодоношения ели обусловлена как внутренними, так и внешними факторами. Определяющую роль в этом процессе играют климатические условия произрастания еловых лесов. Поэтому на севере, где неблагоприятные климатические явления повторяются чаще, неурожайные годы более обычны, а периоды между семенными годами увеличиваются.

В северотаежных ельниках семенные годы наступают каждые 4–6 лет, но обильные урожаи бывают редко, а плохие повторяются часто. В средней тайге еловые древостои могут формировать продукцию генеративных органов каждые три года, но часто в эти годы бывают плохие урожаи. В южной тайге ельники обильно плодоносят каждые 3–4 года, но в промежутках между ними бывают небольшие урожаи (Данилов, 1952; Чертовский, 1978; Глазов, Чернышев, 1979).

Длина циклов плодоношения и их стабильность уменьшается от южной тайги к северной, что объясняется снижением стабильности погодных условий и уменьшением количества тепла. На периодичность плодоношения ели воздействует весь комплекс климатических факторов в период между урожаями. Главные из них — погодные условия вегетационного сезона, предшествующего плодоношению, когда происходит закладка цветочных почек. Особенно благоприятны в этот период сухость воздуха, повышенные температуры и преобладание прямого солнечного излучения (Молчанов, 1949; Данилов, 1952). Важную положительную роль в период закладки цветочных почек играют высокие положительные температуры и недостаток осадков (Eklund, 1957; Van Vrederburch et al., 1969). Хотя механизмы воздействия всего комплекса климатических факторов на этот процесс до конца не выяснены, они могут давать импульс внутренним факторам, которые ответственны за перестройку продукционного процесса за год до формирования генеративных органов (Sarvas, 1957).

В ряде работ было показано, что еловые древостои могут формировать обильные урожаи только в условиях сочетания ряда климатических факторов (температура, осадки, инсоляция, влажность) на протяжении двух лет, предшествующих плодоношению (Chalupka, 1975). Среди этих факторов основное значение имеют температура и инсоляция (Басов, 1976, 2000).

Например, влияние инсоляции на закладку генеративных почек существенно для нескольких периодов. Первый из них — это июль за два года перед цветением. Повышенная инсоляция в этот период способствует накоплению запасных пластических веществ за счет усиленного фотосинтеза, что создает основу для закладки цветочных почек в будущем году. Второй период положительного влияния повышенной инсоляции совпадает с мартом-июнем года, предшествующего цветению, когда происходит закладка и дифференциация генеративных почек. Если благо-

приятное воздействие инсоляции и температуры совпадает с обильным плодоношением, то не происходит закладки большого числа таких почек, что связано с недостатком пластических веществ у деревьев. Отмечено также большое положительное влияние высоких температур июня - июля года, предшествующего цветению (Sarvas, 1957; Chalupka, 1975).

Было выявлено положительное влияние высокой инсоляции в ноябре года, предшествующего цветению, когда формирование цветочных почек уже закончено. Повышенная инсоляция поздней осенью способствует образованию добавочной продукции, которая необходима для роста генеративных органов. Последнее подтверждается способностью ели аккумулировать органические вещества при температурах, близких к нулю, и даже при отрицательных температурах, что приводит к увеличению размеров генеративных почек в течение зимы (Parker, 1953; Chalupka, 1975).

Сильное положительное влияние на формирование продукции генеративных органов оказывает температура и инсоляция в июне, в период дифференциации цветочных почек. Высокие температуры и небольшая влажность воздуха в июне, за два года до цветения, воздействуют отрицательно, а инсоляция в июле того же года положительно коррелирует с урожаем (Sarvas, 1957; Chalupka, 1975).

Таким образом, для формирования древостоем обильного урожая необходимо специфическое сочетание целого ряда климатических факторов на протяжении двух лет, предшествующих цветению. Отсутствие этих необходимых условий — одна из главных причин нерегулярности урожайных лет у ели европейской и сибирской. Погодные условия других периодов года мало влияют на будущий урожай. Отрицательное влияние на формирование урожая могут оказать только отдельные катастрофические природные явления. Например, в некоторых случаях от сильных зимних морозов гибнет много генеративных почек ели, а весной в период «цветения» заморозки могут полностью уничтожить соцветия на многих деревьях (Барабин, Совершаев, 1970).

Тесная связь периодичности плодоношения с климатическими условиями подтверждается одновременным формированием продукции генеративных органов в разных типах еловых лесов, произрастающих на больших территориях. В то же время величина продукции генеративных органов древостоев в пределах одного региона зависит от возраста, типа леса и его бонитета. Эти

различия связаны с условиями накопления деревьями резервов пластических веществ, необходимых для плодоношения.

Различия в урожайности древостоев в разных типах еловых лесов наиболее ярко проявляются в годы слабого плодоношения (таблица 33). В эти годы самую большую продукцию генеративных органов формируют только наиболее продуктивные древостои. У деревьев наблюдается высокая изменчивость в образовании стробилов, что связано с условиями их роста и собственной ритмичкой плодоношения (Молчанов, 1967; Глазов, Чернышев, 1978; Глазов, 1990).

Таблица 33

Формирование урожая шишек деревьями ели в трех типах ельников в 1973 и 1975 гг.

Диаметр ствола, см	Кол-во деревьев	Кол-во шишек на деревьях	
		1973* (5)	1975 (2)
<i>Ельник бруснично-зеленомошный</i>			
До 8	28	-	-
8,5 – 13	15	-	-
13,5 – 19	24	49 ± 10	-
19,5 – 22	32	110 ± 5	-
22,5 – 25	29	84 ± 13	-
25,5 – 30	25	120 ± 20	25 ± 17
30,5 – 40	17	230 ± 51	11 ± 7
<i>Ельник зеленомошный</i>			
8 – 11	67	-	-
11,5 – 14	25	-	-
14,5 – 17,5	21	34 ± 6	-
18 – 21	10	52 ± 3	3
21,5 – 27	23	87 ± 17	3
27,5 – 38	46	99 ± 5	41 ± 30
38,5 – 45	10	142 ± 30	-
<i>Ельник кисличный</i>			
До 8	19	-	-
8,5 – 16	12	-	-
16,5 – 21	12	39 ± 5	-
21,5 – 29	34	147 ± 58	33 ± 30
29,5 – 37	27	190 ± 28	62 ± 26
37,5 – 47	21	394 ± 60	10 ± 5

*Примечание: в скобках - балл урожая.

При слабом плодоношении даже в пределах одного типа леса наблюдается высокая изменчивость способности деревьев к формированию генеративных органов. Многие деревья, на которых происходит закладка генеративных почек, не могут обеспечить их рост и развитие из-за недостатка пластических веществ. В этом случае цветочные почки отмирают.

Благоприятные почвенно-климатические условия Валдайской возвышенности способствуют формированию высокопродуктивных еловых лесов, которые периодически образуют большую массу генеративных органов. Периоды между обильными урожаями здесь составляют 3-5 лет, но в промежутках между ними обычны небольшие или средние урожаи (Смирнов, 1971; Глазов, Чернышев, 1978, 1979; Глазов, 1990).

Как и в других районах распространения еловых лесов, годы обильного плодоношения совпадают по времени у всех типов еловых лесов данного региона, а хорошие урожаи отмечаются на больших территориях. За период наших работ, с 1973 по 1988 год, обильные урожаи отмечались пять раз: в 1973, 1978, 1980, 1984 и 1988 годах.

В 1973 году ель обильно плодоносила на всей территории Европейской части России и в Западной Европе. Это было связано с засушливым летом 1972 года, климатические условия которого послужили стимулом для закладки большого числа цветочных почек у ели. В 1978 году ель обильно плодоносила на большей части территории северо-запада европейской части России (Новгородская, Калининская, юг Вологодской области и Карелии). Сходная картина наблюдалась в 1980, 1984 и 1988 годах.

В период обильного урожая разница в интенсивности плодоношения разных типов еловых лесов, особенно при балльной оценке (по шкале Каппера), становится малозаметной. Вместе с тем, при одинаковом балле урожая древостои формируют разную по массе продукцию генеративных органов. Эти различия связаны с условиями местообитаний, возрастом, полнотой древостоя и рядом других факторов. При одинаковом балле урожайности разница в массе формируемых генеративных органов, даже в сходных по возрасту, полноте и условиям произрастания еловых лесов, может достигать 2-3-кратных значений.

В условиях Валдая самую большую продукцию генеративных органов формируют наиболее продуктивные ельники неморально-кисличные и кисличные в возрасте 100-120 лет. В пределах одного типа леса всегда наблюдалась высокая изменчивость ин-

тенсивности плодоношения отдельных деревьев, что связано с их физиологическим состоянием. С увеличением диаметра и высоты дерева, развития его кроны возрастает и продукция генеративных органов. Деревья, обладающие лучшими условиями роста, могут формировать до 90% всей продукции женских стробиллов, хотя их доля в составе древостоя часто не превышает 15-20% от всего числа плодоносящих деревьев (таблица 34).

Таблица 34

Урожай шишек и участие деревьев в его формировании в двух типах ельников в 1977-78 гг.

Класс урожая	Кол-во деревьев	%	Диаметр деревьев	Кол-во шишек	%	Шишек на дереве
<i>Ельник зеленомошный 1977*</i>						
>200	-	-	-	-	-	-
100-200	2	1,5	39	328	54,5	164
40-100	2	1,5	30	114	19	57
0-40	17	13	32	160	26,5	9,5
Нет	109	84	-	-	-	-
<i>Ельник разнотравно-кисличный 1977</i>						
>200	2	1,7	35	644	25	322
100-200	7	5,9	33	987	38	141
40-100	9	7,6	36	588	22,7	65
0-40	22	18,6	35	372	14,3	17
Нет	78	66,2	-	-	-	-
<i>Ельник зеленомошный 1978</i>						
>200	18	12	38	8049	82	391
100-200	5	3	35	753	9	151
40-100	10	7	29	582	7	58
0-40	20	20	19	236	2	12
Нет	97	65	20	-	-	-
<i>Ельник разнотравно-кисличный 1978</i>						
>200	39	43	35	15309	83	393
100-200	14	16	31	1977	11	141
40-100	18	20	27	1099	5,5	65
0-40	9	10	14	124	0,5	23
Нет	10	11	-	-	-	-

*Примечание: 1977 г. оценка урожая - 2 балла, а в 1978 г. - 5 баллов

В годы обильного плодоношения генеративные органы образуются у большинства деревьев первого яруса. Основная их масса формируется в верхней и средней частях крон деревьев. Мужские стробилы формируются во всех ярусах крон, а расположены они у основания годичных побегов.

Основную массу продукции генеративных органов образуют женские стробилы. В разных типах ельников масса женских стробиллов зависит в основном от числа формируемых шишек. В засушливые годы средние размеры и масса шишек меньше, чем в обычные годы, что при одинаковых показателях урожайности (баллы Каппера) сопровождается снижением их продукции. При этом число и масса полнозернистых семян, образующихся в шишках — величина более постоянная, по сравнению с массой стробила (таблица 35).

Таблица 35.

Динамика размеров и массы шишек, числа полнозернистых семян в урожайные годы в ельниках Валдая

Год	Балл урожайя	Длина, мм	Сухая масса, г	Число семян	Масса 1000 семян, г
1973	5	78±2	7,0±1,0	220±10	5,0±0,3
1975	2	78±1,2	7,0±1,2	220±12	5,1±0,2
1977	2	78±5	11,0±1,0	220±10	4,9±0,2
1978	5	82±12	12±1,2	248±12	5,1±0,3
1980	5	83±3	12±1,1	200±10	5,0±0,3

Отмеченные нами различия в распределении шишек по размерно-весовым классам были связаны в основном с их повреждением насекомыми-конобионтами, что необходимо учитывать при определении фактической продукции семян и женских стробиллов.

По результатам учетов числа женских стробиллов на модельных деревьях и их средней массе определялась потенциально возмож-

ная продукция генеративных органов, которую может сформировать еловый древостой без воздействия консументов (таблица 36).

Таблица 36

Урожай шишек и потенциальная продукция генеративных органов ели в 1973-80 гг.

Год	Балл урожая	Тип ельника*	Урожай, тыс.шт./га		Продукция**, кг/га		
			Шишек	Семян	Женских стробилов	Мужских стробилов	Семян
1973	5	I	45,0	9900	315	35	49,5
		II	58,4	12848	409	40	64,2
		III	75,5	16610	529	51	83,0
1975	2	I	4,6	1012	32,2	2	5,0
		II	5,2	1144	36,4	3	5,7
		III	12,0	2640	84,0	8	13,2
1977	3	I	3,6	792	36,0	4	3,96
		II	2,4	528	23,9	2,5	2,6
		III	10,4	2266	124,7	12	11,4
1978	5	I	34,5	8556	414	40	42,78
		II	56,0	13888	672	70	74,4
		III	74,0	18352	890	90	91,76
1980	5	I	41,0	8200	492	40	42,0
		II	60,5	12100	726	50	64,0
		III	82,0	16400	984	60	86,0

* I - бруснично-зеленомошный; II - зеленомошный; III - неморально-кисличный.

**Продукция женских шишек - масса стробилов с семенами.

В годы обильного плодоношения (1973, 1978, 1980, 1984) продукция мужских пыльников достигала 40-90 кг/га (сухой массы), что составляет около 10% от общей продукции генеративных органов. Продукция женских стробилов вместе с заключенными в них семенами и летучками в разных типах ельников варьировала от 300 до 1000 кг/га (сухой массы). В эти годы общая масса продукции генеративных органов деревьев достигает 10% от общей первичной продукции древостоя (Глазов, 1986, 1990). Фактическая продукция генеративных органов всегда намного

меньше их потенциальной продукции, что связано с воздействием животных-карпофагов. Поэтому в следующем разделе мы более подробно рассмотрим характер воздействия животных-карпофагов на процесс формирования генеративных органов у ели.

5.3.2. Роль животных-карпофагов в формировании продукции женских стробил и семян ели. Формирование продукции женских стробил и семян ели проходит при активном участии многих групп животных-фитофагов. Потребление тканей женских стробил начинается уже с момента роста генеративной почки и продолжается весь период их роста и созревания семян. По мере формирования женского стробила происходит закономерная смена видов потребителей. Каждый из них оказывает специфическое воздействие на развитие, что влияет на формирование продукции генеративных органов и естественное возобновление еловых лесов.

Насекомые-конобионты

Первыми заселяют формирующиеся женские стробилы насекомые-конобионты. Эта группа потребителей представлена в еловых лесах Европейской части России широко распространенными в Палеарктике специализированными видами насекомых: шишковой галлицей, шишковой листоверткой, шишковой пяденицей, шишковой огневкой и шишковой мухой. За короткий период развития стробил эти виды успевают отложить яйца и пройти здесь все стадии личиночного развития. Циклы развития этих насекомых синхронны с фенофазами ели, что позволяет насекомым-конобионтам извлекать из шишек максимально возможное количество вещества и энергии, одновременно поддерживая численность своих популяций. В зависимости от географических и погодных условий темпы и сроки развития насекомых могут смещаться, но их относительная синхронность с фенофазами ели никогда не нарушается (Стадницкий и др., 1978).

Почки мужских и женских стробил закладываются в вегетационный сезон, предшествующий плодоношению. Весной, после сброса почечных чешуй, шишки представляют собой мягкие нежные образования, легко доступные для проникновения насекомых. В этот период чешуи шишек приоткрыты, что обеспечивает доступ пыльцы к семечкам, а насекомых-конобионтов к тканям шишек. В это время происходит заселение шишек

ели весенней группой насекомых-конобионтов. В Новгородской и Тверской областях в эту группу входят шишковая листовертка, шишковая галлица и еловая муха.

В районе наших исследований пыление ели происходит в конце мая, а к середине июня в кронах уже заканчивается формирование женских стробилов. В начале июня стробилы заселяются насекомыми-конобионтами летней группы. К ним относятся шишковая огневка, шишковая пяденица и еловый семеед. Рост женских стробилов прекращается в начале июля и по времени совпадает с окончанием роста ауксибластов. В дальнейшем происходит созревание семян в шишках и одревеснение их тканей, но обменные процессы не прекращаются еще продолжительный период.

С момента сброса почечных чешуй до формирования стробила проходит 6-10 дней, а с момента опыления до образования молодой шишки — две недели. Дальнейшее развитие шишек занимает около двух месяцев. Семена полностью созревают в конце периода вегетации (сентябрь - октябрь), а их массовый вылет происходит в апреле - мае будущего года, а иногда и осенью того же года, что определяется погодными условиями.

Шишки образуются преимущественно в верхней, хорошо освещенной части крон деревьев. Молодые ткани и семена шишек ели содержат в себе все вещества, необходимые для нормального развития личинок насекомых-конобионтов. Внутри шишек создается особый микроклимат, где амплитуда колебаний температуры и влажности незначительна по сравнению с окружающей средой, что благоприятно для развития личинок насекомых (Стадницкий, Бортник, 1974).

Находясь в шишках, насекомые поедают семена и ткани стробила, оказывая влияние на его развитие. Под воздействием насекомых часть семян и сами стробилы могут недоразвиваться, усыхать или даже разрушаться. Высокая заселенность шишек личинками еловой мухи или шишковой листовертки приводит к нарушению механизма раскрытия чешуй шишек, что препятствует вылету семян (Яковлев, 1961; Наумов, 1974; Стадницкий и др., 1978; Brauns, 1964).

В наших условиях при высокой плотности заселения шишек личинками еловой листовертки могли меняться сроки вылета семян или эти сроки были более растянуты во времени, что связано с нарушением механизмов раскрытия чешуй шишек. Это особенно благоприятно для роста гусениц, поскольку при-

водит к увеличению сроков их питания семенами. Такая картина наблюдалась даже жаркой весной и летом 1974 года, когда высокая заселенность шишек ели личинками насекомых привела к длительному периоду высева семян.

В годы небольших урожаев, когда плотность заселения шишек ели личинками насекомых возрастает, происходит более интенсивное использование ими продукции семян и тканей стробилов. За счет воздействия насекомых у большинства шишек происходит задержка или прекращение роста. Особенно сильное влияние в этот период оказывают на рост женского стробила гусеницы шишковой огневки и пяденицы. При этом плотность заселения шишек двумя видами бабочек обычно прямо пропорциональна их пораженности ржавчинными грибами. Объясняется это тем, что в пораженных грибами шишках чешуи приоткрываются, а это облегчает откладку яиц этими видами насекомых (Стадницкий и др., 1978). Другие виды насекомых-конобионтов также проявляют высокую избирательность при заселении шишек ели. Например, шишковая огневка при любом урожае шишек наиболее интенсивно повреждает те шишки, в которых до этого питались личинки еловой мухи (Наумов, 1974).

В ельниках Валдая к основным потребителям семян и тканей женских стробилов относятся шишковая листовертка, шишковая огневка и еловая шишковая муха. В отдельные годы наблюдается высокая численность шишковой галлицы и елового семееда. Еловая шишковая листовертка и шишковая огневка, как правило, не поселяются в одной шишке, что исключает их конкуренцию за пищевой ресурс.

Поселение в женских стробилах личинок насекомых уменьшает число формирующихся полноценных семян за счет прямых и косвенных потерь. Эти потери могут составлять в отдельные годы от 10 до 100% от общего числа семян. Особенно сильное угнетающее воздействие на развитие шишек оказывает поселение в них личинок огневки и шишковой пяденицы, которые питаются тканями стробила (таблица 37).

Степень воздействия насекомых-конобионтов на продукцию женских стробилов и семян ели непосредственно связана с плотностью заселения ими шишек ели. У большинства видов плотность личинок в женских стробилах обратно пропорциональна объему их урожая. Эта особенность во многом определяет характер воздействия насекомых на рост, развитие и продукцию женских стробилов. Для таких видов, как шишковая листовертка, еловая

шишковая галлица и шишковая огневка, эта особенность отмечена в разных типах еловых лесов северо-запада европейской части России (Стадницкий, 1970; 1971; Стадницкий и др., 1978).

Таблица 37

**Влияние насекомых-конобионтов на рост шишек и выход
полнозернистых семян**

Вид	Особей в шишке	Общие потери семян, %	Потери массы стробилов, %
Еловая шишковая листовертка	1 - 2	25 - 35	5
	3 - 5	45 - 50	30
	10 - 12	70 - 80	80
Еловая шишковая галлица	2	5 - 10	-
	5	15 - 20	5
Еловая шишковая муха	1	40	10 - 20
	2 - 3	60 - 70	15 - 30
Шишковая огневка	1	50 - 60	70
	2 - 3	100	90 - 95
Шишковая пяденица	1 - 2	85	75 - 80

В годы обильного плодоношения абсолютная численность и биомасса личинок насекомых-конобионтов достигают максимальных показателей при минимальной относительной плотности заселения шишек. В малоурожайные годы, когда наблюдается максимальная плотность заселения шишек личинками насекомых, их абсолютная численность и биомасса в ельниках минимальны. Разница между минимальными и максимальными показателями абсолютной численности и биомассы личинок насекомых-конобионтов достигает 5-10-кратных значений. В этих же пределах изменяется и абсолютное число женских стробилов, которые служат им основным кормовым ресурсом. Следует отметить, что амплитуда изменений продукции женских стробилов была в 1,5-2 раза больше, что связано с изменениями их массы (Глазов, 1986, 1990). В связи с этим величина зоогенных потерь продукции женских стробилов менялась в пределах 2-3 кратных значений, а в отношении продукции семян эта амплитуда была несколько больше, поскольку число семян в шишках — величина более стабильная, по сравнению с массой стробила (таблицы 33, 37).

В годы больших и малых урожаев шишек абсолютная численность и биомасса активных личинок насекомых-конобионтов ме-

няется в узких пределах, что приводит к близким показателям абсолютных зоогенных потерь продукции женских стробилов и семян ели. от года к году существенно меняется только плотность заселения шишек ели личинками насекомых и состав доминирующих видов, что связано с циклами их развития, смертностью и реакциями на изменения погодных условий (таблица 38).

Таблица 38

Заселенность шишек ельника кисличного личинками насекомых-конобионтов в июне 1973-80 гг., число экз. в одной шишке

Годы	Балл урожая	Шишковая листовёртка	Еловая шишковая галлица	Еловая шишковая муха	Шишковая огневка
1973	5	2,3±0,5	2,5±0,5	0,12±0,05	0,1±0,02
1975	3	5,3±0,7	2,5±0,5	0,3±0,06	0,4±0,1
1977	2	7,5±0,6	0,2±0,05	0,2±0,05	0,3±0,06
1978	5	2,0±0,4	1,7±0,5	0,1±0,05	0,05±0,1
1980	5	1,9±0,3	2,7±0,8	0,3±0,05	0,05±0,01

За период наших исследований потенциальная продукция женских стробилов, за исключением неурожайных лет, варьировала в разных типах ельников от 30-32 кг/га до 600-900 кг/га, т.е. изменялась в 20-30 раз. При этом изменения в численности и биомассе активных личинок насекомых-конобионтов были на порядок меньше. Эти соотношения между доступным кормовым ресурсом и основными потребителями продукции и определяли объем абсолютных зоогенных потерь продукции генеративных органов ели, которые менялись от года к году всего в 4-5 раз (таблица 39).

В годы высоких урожаев зоогенные потери массы женских стробилов не превышали 5-7% от их потенциальной продукции, а семян — 20-30%. При низких урожаях потери биомассы стробилов возрастали до 25-40%, а семян — до 60-85% от их потенциальной продукции в разных типах ельников. Самые низкие зоогенные потери наблюдались в наиболее продуктивных ельниках, которые всегда формировали большую массу женских стробилов (Глазов, 1990, 2000).

**Использование насекомыми-конобионтами продукции семян
и шишек ели в 1973-80 гг.**

Год	Балл урожая	Тип ельника*	Потенциальная продукция,** кг/га		Зоогенные потери, кг/га		Фактическая продукция, кг/га	
			Шишек	Семян	Шишек	Семян	Шишек	Семян
1973	5	I	265,5	49,5	15,9	14,85	249,6	34,65
		II	329,0	64,2	16,5	16,00	312,5	64,00
		III	425,0	103,0	122,0	20,80	403,8	83,20
1975	2	I	27,2	5,0	13,6	4,25	13,6	0,75
		II	30,7	5,7	12,3	2,28	18,4	3,42
		III	70,8	13,2	21,0	7,92	49,8	5,28
1977	3	I	32,0	4,0	12,80	2,8	19,2	1,20
		II	21,3	2,6	8,52	2,14	14,9	0,50
		III	113,3	11,4	27,05	5,70	86,25	5,70
1978	5	I	371,2	42,8	26,90	17,12	345,2	25,68
		II	597,6	74,4	29,90	29,76	567,7	44,64
		III	797,2	91,8	32,85	22,95	764,35	68,85
1980	5	I	450,0	42,0	22,50	16,80	427,50	25,20
		II	652,0	64,0	39,10	13,70	613,90	50,30
		III	898,0	86,0	44,90	25,80	853,10	60,20

* I - бруснично-зеленомошный; II - зеленомошный; III - неморально-кисличный.

**Продукция женских шишек - масса стробилов с семенами.

В годы малых урожаев большая часть шишек ели сильно повреждается насекомыми на ранней стадии роста, что приводит к их недоразвитию или даже отмиранию стробилов. Деятельность насекомых существенно снижает продукцию женских стробилов, но одновременно способствует сохранению у деревьев части пластических веществ, которые могут быть использованы для формирования будущего обильного урожая. Поэтому деятельность насекомых-конобионтов косвенно способствует периодичности плодоношения еловых лесов. Таким образом, многолетние исследования биопродукционного процесса в еловых лесах позволили выявить общие закономерности, связанные с взаимодействием эдификаторной породы и насекомыми-конобионтами. Периодич-

ность плодоношения еловых древостоев служит эффективным механизмом, ограничивающим размер зоогенных потерь от насекомых-конобионтов, что в эволюционном плане препятствовало развитию у них механизмов массового размножения. Поэтому насекомым-конобионтам не свойственны массовые размножения или глубокие депрессии численности, характерные для многих дендрофильных насекомых (Воронцов, 1962; Викторов, 1965; Рафес, 1968; Стадницкий и др., 1978). Численность их популяций в еловых лесах поддерживается на относительно стабильном уровне, а объем доступного им кормового ресурса изменяется в более широких пределах, что определяет характер их воздействия на продукцию женских генеративных органов. В связи с этим насекомые-конобионты оказывают наиболее сильное воздействие на продукцию генеративных органов ели только в годы малых урожаев. В годы обильного плодоношения их деятельность не оказывает существенного влияния на плодоношение еловых лесов, поскольку масса доступного потребителям ресурса значительно превышает реальные возможности ее использования популяциями насекомых-конобионтов.

Позвоночные-карпофаги

В отличие от насекомых, позвоночные-карпофаги используют в пищу только ядро семени и не питаются тканями женских стробилов. Они начинают поедать семена ели только на стадии их молочно-восковой спелости, которая наступает в конце июня - начале июля. В этот период многие виды личинок насекомых-конобионтов, в первую очередь представители весенней группы, уже покидают шишки. В стробилах остаются только личинки насекомых, находящиеся в стадии диапаузы или активно питающиеся личинки летней группы видов.

При обильном плодоношении этот вид корма служит основным ресурсом для позвоночных-карпофагов на протяжении осени, зимы и весны будущего года. Белка, клест-еловик и большой пестрый дятел используют семена ели из шишек, висящих на деревьях, и только после раскрытия чешуй шишек начинают доставать их из «кислых» шишек. Позвоночные-карпофаги оказывают основное воздействие на продукцию семян и мало влияют на процессы формирования массы женских стробилов. Они питаются семенами ели преимущественно в холодный период года, когда личинки насекомых неактивны. Таким образом, позвоночные-карпофаги

находятся в прямой зависимости от использования пищевого ресурса своими конкурентами — насекомыми-конобионтами, которые первыми начинают использовать их основной кормовой ресурс.

В годы малых урожаев (2-3 балла), когда насекомые-конобионты уничтожают значительную часть продукции семян, позвоночные-карпофаги испытывают недостаток корма. Только в годы обильного плодоношения они могут использовать семена в качестве основного корма в течение продолжительного периода (таблица 40).

Таблица 40

Продукция и зоогенные потери генеративных органов ели в ельнике кисличном в 1973-78 гг.

Годы	Балл урожая	Продукция шишек и семян*, т/га/год		Зоогенные потери, %	
		Потенциальная	Фактическая	Насекомые	Позвоночные
1973	5	0,43(0,10)	0,28(0,05)	5(30)	30(20)
1974	0	-	-	-	-
1975	2	0,07(0,01)	0,04(0,004)	29(95)	14(5)
1976	0	-	-	-	-
1977	3	0,11(0,012)	0,06(0,005)	27(42)	18(17)
1978	5	0,08(0,09)	0,53(0,04)	4(22)	30(33)

*Примечание: без скобок - продукция женских стробиллов без семян, в скобках - продукция семян.

В годы высоких урожаев (4-5 баллов), когда насекомые-конобионты используют не более 30-40% продукции семян, их потребление позвоночными-карпофагами не превышает 10-15% от всей массы полнозернистых семян. Общие зоогенные потери продукции примерно в два раза превышают прямое потребление семян, что связано со сбрасыванием шишек животными (Глазов и др., 1978; Глазов, Чернышев, 1979; Глазов, 1990).

Белка, клест-еловик и большой пестрый дятел избирательно используют урожай семян ели. Животные кормятся на немногих деревьях, локально воздействуя на продукцию шишек. Урожай семян на отдельных деревьях может быть полностью уничтожен,

а на других оставлен, что существенно отличает позвоночных-карпофагов от насекомых-конобионтов при использовании доступных кормов.

Позвоночные-карпофаги выбирают для кормления высокобонитетные деревья с большим количеством шишек. Особенно четко избирательность животных проявляется в годы небольших и средних урожаев (2-3 балла), когда плодоносят немногие деревья. Шишки с этих деревьев могут быть полностью удалены животными еще до полного созревания семян, а на соседних деревьях они сохраняются. Клесты-еловики играют основную роль в зоогенном опаде шишек, поскольку в отдельные годы они сбрасывают от 30-40% до 60% всего их урожая. Белка и большой пестрый дятел сбрасывают меньшее число шишек, но им принадлежит важная роль в их концентрации на местах кормления. За счет деятельности этих видов животных на небольших участках, составляющих всего 5-7% общей площади ельников, может скапливаться до 40-60% всех сброшенных шишек. Это приводит к накоплению здесь больших запасов органического вещества богатого элементами минерального питания (Глазов, Чернышев, 1979; Глазов, 1986).

Позвоночные-карпофаги, как правило, отделяют шишку от побега, механически разрушая ее ткани, чтобы достать семена. Срывая и сбрасывая шишки, животные уменьшают число полноценных семян, а их деятельность способствует росту ауксибластов в будущем году, что увеличивает массу хвои (Глазов и др., 1979; Глазов, 1985).

Женские стробилы — это видоизмененные побеги, и в них накапливаются большие запасы органических и минеральных веществ, которые на длительный срок выводятся из биологического круговорота (Лархер, 1978). Без воздействия животных шишки могут висеть на деревьях до 10-12 лет, где они постепенно разрушаются. Интенсивный опад шишек обычно происходит на 2-3 год после плодоношения и связан с механическим воздействием ветра и осадков. Длительное нахождение шишек на живых ветках ели сопровождается отмиранием годичных побегов в местах их прикрепления. Срывая и сбрасывая шишки, позвоночные животные косвенно способствуют росту годичных побегов на отдельных деревьях. Одновременно деятельность животных приводит к ускорению процессов деструкции тканей стробилов, попадающих на поверхность подстилки. Шишки, сброшенные животными в июне - июле, теряют за год около 40%, а сброшенные в августе —

только 18-20% своей первоначальной массы. Естественный опад шишек начинается обычно весной следующего года, а их полное разрушение происходит за 5-7 лет, что в 2-3 раза медленнее скорости разрушения шишек, сброшенных животными.

Позвоночные-карпофаги оказывают также прямое и косвенное влияние на численность и циклы развития насекомых-конобионтов. Деятельность позвоночных-карпофагов увеличивает смертность личинок насекомых-конобионтов в стробилах за счет разрушения их тканей и сбрасывания, что нарушает циклы развития и условия жизни большинства видов насекомых. За счет воздействия позвоночных животных увеличивается смертность активных личинок насекомых (конобионтов и коноксенов), а также личинок насекомых-конобионтов, находящихся в стадии диапаузы. Поэтому их деятельность по отношению к насекомым-карпофагам следует рассматривать как хищничество, которое играет важную роль в их конкурентных отношениях.

Кроме того, часть личинок насекомых погибает от прямого хищничества позвоночных-карпофагов. Многие птицы и млекопитающие, доставая семена из шишек, охотно поедают и личинок насекомых-карпофагов, предпочитая крупных гусениц шишковой огневки и пяденицы. В годы малых урожаев, когда число полноценных семян в шишках снижается, а плотность их заселения насекомыми резко возрастает, белка и клест-еловик специально отыскивают и поедают личинок насекомых, активно используя этот доступный и высококалорийный корм (Глазов, Чернышев, 1979).

В еловых лесах насекомые-конобионты и позвоночные-карпофаги представляют собой основных потребителей генеративных органов ели и главных конкурентов за этот важный пищевой ресурс. В годы небольших урожаев продукцию семян женских стробил используют преимущественно насекомые-карпофаги. В годы обильного плодоношения основными потребителями этого ресурса становятся позвоночные-карпофаги. Обе группы фитофагов имеют коэволюционные связи с кормовой породой, что нашло свое отражение в их образе жизни и особенностях динамики численности популяций. Деятельность всех групп потребителей генеративных органов ели тесно сопряжена с периодичностью плодоношения ельников, которая ограничивает рост численности популяций потребителей. В годы обильного плодоношения еловых древостоев все группы потребителей (насекомые и позвоночные-карпофаги) не способны уничтожить урожай семян, который служит основой естественного возобновления ели.

Средообразующая деятельность животных-карпофагов проявляется на всех стадиях продукционного процесса и оказывает существенное воздействие на процессы формирования первичной продукции генеративных органов ели. В годы малых урожаев деятельность животных становится одним из определяющих факторов этого процесса. Кроме того, животные-карпофаги и, прежде всего, насекомые-конобионты служат одним из механизмов регуляции синхронности циклов плодоношения еловых древостоев, поскольку их деятельность оказывает существенное воздействие на процесс накопления деревьями запасов пластических веществ.

**РОЛЬ ЖИВОТНЫХ В ЕСТЕСТВЕННОМ
ВОЗОБНОВЛЕНИИ ЕЛОВЫХ ЛЕСОВ**

В еловых лесах, как и в других типах темнохвойных лесов, высевание семян и массовое появление всходов возможны только при обильном плодоношении древостоев (Глазов и др., 1978; Владышевский, 1980; Siverrtown, 1980). Вылет семян из шишек — один из критически важных периодов в жизни многих обитателей еловых лесов. Большинство видов позвоночных-карпофагов лишаются запасов своего основного корма, который могут теперь использовать в основном неспециализированные потребители семян. В этот период семена ели становятся главной пищей для многих видов птиц, мышевидных грызунов и землероек. В еловых лесах наблюдается необычно высокая численность птиц, которые кормятся семенами. При высевании семян по снегу основную роль в их потреблении играют воробьиные птицы (чиж, чечетка, синицы, зяблик и др.), а после таяния снега, когда они уже находятся в подстилке, — лесные полевки и землеройки.

Все группы животных-карпофагов принимают участие в формировании грунтового запаса семян, хотя роль разных групп фитофагов неодинакова. Насекомые-конобионты оказывают основное воздействие на формирование продукции семян и мало влияют на мозаику их грунтового запаса, поскольку относительно равномерно заселяют шишки. В отличие от насекомых, позвоночные-карпофаги принимают активное участие в создании мозаики грунтового запаса семян (таблица 41; Глазов и др., 1978; Глазов, Чернышев, 1979; Чернышев и др., 1985).

Если вылет семян происходит весной, как это наблюдалось в 1974, 1979 и 1985 годах, то сразу после их высеваания структура семенного запаса выглядит следующим образом: на грунтовой запас приходится 75-80%, в «кислых» шишках остаётся 10-15%, а в шишках на деревьях находится 5-10% всех оставшихся семян. Причем семена, оставшиеся в шишках на деревьях, могут сохраняться здесь в течение многих месяцев (Глазов, 1985, 1986).

**Качественный состав и распределение грунтового запаса
семян в ельнике кисличном
(средние данные, экз./м² – июль 1974 г.)**

Место отбора проб	Запас	% запаса		
		Поврежденные	Недоразвитые	Нормальные
Под кронами	420	20	9	71
В «окнах»	229	13	7	80
На кормовых столиках белки	1795	41	24	35
Под «станками» дятла	865	22	32	46

В зависимости от величины урожая семян, а также его потребления различными группами животных соотношение между этими тремя категориями семян может существенно меняться. В годы обильного плодоношения грунтовой запас семян всегда составляет основную часть их общего запаса, что обеспечивает возможность успешного возобновления.

При обильном плодоношении, когда образуется большой грунтовой запас семян, значительная его часть уничтожается животными. Кроме семян, животные-фитофаги уничтожают или повреждают большое число всходов ели. В первый год жизни происходит наиболее интенсивное «прореживание» всходов ели животными-фитофагами. С мая по октябрь того же года от различных причин погибает 80-90% всходов, причем большинство из них имеют зоогенные повреждения (Глазов, 1985; таблицы 42-43).

Воздействие животных особенно заметно в растительных ассоциациях с мощной подстилкой и развитым травяным покровом. Менее подвержены элиминации сеянцы ели, произрастающие на минеральных субстратах (кострища, лесные дороги, корневые вывалы деревьев) и на древесных остатках (пни, стволы деревьев и кучи порубочных остатков).

В течение 5-6 месяцев после высевания семян позвоночные-семеноеды потребляют около половины их грунтового запаса. В течение года с момента образования грунтового запаса семян

различные виды животных уничтожают 90-95% семян и проростков, и только оставшаяся часть может дать начало возобновлению древостоя (таблицы 42-43).

Таблица 42

Динамика гибели всходов ели после обильного урожая 1973 г.

Тип ельника, парцелла	Количество всходов на м ²					% гибели	
	1974		1975		1976	1 год	2 года
	VII	IX	V	VII	VII		
<i>Ельник кисличный</i>							
Пристволовые повышения	52	26	20	16	4	77	95
Разнотравно- кисличная	70	40	29	16	0	77	100
Вейниково- кисличная	29	10	10	6	0	80	100
Вейниковая	20	10	0	0	0	100	100
Валеж (II стадия)	369	217	65	43	20	88	95
<i>Ельник зеленомошный</i>							
Зеленомошная	238	171	53	25	0	90	100
Мертвопокровная	371	496	87	35	0	93	100
Бруснично- зеленомошная	235	212	47	27	0	89	100
Валеж (II стадия)	240	190	84	42	15	83	94

Потребляя значительную часть проростков ели, животные-фитофаги принимают активное участие в формировании зоогенной мозаики пятен возобновления. Как правило, животные элиминируют сеянцы, попавшие в неблагоприятные условия роста и обреченные на гибель.

Сходные ситуации характерны для некоторых растительных ассоциаций или стадий экогенеза еловых лесов. Например, в ельниках зеленомошных естественное возобновление ели под пологом материнского древостоя не происходит, хотя здесь периодически наблюдается массовое появление всходов, которые погибают на 2-3 год жизни (Казанская и др., 1979).

Семена, попавшие в подстилку, служат пищей для мышевидных грызунов и землероек, в меньшей степени они уже используются птицами. Одновременно с поеданием животными семян происходит их прорастание, что снижает запасы доступного животным-фитофагам калорийного корма, но увеличивает возможность

использования ими зеленых кормов. Проростки ели охотно поедаются полевками (*Clethrionomys glareolus*, *G.rutilus*, *Microtus agrestis*), птицами и личинками некоторых видов насекомых (*Tipula sp.*, *Athous subfuscus* и др.).

Таблица 43

Воздействие животных-фитофагов на смертность всходов ели в двух типах ельников с мая по сентябрь 1974 г. % гибели

Тип ельника, парцелла	Факторы смертности		Общая гибель
	Фитофаги	Другие	
<i>Ельник кисличный</i>			
Пристволовые повышения	10	68	78
Разнотравно-кисличная	27	50	77
Вейниково-кисличная	70	10	80
Вейниковая	100	0	100
Валеж (I стадия)	0	90	90
Валеж (II стадия)	25	62	87
Валеж (III стадия)	-	10	10
<i>Ельник зеленомошный</i>			
Пристволовые повышения	0	90	90
Зеленомошная	60	30	90
Бруснично-зеленомошная	72	27	99
Мертвопокровная	20	70	90
Валеж (II стадия)	30	60	90

Образующийся грунтовый запас семян неоднороден по качеству и плотности. Число семян, попадающих на поверхность подстилки, зависит от многих факторов: структуры древесного полога, интенсивности плодоношения отдельных деревьев, скорости и направления воздушных потоков, средообразующей деятельности различных групп животных-фитофагов.

Насекомые-конобионты, которые относительно равномерно заселяют шишки на плодоносящих деревьях, могут сильно ограничить общее число полноценных семян в шишках, но оказывают незначительное воздействие на мозаику их грунтового запаса. Позвоночные-карпофаги, в отличие от насекомых, могут оказывать существенное воздействие на распределение семян под пологом леса. Например, на местах кормления белок и дятлов число полноценных семян на поверхности подстилки в 3-6 раз больше, чем на соседних участках, но за счет избирательности поедания

семян животными число полноценных семян здесь только в 2-3 раза больше, чем на других участках (таблица 41).

Большая роль принадлежит позвоночным-карпофагам и в создании запаса семян в «кислых» шишках, которые затем могут использовать многие виды животных. В первую очередь это относится к клестам, которые кормятся на обильно плодоносящих деревьях, создавая под ними большие скопления шишек с оставшимися в них семенами. Одновременно их деятельность частично препятствует участию этих деревьев в распространении семян в период их вылета. Запас семян в «кислых» шишках служит важным источником корма для многих видов позвоночных-семеноедов еловых лесов (Формозов, 1934, 1976). Часть неиспользованных животными семян сохранившихся в «кислых» шишках, может даже прорасти, давая начало возобновлению.

На первых этапах процесса возобновления число всходов ели зависит в основном от числа жизнеспособных семян, сохранившихся в подстилке к моменту их прорастания. При весеннем высевании и благоприятных условиях влажности подстилки большая часть семян дает всходы уже в начале июля. За этот период прорастает около 60% семян грунтового запаса. К октябрю прорастает уже около 80% семян, а остальные находятся в подстилке в стадии покоя.

Наблюдаются большие различия в характере появления всходов в разных типах еловых лесов. Наиболее рано и дружно появляются всходы из семян грунтового запаса в ельниках зеленомошных. В ельниках разнотравно-кисличных прорастание семян более растянуто во времени, а плотность всходов значительно варьирует, что связано со сложной структурой напочвенного покрова (таблица 42). В этих ельниках наиболее высокие начальные показатели плотности всходов отмечаются на участках с редким травяным покровом и на валеже. Это обстоятельство служит косвенным доказательством сложных конкурентных отношений всходов с растительностью напочвенного покрова еловых лесов, что было показано в ряде работ (Рысин, 1970; Карпов, Пугачевский, Трескин, 1983; Скворцова, Уланова, Басевич, 1983).

На третий год жизни большая часть всходов ели погибает, а оставшиеся растения могут дать начало новой генерации елового древостоя. Детальные учеты елового возобновления на трансектах показали, что большая часть елочек в возрасте 2-3 лет приурочена к гниющим древесным остаткам, что в первую очередь связано с отсутствием конкуренции со стороны травяно-кустарничкового и древесного яруса. Приуроченность подроста

ели к гниющей древесине отмечалась многими авторами, она особенно характерна для таежных лесов (Ткаченко, 1911; Ли Уэнь-хуа, Сюй Чженбан, 1961; Карпов, 1973; Соболева, 1975 и др.). Хороший рост сеянцев ели обеспечивается здесь органическими соединениями, высвобождающимися по мере разложения древесины, а также быстрым образованием микоризы. Кроме того, сеянцы, произрастающие на стволовом отпаде или валеже, не испытывают корневой конкуренции со стороны материнского древостоя, растений травяно-кустарничкового яруса и мхов.

В ельниках кисличных группы подроста чаще встречаются на осветленных участках в «окнах», образовавшихся на месте вывала старых деревьев, которые служат субстратом для укоренения новых поколений деревьев. Подрост заполняет образовавшиеся в древесном пологе «окна», что создает возможность формирования разновозрастных древостоев и приводит к смене их поколений.

Образованию групп подроста в «окнах» и на древесном отпаде косвенно способствует и деятельность животных-фитофагов, связанная с особенностями кормового поведения и пространственного распределения животных. Основными потребителями семян и проростков ели являются мышевидные грызуны, которые избегают кормиться на микроповышениях, где отсутствуют укрытия. Насекомые-фитофаги также редко повреждают сеянцы, выросшие на валеже, что связано с отсутствием здесь подстилки и контакта с почвой, где живут личинки этих видов насекомых. Таким образом, за счет целого ряда абиотических и биотических факторов сеянцы, растущие на валеже, получают лучшие условия для роста и развития.

Исследования, проводившиеся разными авторами в таежных ельниках, показали, насколько важен в естественном возобновлении древостоев древесный отпад, который служит органическим субстратом для новых поколений деревьев. В связи с этим очистка леса от валежа и древесного отпада может сопровождаться задержкой смен поколений древостоя.

Воздействие, которое оказывают фитофаги на грунтовой запас семян и всходы ели, зависит в основном от объема продукции семян древостоя и численности самих потребителей. В годы небольших урожаев семян (балл 2-3), когда большая часть урожая семян уничтожается животными еще на стадии их формирования, их грунтовой запас обычно не образуется, а если и образуется, то практически полностью уничтожается животными. Такая картина

особенно часто наблюдается при осеннем высевании семян ели в годы небольших урожаев. В этом случае даже незначительный осенний грунтовой запас семян способствует лучшей перезимовке, а иногда и подснежному размножению мелких млекопитающих, что мы наблюдали осенью и зимой 1977-78 гг.

Летом 1977 года ель плодоносила во всех типах леса, но урожай был небольшим (2-3 балла по Капперу). Большая часть семян ели была уничтожена насекомыми-конобионтами еще в шишках, а к августу в них оставалось не более 30-50% полнозернистых семян. Осень была очень теплой, с малым количеством осадков, что привело к раскрыванию шишек и вылету семян в сентябре. Семена, попавшие в подстилку, не прорастали из-за недостатка влаги, и их активно поедали животные. За осенне-зимний период, преимущественно мелкими млекопитающими было уничтожено 70-80% высыпающихся семян. Весной 1978 года семена грунтового запаса были уже почти полностью уничтожены животными, а всходы ели отмечались только в ельниках кисличных. В этих типах ельников всходы также были очень малочисленны. Вместе с тем, образование осеннего грунтового запаса семян хотя и не способствовало процессам возобновления ели, но создало благоприятные условия для зимовки мелких млекопитающих, у которых отмечалось интенсивное размножение. По сравнению с осенью 1977 года численность рыжей полевки возросла в 3-4 раза уже в июне - июле 1978 года во всех типах ельников, а обыкновенной бурозубки — в 1,5-3 раза (таблица 44).

При обильном плодоношении, когда образуется большой грунтовой запас семян, значительная его часть также потребляется животными. Если вылет семян происходит весной, то к лету следующего года животные уничтожают 70-80% из грунтового запаса. Кроме семян, животные-фитофаги съедают или повреждают большое число всходов ели. В первый год жизни происходит наиболее интенсивное их прореживание животными. С мая по октябрь от различных причин погибает 80-90% всходов, причем большинство из них имеют зоогенные повреждения (таблица 43). Воздействие животных-фитофагов особенно заметно в микроассоциациях с мощной подстилкой и развитым травяным покровом. Менее подвержены зоогенной элиминации сеянцы ели, произрастающие на минеральных субстратах (кострища, лесные дороги, вывороты деревьев и пр.) и на микроповышениях (пни, валеж и др.).

Потребляя значительную часть продукции проростков, живот-

ные-фитофаги принимают активное участие в формировании зоогенной мозаики пятен возобновления в еловых лесах. Животные, как правило, элиминируют в первую очередь проростки и сеянцы, попавшие в неблагоприятные условия роста и обреченные на гибель. К такой категории относятся сеянцы, растущие под материнским пологом, где их рост невозможен из-за сильной корневой конкуренции (Карпов, 1969).

Сходные ситуации наблюдаются как в отдельных микроассоциациях, так на некоторых стадиях экогенеза еловых лесов (Разумовский, 1981 и др.). Например, в ельниках зеленомошных естественное возобновление под пологом материнских деревьев не происходит, хотя здесь периодически может наблюдаться массовое появление всходов ели. Эти всходы полностью погибают уже на второй - третий год жизни. Поэтому уничтожение их животными следует рассматривать как наиболее эффективный путь использования этой первичной продукции в данных типах еловых лесов.

Естественное возобновление ели под собственным пологом происходит на Валдае только в субклимаксных ельниках кисличных и близких к ним по стадии экогенеза типах леса. Здесь особенно заметна роль животных-фитофагов в естественном возобновлении ели, а механизм биотической регуляции этого процесса проявляется наиболее отчетливо. В годы обильного плодоношения, даже при осеннем высевании семян, что на северо-западе европейской части России наблюдается довольно редко, животные-фитофаги не могут полностью уничтожить весь грунтовой запас семян (Глазов, Чернышев, Попов, Шварц, 1985). Это обстоятельство связано с динамикой численности мышевидных грызунов и землероек как основных потребителей семян и проростков ели в лесной подстилке. Пики численности основных потребителей семян не совпадают с периодами образования грунтового запаса семян и их массового прорастания (таблица 44). Периодичность плодоношения препятствует образованию многолетних популяций этих потребителей с высокой численностью. Результатом такого взаимодействия между породой-эдификатором и животными-фитофагами, потребителями грунтового запаса семян, служит образование новых поколений деревьев.

Исследования динамики появления и причин отмирания всходов показали, что фитофагам принадлежит важная роль в снижении внутривидовой конкуренции между сеянцами и появлении отдельных групп подроста. На первых стадиях смены поколений деревьев деятельность фитофагов служит

одним из главных факторов регуляции численности ювенильных растений. В субклимаксных ельниках поступление большого числа семян под полог материнских деревьев не приводит к изменениям в структуре древесного яруса, поскольку процессы элиминации семян и всходов здесь наиболее интенсивны. Образование жизнеспособных групп подроста обеспечивается за счет периодичности плодоношения эдификатора с образованием избыточной продукции семян, которую не могут полностью уничтожить животные-фитофаги, поскольку периоды их максимальной численности не совпадают с периодами высоких урожаев.

Таблица 44

Динамика почвенного запаса семян* и численности доминирующих видов мелких млекопитающих в ельнике кисличном в 1973-80 гг.**

Год	Балл Кашера	Период выпадения семян	Почвенный запас семян, г/м ²	Рыжая полевка	Обыкновенная бурозубка
1973	5	Май - ноябрь	1,80	4,5	1,5
1974	-	-	1,00	2,0	1,0
1975	3	Не выпали	0,50	8,6	9,0
1976	-	-	-	0,5	0,2
1977	2	Осень	0,30	2,6	2,6
1978	5	Весна	0,04	27,5	7,7
1979	-	Май - июнь	5,12	5,3	6,7
1980	5	-	1,00	2,7	6,0

*Периоды определения почвенного запаса семян: 1974-75 - июль, 1979 - август, 1980 - июнь.

**Число зверьков на 100 ловушко-суток в июле - августе.

Успешное возобновление ели во вторичных насаждениях (березняки, сосняки и др.) в меньшей степени связано с деятельностью животных (Казанская, Соболева, Тишков, 1979). Это определяется перестройками всей функциональной структуры сообществ и связей между их компонентами. Если эти изменения оказывают существенное влияние на динамику численности основных групп потребителей семян и проростков ели, то деятельность животных может препятствовать естественному возобновлению.

**ВЛИЯНИЕ ПЕРИОДИЧНОСТИ ПЛОДОНОШЕНИЯ
НА ПЕРВИЧНУЮ ПРОДУКЦИЮ ЕЛОВЫХ ЛЕСОВ И ПОТОК
ЭНЕРГИИ ЧЕРЕЗ ФИТОФАГОВ**

Одной из особенностей продукционного процесса еловых лесов служит периодичность плодоношения древесного яруса, что оказывает большое влияние на структуру первичной продукции и многие функциональные связи в экосистеме.

В первую очередь плодоношение отражается на продукции ауксипластов, поскольку их количество сокращается, а масса однолетней хвои уменьшается. Заметное снижение продукции однолетней хвои происходит уже в вегетационный сезон, предшествующий обильному плодоношению, когда закладываются цветочные почки. В эти годы однолетняя хвоя составляет всего 80% от ее массы в обычные годы. Развитие на деревьях генеративных органов сопровождается еще более заметным снижением массы однолетней хвои. На деревьях, формирующих обильный урожай, продукция хвои снижается на 60-70%, при среднем урожае на 40-50%, а при слабом плодоношении на 20-30% по сравнению с годами неурожая, исключая и годы закладки цветочных почек.

Таким образом, в годы обильного плодоношения, с учетом неодинаковой способности деревьев к формированию продукции генеративных органов, общая продукция однолетней хвои снижается в среднем наполовину. Отметим, что близкие соотношения динамики продукции хвои в многолетних рядах были получены и другими авторами, проводившими свои исследования в южной тайге, хотя они и не связывали это явление с плодоношением деревьев (Смирнов, 1971; Алексеев и др., 1973).

Сокращение массы однолетней хвои происходит не только в урожайный год, но и в годы, предшествующие плодоношению, когда закладывается большое количество генеративных почек. Поэтому в годы обильного плодоношения деревья имеют наименьшую массу 1-2-летней хвои, которая обладает самой высокой фотосинтетической активностью. В ряде работ было показана-

но, что снижение массы молодой хвои стимулирует более высокую фотосинтетическую активность многолетней хвои, но эта компенсаторная реакция деревьев не может полностью восполнить потери первичной продукции, связанные со снижением массы молодой хвои (Kramer, Kozlowski, 1960; Larcher, 1976). Поэтому в годы обильного плодоношения, когда значительная часть пластических веществ идет на построение генеративных органов, происходит уменьшение массы как ауксибластов, так и древесины. В эти годы у деревьев ели потери прироста древесины по радиусу ствола достигают 25-40%, а в первый год после обильного плодоношения — 20-25% (Данилов, 1953; Holmgaard, 1955). Наши многолетние наблюдения на Валдае показали, что у деревьев ели, формирующих большую массу генеративных органов, прирост стволовой древесины уменьшается в среднем на 20-25% по сравнению с предыдущим годом.

Снижение прироста древесины происходит неравномерно по окружности ствола дерева, что связано с пространственным распределением генеративных органов в кроне. Как правило, у ели большая часть генеративных органов сосредоточена на южной и западной стороне кроны, где и происходит более заметное снижение прироста древесины (Chalupka, Giertuch, 1975; наши данные). Неравномерность в сложении ежегодно откладываемых слоев древесины обусловлена также физиологическими особенностями роста деревьев. У хвойных пород ежегодно откладываются слои ранней и поздней древесины. Ранняя древесина образуется за счет запасных пластических веществ и активности многолетней хвои, тогда как поздний слой формируется за счет фотосинтеза молодой хвои (Вангин, 1949; Kozlowski, Peterson, 1962 и др.).

В годы обильного плодоношения у деревьев происходит слабое развитие именно поздней древесины, что связано с уменьшением массы молодой хвои и ограниченным снабжением камбия пластическими веществами (Данилов, 1953; Глазов, 1985). При этом прирост древесной массы снижается не только по радиусу ствола и ветвей, а затрагивает все органы дерева, обладающие камбиальной активностью. Общие потери прироста древесной массы плодоносящих деревьев прямо пропорциональны массе формируемых деревом генеративных органов. В первом приближении можно считать, что у ели синтез 1 кг генеративных органов сопровождается потерей примерно 3 кг древесной массы (Chalupka, Giertuch, 1975). Таким образом, формирование большого урожая генеративных органов требует от деревьев ели также больших

затрат внутренних ресурсов, что отражается на структуре первичной продукции.

В годы обильного плодоношения, когда в формировании продукции генеративных органов принимает участие большая часть деревьев, их продукция достигает 900-1000 кг/га в сухом весе, что соответствует потере примерно 2700-3000 кг/га древесины при одновременном снижении массы хвои и побегов.

В условиях южной тайги ельники обильно плодоносят каждые 3-5 лет. В соответствии с этой периодичностью меняется и структура первичной продукции древесного яруса. Менее значительные изменения в структуре первичной продукции ельников происходят и при низких урожаях (2-3 балла), когда формируется небольшая продукция генеративных органов.

Изучение многолетней динамики продукционного процесса в еловых лесах Валдая позволило получить сведения о структуре первичной продукции этих лесов в обычные годы и в годы обильного плодоношения. Мы использовали как собственные, так и литературные данные о соотношении отдельных элементов прироста деревьев (Смирнов, 1961, 1971; Факторы регуляции., 1983; Leikola, 1969).

Как мы уже отмечали, в обычные годы средний уровень первичной продукции в 100-летних ельниках Валдая составляет около 1300-1400 г/м²/год. За счет древесного яруса формируется 92-96% всей созданной экосистемой продукции. На прирост древесины или консервативной части биомассы приходится около 75% первичной продукции, а вновь образованная зеленая масса составляет не более 20% всей продукции. Полученные показатели соотношения структурных характеристик прироста деревьев очень близки у многих типов еловых лесов южной и средней тайги (Смирнов, 1971; Ватковский, Гришина и др., 1974; Глазов, 1986; Базилевич, Гребенчиков, Тишков, 1986).

В ельниках в годы обильного плодоношения происходят существенные структурные перестройки продукции древесного яруса. Они затрагивают все органы деревьев, связанные с фотосинтезом или камбиальной активностью. В эти годы общая масса прироста древесного яруса уменьшается в среднем на 20-25%, а первичная продукция для 100-летних ельников снижается до 1000-1200 г/м²/год.

В сезон плодоношения большая часть пластических веществ расходуется на формирование генеративных органов деревьев. Поскольку одновременно происходит снижение массы молодой

хвои, часть расходуемых деревьями пластических веществ используется из накопленного резерва. Происходит перераспределение продукции между разными структурными элементами прироста деревьев, что позволяет сформировать большую массу генеративных органов, которая достигает 10% от всей первичной продукции еловых лесов. Все эти изменения затрагивают только древесный ярус и практически не отражаются на продукции подчиненных ярусов еловых лесов.

Известно, что в спелых лесах, в том числе и в ельниках, уровень первичной продукции длительное время поддерживается на относительно постоянном уровне. Поэтому изменения в структуре их первичной продукции могут быть в первую очередь связаны с неодинаковыми энергетическими затратами деревьев на образование разных структурных элементов прироста. В связи с этим более правильно определять первичную продукцию экосистем не в весовых, а в энергетических показателях (Duvigneaud, 1974).

На основе средних данных о калорических эквивалентах разных элементов первичной продукции еловых лесов были определены энергетические параметры первичной продукции для высокопродуктивного ельника кисличного в возрасте 100 лет.

При расчете первичной продукции на основе ее калорийности разница между продукцией древостоя в обычный и урожайный год хотя и сохраняется, но становится менее существенной, поскольку генеративные органы имеют повышенную калорийность (таблица 45).

Периодические изменения в структуре продукции древесного яруса, столь характерные для еловых лесов, отражаются на многих процессах, связанных с их функционированием. Первыми реагируют на эти изменения животные-фитофаги, чья деятельность непосредственно связана с использованием первичной продукции.

К основным потребителям фитомассы еловых лесов относятся насекомые-хвоееды, насекомые-конобионты и позвоночные фитофаги. Последние могут использовать в пищу не только семена ели, но и растительность нижних ярусов леса. Гораздо меньшее значение в еловых лесах имеет деятельность насекомых-фитофагов, обитающих на растениях напочвенного и мохового покрова. В вегетационный сезон, следующий за годом обильного плодоношения, становится важной деятельность фитофагов, поедающих семена ели и её проростки.

**Использование фитофагами годичного прироста древесного
яруса в ельнике кисличном (100 лет) в разные по
урожайности годы**

Фракция древостоя	Продукция		Использовано фитофагами	
	кг/га	ккал/га	ккал/га	%
<i>Неурожайный год</i>				
Хвоя и побеги	4000	20800	1040	5
Древесина и кора	7000	33600	0	0
Корни деревьев	2300	11040	220	2
Шишки	-	-	-	-
Пыльники	-	-	-	-
Семена	-	-	-	-
Всего:	13300	65440	1260	2
<i>Урожайный год</i>				
Хвоя и побеги	2600	13520	1365	10
Древесина и кора	4900	23520	0	0
Корни деревьев	1700	8160	245	3
Шишки	800	4320	1080	25
Пыльники	90	540	54	10
Семена	70	525	470	90
Всего:	10160	50585	3214	6

В спелых еловых лесах в годы отсутствия плодоношения древостоя, когда ельники формируют максимальную продукцию хвои и побегов, потребление фитофагами (консумпция) зеленой фитомассы не превышает 4-5% от ее чистой первичной продукции и составляет около 0,8-1 млн. ккал/га/год. Прямое потребление зеленой фитомассы насекомыми-хвоеедами не превышает 2% от всей первичной продукции еловых лесов. При этом косвенные потери первичной продукции могут быть несколько больше, но они полностью компенсируются древостоем за счет дополнительного прироста зеленой массы. Продукцию фитомассы, формирующейся деревьями за счет компенсаторных реакций, определить

практически невозможно, поскольку общие зоогенные потери прироста очень малы.

Растительоядные насекомые кроме однолетней используют в пищу и многолетнюю хвою, но ее потребление, по нашим многолетним наблюдениям, не превышает 2-3% от ее запаса, что не может оказать заметного воздействия на продукционный процесс.

Основные потребители генеративных органов ели в эти годы малочисленны, многие из них неактивны или входят в состав трофических сетей других экосистем. Например, насекомые-конобионты переживают неблагоприятный период в стадии личиночной диапаузы, а позвоночные-карпофаги используют замещающие корма или мигрируют в другие биотопы или районы распространения еловых лесов, где имеется доступный им урожай семян. В эти годы животные-фитофаги играют незначительную роль в переносе вещества и энергии по трофическим цепям, а их деятельность носит в основном регуляторный характер; это связано с их участием в формировании структуры прироста и поддержании устойчивых трофических связей в экосистеме.

Поток энергии на уровне всех консументов первого порядка в эти годы достигает 1,1-1,8 млн. ккал/га/год в разных ельниках, что составляет всего 2-3% от первичной продукции экосистем. Если учитывать использование фитофагами только наиболее доступной им части продукции зеленой фитомассы, то доля ее потребления может возрасти до 7-8% в год.

Другая ситуация складывается в еловых лесах в годы обильного плодоношения, когда поток энергии через фитофагов возрастает в основном за счет потребления ими генеративных органов ели. В эти годы консумпция составляет 3,5-4 млн. ккал/га/год. По отношению к средним значениям чистой первичной продукции, которая в спелых ельниках в эти годы составляет 1000-1200 г/м²/год, или 54-70 млн. ккал/га/год, ее потребление фитофагами увеличивается примерно в 2-3 раза и достигает 5-7% в год. При этом использование доступной фитофагам фитомассы может составлять 20-23% по отношению к продукции хвои и 60-90% от продукции семян ели.

Полученные данные о размерах потребления фитофагами первичной продукции во многом сходны с оценками консумпции, полученными для других типов лесных экосистем умеренного пояса (Grodzinski, 1971; Petruszewicz and Grodzinski, 1975). Существенные отличия состоят только в том, что в еловых лесах фитофаги могут периодически более полно использовать доступ-

ную им первичную продукцию. Периоды повышенной трофической активности фитофагов совпадают с годами обильного плодоношения древостоев. Тогда роль фитофагов в переносе вещества и энергии по трофическим цепям становится более заметной, также как и их средообразующая деятельность в еловых лесах.

На протяжении длительных периодов жизни еловых лесов потребление животными-фитофагами первичной продукции находится в динамическом равновесии с ее созданием продуцентами. Такое равновесие проявляется в многолетней динамике продукционного процесса и численности основных потребителей вегетативных и генеративных органов древостоя. Деятельность животных не нарушает продукционный процесс, а поддерживает оптимальный уровень продуктивности экосистем. Особенно ярко это проявляется в многолетней динамике биопродукционного процесса, обусловленного периодичностью плодоношения древостоев. Она наблюдается синхронно на больших территориях, что связано с климатическими циклами.

**РОЛЬ ГЕТЕРОТРОФНЫХ ОРГАНИЗМОВ В ПРОЦЕССАХ
ДЕСТРУКЦИИ МЕРТВОГО ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА**

В жизни и развитии наземных экосистем важное место занимают как процессы создания первичной и вторичной продукции, так процессы и ее разрушения и вовлечения в малый биологический круговорот. По соотношению этих процессов можно судить об особенностях функционирования отдельных сообществ.

В наземных экосистемах скорость разрушения мертвого органического вещества обычно меньше скорости продуцирования. За счет разности в скоростях этих процессов возможно создание структур сообществ и накопление ими запасов органического вещества. В то же время нормальное функционирование большинства из них невозможно без разрушения части созданного органического вещества, что немаловажно для их жизни и развития. В результате процессов ресинтеза осуществляются энергетические и химические превращения, за счет которых поддерживается биологический круговорот в экосистемах.

В наземных экосистемах большая часть созданного живого органического вещества, которое представлено здесь преимущественно фитомассой, мало используется фитофагами. Особенно это заметно в лесных экосистемах, где созданное органическое вещество, минуя «пастбищные» цепи, используется для построения сложных структур растительных сообществ, поступая затем к редуцентам. Даже в таких «выпасаемых» экосистемах, как африканские саванны, американские прерии или азиатские степи, фитофаги используют не более 60% от надземной продукции растительности (Нечаева, 1954, 1980; Одум, 1975; Абатуров, 1980; Duvigneaud, 1974; McNaughton, 1979). При этом значительная часть первичной продукции, пройдя через пастбищные цепи, поступает в детритный цикл в виде продуктов метаболизма животных (моча, экскременты) или их трупов.

Использование первичной продукции фитофагами в лесах еще более ограничено, чем в травянистых сообществах. Это связано с преобладанием древесных растений, ткани

которых мало доступны для большинства групп консументов. В широколиственных лесах использование фитофагами первичной продукции составляет всего 3–4% в год. В темнохвойных лесах эта величина может периодически меняться от 2–3% до 5–6% в год (Риклефс, 1979; Уиттекер, 1980; Глазов, 1985). Все оставшееся органическое вещество поступает в детритный цикл, который является завершающей стадией превращения вещества в малом биологическом круговороте.

В природных экосистемах существуют два основных пути превращения мертвого органического вещества и вовлечения его в малый биологический круговорот — абиотический и биотический. Эти два процесса дополняют друг друга, хотя их роль и значение в разных природно-климатических условиях и на отдельных стадиях развития сообществ может существенно меняться. Каждый из них может играть основную или второстепенную роль.

К абиотическим процессам разрушения органического вещества можно отнести выщелачивание, пожары, воздействие солнечной радиации, тепла и газов атмосферы (Кравков, 1908; Злотин, 1979; Андерсон, 1985; Покаржевский, 1985; и др.). Несмотря на широкое распространение абиотических процессов деструкции, последние не играют определяющей роли в жизни большинства природных экосистем, где основная часть мертвого органического вещества разрушается гетеротрофными организмами. Биотический путь деструкции обеспечивает более экономное использование энергии и питательных веществ, созданных экосистемой, формируя сложные трофические цепи, состоящие из различных групп организмов. При этом не нарушается структура и функционирование сообществ, а питательные вещества вновь могут поступать в биологический круговорот (Уиттекер, 1980; Olson, 1963).

Доминирование абиотических процессов в деструкции органических остатков характерно для экосистем со слабо развитой биотой. Абиотические факторы деструкции могут играть важную роль в высокогорьях и пустынях, а также в степных и лесных экосистемах при пожарах. В других случаях преобладают биотические процессы деструкции, которые действуют совместно с абиотическими факторами (инсоляция, температура, выщелачивание и др.).

В отличие от абиогенных процессов, которые сопровождаются выделением энергии в окружающую среду (пожары) или ее поглощением (фотохимические реакции) с образованием простых химических соединений, для биогенного разложения характерно

многоступенчатое использование энергии химических связей органических соединений. Для полного биологического разрушения любого органического вещества необходим целый комплекс редуцентов, сменяющих друг друга во времени (Стриганова, 1975; Чернова, 1977; Гиляров, Стриганова, 1978; Swift, Heal, Anderson, 1979).

Климатические условия, а также структура фитомассы во многом определяют скорость и пути трансформации мертвого органического вещества в наземных экосистемах. Скорость процессов разложения зависит в основном от таких важных климатических показателей, как сумма солнечной радиации, количество и распределение осадков во времени, температурный режим почв и др. (Мина, 1957; Micola, 1960; Shanks, Olson, 1961; Olson, 1963). Однако влияние климата может в значительной степени трансформироваться в зависимости от местных факторов, изменяющих условия накопления и разложения растительных остатков. Существенное воздействие на этот процесс оказывает рельеф, характер почвообразующей породы, а также особенности водного режима и аэрации почв (Александрова, Люжин, 1966; Коротков, Новицкий, 1969; Мирошниченко, 1973). Скорость деструкции зависит и от растительного покрова, создающего под своим пологом собственный микроклимат, а также от химизма поступающего сюда опада (Мина, 1957; Чернобай, Царик, 1976).

Влияние растительного покрова на скорость разложения опада бывает столь существенным, что в близких растительных ассоциациях (парцеллах) скорость этих процессов может перекрывать такой же показатель для соседних экосистем. Особенно заметно эти процессы проявляются в лесных экосистемах (Соколов, Карпова, 1965; Чагина, 1968; Носова, Дылис, 1972). При этом главная роль в изменении условий деструкции опада принадлежит древесному пологу, который определяет его распределение и формирует микроклимат (Карпачевский, Киселева, 1968; Холопова, 1977).

Таким образом, в пределах сообщества разнообразие форм мезо- и микрорельефа, свойств почвообразующей породы и характера растительного покрова обуславливает локальные различия в характере и скорости протекания процессов разложения растительных остатков.

Исследование процессов деструкции в лесных таежных экосистемах начаты давно и были посвящены в основном определению скорости разложения листового опада или его фракций в разных типах леса (Кошельков, 1964). Об интенсивности этих процессов судили по опадо-подстилочному коэффициенту,

представляющему собой отношение запаса подстилки к ее среднегоднечному поступлению в экосистему (Родин, Базилевич, 1965).

В подзоне хвойно-широколиственных лесов и в южной тайге европейской части России этот коэффициент меняется в пределах от 3 до 10 в зависимости от типа леса. По величине данного коэффициента можно судить о скорости процессов переноса мертвого органического вещества из подстилки в почву. В спелых еловых лесах Валдайской возвышенности среднее время этого переноса составляет 3-5 лет, что говорит о накоплении значительных запасов подстилки (Глазов, 1979; Гришина, Владыченский, 1979).

В спелых ельниках запасы подстилки достигают в разных типах еловых лесов от 15 до 32 т/га сухой массы. Самые высокие показатели запасов подстилки отмечены для ельников чисто зеленомошных, а минимальные — для ельников кисличных и неморальных. Ежегодное поступление опада в разных типах одновозрастных и сходных по полноте ельниках существенно не меняется. Поэтому большая разница в запасах подстилки между этими типами леса связана в основном с неодинаковой скоростью ее разрушения. Для разных возрастных стадий древостоя в пределах одного типа леса характерны закономерные изменения в составе и массе формируемого опада. В спелых ельниках обычно наблюдаются сезонные и многолетние флуктуации этих показателей, что связано с многолетней динамикой жизни этих сообществ (Гришина, Владыченский, 1979; Глазов, 1986).

В спелых ельниках изменения в количестве и структуре опада определяются климатическими циклами, сезонной жизнью сообществ, продолжительностью жизни хвои и периодичностью плодоношения деревьев (Мелехов, 1957; Паршевников, 1957; 1962; Дмитриев, 1963; Смирнов, 1964, 1977; Глазов, Тишков, 1976; Глазов, 1979).

В еловых лесах мертвое органическое вещество, поступающее в детритные цепи питания, состоит преимущественно из растительных остатков, представленных древесным и корневым опадом, а также отмершими растениями напочвенного яруса. Основу опада составляет хвойный опад ели, который помимо органических соединений богат элементами минерального питания, что делает его особенно привлекательным для редуцентов (Edwards, Heath, 1963; Edwards, Reichle, Grossley, 1970).

Состав хвойного опада в разных типах одновозрастных ельников примерно одинаков. Большую его часть составляет хвоя (60%), ветки (16%) и шишки (8%) ели. Соотношение фракций хвойного опада существенно меняется только в годы обильного плодоношения деревьев, когда в его составе резко возрастает доля генеративных органов (семена, шишки, пыльники). Масса опада зависит от прироста фитомассы и климатических условий вегетационного периода. В ряде работ было показано, что масса опада — величина менее постоянная по сравнению с приростом древесины (Смирнов, 1971; Малишевская, 1973).

Кроме хвойного древесного опада в подстилку поступают эпифитные лишайники, остатки мхов и растений травяно-кустарничкового яруса. В некоторых типах ельников велика доля опада лиственных деревьев, которые входят в состав древесного полога. В условиях Валдая наиболее однородные условия накопления и разложения подстилки характерны для ельников чисто зеленомошных. В ельниках разнотравно-кисличных и неморальных запас подстилки и ее состав менее однороден в разных типах растительных ассоциаций, что связано с наличием более разнообразных условий ее образования и накопления под пологом леса. Здесь много остатков растений приземного яруса и листьев деревьев (Гришина, Владыченский, 1979; Глазов, 1985).

Существенная роль в создании условий накопления и разложения опада принадлежит мезо- и микрорельефу, а также растительности почвенного покрова. За счет всех этих факторов в каждой растительной ассоциации создаются свои условия накопления и разрушения подстилки. Все это оказывает влияние на распределение и активность различных групп редуцентов. В еловых лесах в их состав входят грибы, бактерии и различные группы беспозвоночных животных. Среди сапрофильного комплекса беспозвоночных особенно многочисленны энхитреиды, панцирные клещи, коллемболы, дождевые черви и личинки двукрылых.

Интенсивность деструкционных процессов находится в тесной связи с абиотическими условиями среды, а также составом и активностью редуцентов. Вычленив влияние одного фактора или группы редуцентов из общего процесса практически невозможно. Поэтому приходится использовать интегральные показатели, к которым можно отнести среднесуточные данные по соотношению массы опада и подстилки, а также результаты опытов по разложению опада (таблица 46).

Скорость минерализации опада на сетках в двух типах ельников (средние данные за 5 лет), % потери массы

Тип ельника, вид опада	Срок экспозиции	
	1 год	2 года
<i>Зеленомошный</i>		
Хвоя	30	40
Веточки ели	12	20
Шишки	8	10
Мхи	12	22
Лишайники	42	74
Смешанный опад	22	32
<i>Разнотравно-кисличный</i>		
Хвоя	34	44
Веточки ели	16	20
Шишки	8	12
Листья злаков	32	80
Листья березы	28	42
Листья рябины	52	83
Смешанный опад	32	41

В ельниках чисто зеленомошных, где лиственной опад преимущественно, состоит из хвойного опада, скорость его минерализации невысока. За первый год разрушается примерно 30% опавшей хвои, а более крупные фракции (веточки, шишки) минерализуются медленнее. В течение второго года разрушается до 40% от первоначальной массы хвои. При этом смешанный опад разрушается медленнее, т. к. за первый год его масса уменьшается всего на 20-22%, а на втором году экспозиции скорость деструкции замедляется.

В ельниках разнотравно-кисличных и неморальных, где в подстилку поступает большое количество опада листьев трав, кустарничков и деревьев, условия его минерализации более благоприятны. Этот опад содержит больше водорастворимых и питательных веществ и быстрее подвергается разложению и гумификации. В этих процессах активную роль играют не только грибы и микроорганизмы, но и беспозвоночные сапрофаги. Особенно заметно участие почвенных сапрофагов в минерализации листьев деревьев и трав. В ассоциациях с хорошо развитым

травяным покровом масса почвенных сапрофагов максимальна, а запасы подстилки минимальны.

Проведенные нами многолетние работы по изучению процессов деструкции подстилки, а также анализ материалов других авторов показал, что скорость минерализации листового опада в близких типах еловых лесов южной тайги — величина относительно постоянная. В спелых субклимаксных ельниках кисличных ежегодно вовлекается в круговорот 30-35% свежего опада (Карпачевский, 1973; Малишевская, Титов, 1977; Гришина, Владыченский, 1979; Глазов, 1979). При этом потери в массе различных фракций могут существенно изменяться, составляя от 8-10% до 90-100% в течение одного года. Особенно быстро минерализуются животный (трупы, экскременты) и зоогенный травматический опад. Поступление зоогенного травматического опада связано с деятельностью животных-фитофагов и особенно заметно при их высокой численности (таблица 47).

Таблица 47

Скорость минерализации зоогенного опада на сетках в двух типах ельников, % потери массы

Тип ельника, вид опада	Срок экспозиции с 01.07.77	
	4 мес.	1 год
<i>Зеленомошный</i>		
Годичный прирост ели	34	92
Шишки ели	32	50
Экскременты лося	75	85
Экскременты полевки	100	-
<i>Разнотравно-кисличный</i>		
Годичный прирост ели	45	100
Шишки ели	40	60
Вейник	82	100
Экскременты лося	76	92
Экскременты полевки	100	-

Наблюдения на постоянных пробных площадях показали, что поступление зоогенного опада резко возрастает в годы обильного плодоношения еловых древостоев, что связано с увеличением численности популяций позвоночных-карпофагов и их средообразующей деятельностью.

Изоляция основных фракций опада от различных групп

почвенных беспозвоночных сапрофагов с помощью капроновых мешочков показала, что в различных вариантах опытов скорость разрушения опада практически не менялась. Полученные результаты свидетельствуют об исключительно важной роли в процессах деструкции грибов и микроорганизмов, составляющих в еловых лесах основу трофических цепей. Проведенные многолетние эксперименты показали, что только за счет воздействия комплекса почвенных грибов и микроорганизмов в сочетании с абиотическими факторами (выщелачивание и пр.) ежегодно в ельниках вовлекается в биологический круговорот до 80% от всей массы поступающего опада. Воздействие комплекса беспозвоночных происходит совместно с микроорганизмами и наиболее активно проявляется в ускорении процессов разложения опада трав, листьев деревьев и кустарничков, лишайников (таблица 48).

Таблица 48

Минерализация опада в ельнике разнотравно-кисличном в капроновых мешочках с ячейками разного диаметра, % потерь массы за год

Вид опада	Диаметр ячеек, мм		
	5,0	1,0	0,05
Хвоя многолетняя	27,2±1,1	30,0±2,0	-
Хвоя однолетняя	59,1±3,5	62,2±2,0	-
Веточки ели	14,3±2,0	16,1±1,2	19,2±2,5
Лишайники	43,1±1,6	40,3±2,0	23,0±2,0
Листья вейника	58,5±6,0	56,0±4,5	41,0±5,1
Мхи зеленые	-	18,3±3,0	20,1±2,3
Листья березы	67,0±6,3	54,0±7,1	32,0±4,0
Листья рябины	75,0±11,0	62,0±9,4	46,0±5,1

В еловых лесах основная масса мертвых растительных остатков поступает на поверхность подстилки, а другая ее часть в виде отмерших корней остается в почве. В ельниках наиболее насыщены корнями верхние почвенные горизонты и подстилка, где и происходят основные процессы их отмирания и разложения. Особенно большое значение в обогащении почвы органическим веществом имеет отпад мелких корней ели и растений травяно-кустарничкового покрова (Орлов, Мина, 1962; Паршевников, 1962). В настоящее время оценить вклад мелких корней в общий поток органического вещества в почве не представляется возможным,

поскольку не проводилось специальных работ по определению скорости нарастания и отмирания этой части фитомассы. Можно только сказать, что масса отмирающих мелких корней должна быть достаточно большой, поскольку они обладают высокой скоростью роста при малой продолжительности их жизни в почве.

В основных типах еловых лесов Валдая скорость минерализации тонких корней ели, кустарничков и трав (диаметр около 1 мм) неодинакова. Наиболее интенсивно процессы разложения проходят в разнотравно-кисличных и неморальных ельниках, а в ельниках зеленомошных и долгомошных они заторможены (таблица 49).

Таблица 49

Минерализация корней в капроновых мешочках с ячейками разного диаметра, % потерь массы за год

Тип ельника, вид опада	Диаметр ячеек, мм		
	5,0	1,0	0,05
<i>Разнотравно-кисличный</i>			
Корни ели	24±5,2	25±3,0	20±4,0
Корни кустарничков	43±3,5	47±4,0	13±5,2
Корни злаков (вейник)	22±4,1	24±3,1	32±2,5
<i>Зеленомошный</i>			
Корни ели	20±3,0	18±4,2	18±4,2
Корни кустарничков	32±2,5	30±5,1	10±3,1

Среди мелких фракций корней быстрее происходит разрушение корней кустарничков (черника, брусника), а медленнее разлагаются корни ели и злаков. Характерно, что ведущую роль в минерализации корней играют микроорганизмы. При этом среднее время разрушения тонких корней (диаметр 1-3 мм) сопоставимо с периодом минерализации листового опада.

Опыты по изучению скорости минерализации листового и подземного опада при его изоляции от различных групп редуцентов убедительно показали доминирующую роль грибов и бактерий в переработке мертвого органического вещества в еловых лесах (таблица 50). Участие в этих процессах сапрофильного комплекса почвенных беспозвоночных особенно заметно в субклимаксных ельниках кисличных, где наблюдается высокая численность и биомасса почвенных беспозвоночных.

Ведущая роль грибов и бактерий в детритном цикле экосистем еловых лесов подтверждается также результатами опытов по

определению скорости разложения клетчатки. Известно, что клетчатка составляет до 30-40% от массы растительных остатков, а скорость ее минерализации может служить одним из интегральных показателей интенсивности процессов разложения в экосистемах (Виноградский, 1952; Имшенецкий, 1953). Разложение клетчатки осуществляется главным образом сапрофильными микроорганизмами, что позволяет получать сравнимые результаты активности этого комплекса для разных типов экосистем (Злотин, Чуканова, 1973).

Таблица 50

Участие биотических факторов в минерализации листового опада в ельнике разнотравно-кисличном, % от общей потери массы за год

Биотический фактор	Вид опада	
	Хвоя	Злаки и кустарнички
Микроорганизмы	80-90	70-80
Микрофауна	5-10	15-20
Мезофауна	0-5	5-10

Для всех типов ельников минимальная активность микроорганизмов, разрушающих клетчатку, отмечалась на поверхности подстилки и мхов. Наиболее активно процессы разложения протекали в зоне контакта подстилки с гумусовым горизонтом почвы. Ниже по почвенному профилю активность микроорганизмов резко снижалась, что было особенно заметно на подзолистых почвах, характерных для ельников зеленомошных. В ельниках разнотравно-кисличных и неморальных на дерново-подзолистых почвах активность микроорганизмов вниз по почвенному профилю уменьшалась, но более медленно. В этих ельниках скорость разложения клетчатки в сходных горизонтах почвенного профиля была в 4-6 раз выше по сравнению с ельниками зеленомошной группы (рисунки 19-21).

Следует отметить, что во всех типах ельников скорость минерализации клетчатки зависела от: положения участка на рельефе, сомкнутости и состава древесного полога, почвенного покрова, глубины залегания грунтовых вод и многих других факторов, которые оказывают влияние на увлажнение, температурный режим почв, состав и активность различных групп редуцентов. Несмотря на сложность и динамичность всех этих факторов, полученные данные показали закономерное

возрастание скорости минерализации мертвых растительных остатков от ранних к более поздним стадиям сукцессии еловых лесов.

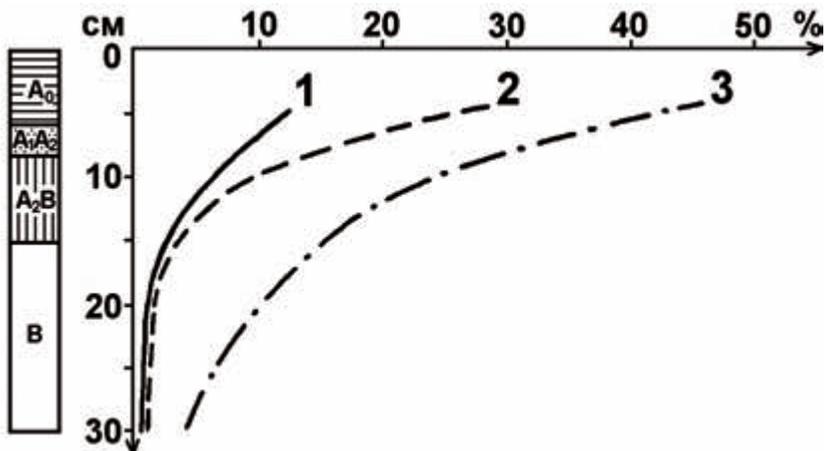


Рисунок 19. Интенсивность разложения клетчатки в подзолистой почве ельника зеленомошного (% потерь массы за период экспозиции)

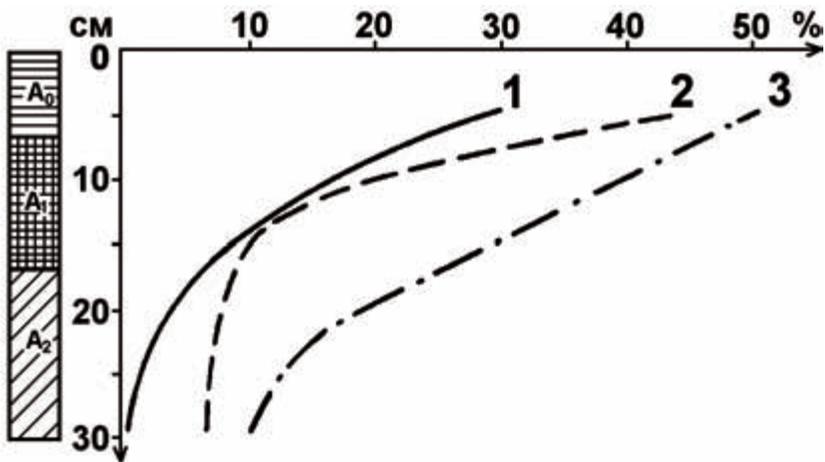


Рисунок 20. Интенсивность разложения клетчатки в дерново-подзолистой почве ельника кисличного (% потерь массы за период экспозиции)

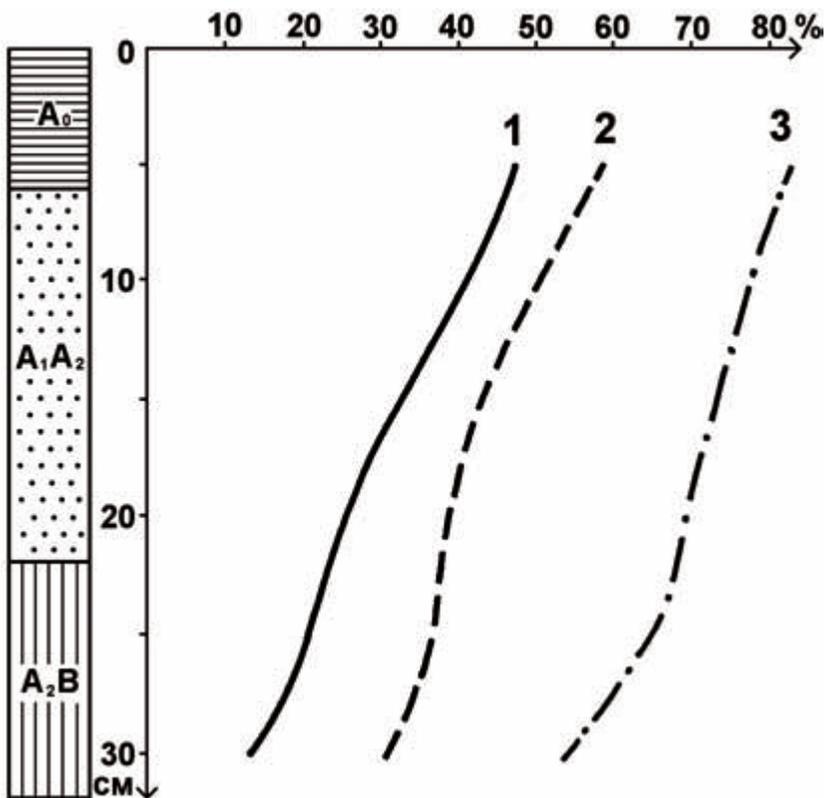


Рисунок 21. Интенсивность разложения клетчатки в дерново-подзолистой почве ельника неморально-кисличного (% потерь массы за период экспозиции); 1 - ноябрь - май; 2 - май - сентябрь; 3 - октябрь - май

В ходе исследований была отмечена прямая зависимость между скоростью минерализации клетчатки и содержанием в почве гумуса. Кроме того, удалось выяснить, что в еловых лесах активность комплекса микроорганизмов, в отличие от других групп редуцентов, не прекращается и в холодный период года. На протяжении длительного холодного периода микробиологические процессы в подстилке и почве еловых лесов происходят достаточно интенсивно. За ноябрь - май разрушается большая масса органического вещества (рисунки 22-23).

В лесных экосистемах кроме листового и корневого опада в детритный цикл поступает много древесных остатков в виде веток и стволов деревьев. В ельниках Валдая на участках, мало

затронутых хозяйственной деятельностью, запасы древесного отпада в 2-3 раза превышают запасы подстилки. Древесина, в состав которой входят многие труднорастворимые высокомолекулярные соединения, менее доступна для многих организмов-деструкторов и поэтому медленнее вовлекается в биологический круговорот. Результатом этого служит накопление значительных запасов мертвой древесины.

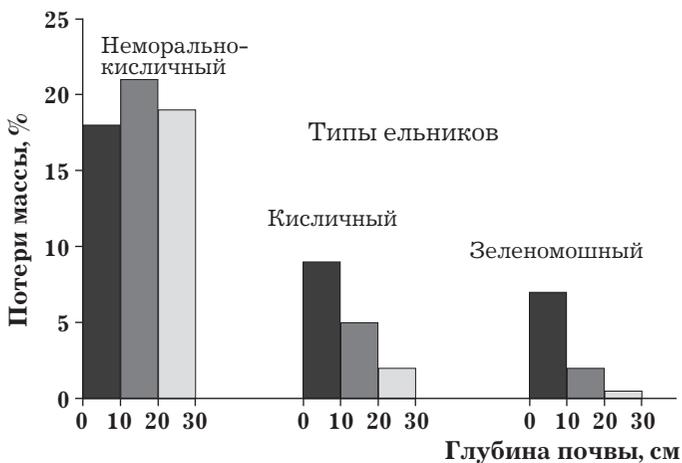


Рисунок 22. Интенсивность микробиологических процессов в почвах разных типов ельников Валдая (среднемесячные значения потерь массы ткани за теплый период года с мая по октябрь)

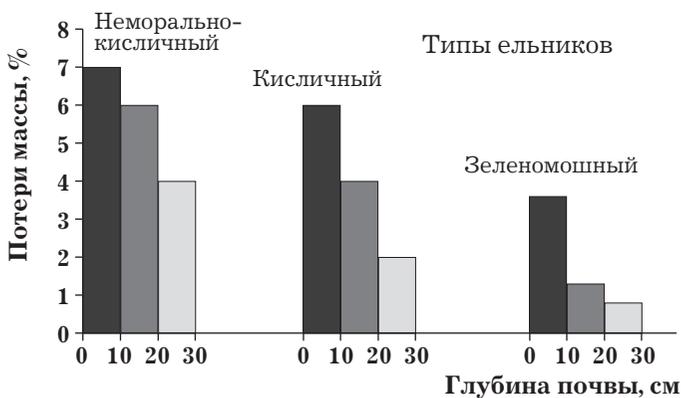


Рисунок 23. Интенсивность микробиологических процессов в почвах разных типов ельников Валдая (среднемесячные значения потерь массы ткани в почве за холодный период года с ноября по апрель)

Скорость разрушения мертвой древесины зависит от климатических факторов, которые оказывают воздействие на активность сапрофильных организмов, прежде всего грибов. В ряде работ было показано, что интенсивность минерализации мертвой древесины прямо пропорциональна продолжительности теплого периода года, сумме положительных температур и количеству выпадающих осадков. Поэтому в европейской части России скорость разрушения древесины закономерно возрастает с севера на юг таежной зоны (Арвисто, 1971; Мухин, 1977; Григорьев, 1979).

В лесах севера и северо-запада Европейской части процессы минерализации древесного отпада (стволов ели) проходят три основные стадии (Частухин, Николаевская, 1969). На первой стадии упавший ствол заселяется деревоокрашивающими грибами, которые способны разлагать нестойкие соединения, составляющие содержимое клеток. На второй стадии разложение уже затрагивает лигноцеллюлозный комплекс древесины, а ее разрушение происходит благодаря воздействию высших базидиальных грибов. По мере сокращения доступных этим видам грибов органических соединений их богатые белком гифы отмирают, и в дальнейшем происходит заселение колоды почвенными грибами, бактериями и беспозвоночными животными. На стадии гумификации колоды значение почвенных беспозвоночных в ее разрушении возрастает (Глазов, 1979; Григорьев, 1979).

В ельниках Валдая абиотические условия способствуют высокой активности грибов, микроорганизмов и почвенных беспозвоночных сапрофагов, которые относительно быстро разрушают древесный отпад, попадающий на поверхность почвы. Скорость разложения древесины была определена нами при изучении стадий разложения датированных стволов мертвых деревьев. По этим данным полная гумификация крупного ствола ели (диаметр 30-35 см) происходит в ельниках кисличных в среднем за 20-25 лет. В ельниках зеленомошных этот процесс проходит в 1,5 раза медленнее, что связано со снижением активности, численности и массы почвенных организмов, а также менее благоприятными микроклиматическими условиями. Полученные данные о скорости минерализации древесины хорошо согласуются с датировками других авторов, проводивших работы в южной тайге (Частухин, Николаевская, 1969).

Таким образом, результаты многолетних экспериментальных работ на Валдае показали, что в разных типах еловых лесов скорость разложения подстилки, опада, клетчатки и древесины

существенно различаются. Наиболее интенсивно эти процессы протекают в субклимаксных ельниках кисличных и неморальных ельниках. В этих типах лесов накапливаются минимальные запасы подстилки и максимальные запасы гумуса. Быстрое разложение всех видов растительных остатков осуществляется здесь преимущественно за счет микроорганизмов (грибы, бактерии) при высокой активности почвенных беспозвоночных-сапрофагов. Участие животных-сапрофагов в переработке мертвой органики в этих ельниках наиболее заметно, а активность всего комплекса организмов-деструкторов здесь выше, чем в других типах еловых лесов. Все это обеспечивает большую скорость биологического круговорота и накопления гумуса, а также высокий уровень продуктивности этих ельников.

РОЛЬ ЖИВОТНЫХ В ЖИЗНИ ЕЛОВЫХ ЛЕСОВ

Еловые леса — наиболее характерные сообщества таежного биома Русской равнины. Общие черты их организации присущи большинству типов темнохвойных лесов, которые широко распространены между 30° и 70° северной широты как в горах, так и на равнинах. Для обширного ареала темнохвойных лесов характерна ярко выраженная термическая сезонность с длительным холодным периодом, продолжительным световым днем в вегетационный период и долгой ночью зимой. Этой территории также присуще наличие положительного баланса влаги, что служит необходимым условием произрастания темнохвойных пород деревьев, которые в период вегетации нуждаются в легко доступной почвенной влаге (Толмачев, 1954; Сочава, 1956; Протопопов, 1975).

В таежной зоне биота экосистем темнохвойных лесов более бедная по сравнению с горными экосистемами Центральной Азии, где, вероятно, расположен центр формирования этого типа природных экосистем (Васильев, 1944; Толмачев, 1954; Быков, 1957; Walter, Breckle, 1989). Широкому современному распространению темнохвойных лесов в бореальной зоне благоприятствовали климатические условия, а также высокая конкурентная способность хвойных пород. В условиях гор и на равнине темнохвойные леса представлены климаксными или субклимаксными сообществами, которые входят в состав демулационных рядов климакса (Разумовский, 1981).

Все темнохвойные леса Евразии, согласно точке зрения В.Б. Сочавы (1956), можно разделить на две главные эколого-географические группы. Это таежные (бореальные) и горные (неморальные) темнохвойные леса. В таежной зоне темнохвойные леса произрастают в основном на подзолистых почвах, а в горных условиях Сибири под ними формируются горно-таежные оподзоленные или неоподзоленные почвы. В особо влажных горных районах под темнохвойными лесами могут формироваться бурые лесные почвы, а на Кавказе, в Карпатах, Саянах и на Дальнем Востоке — горно-лесные буроземы (Протопопов, 1975).

Обладая невысокой зольностью, хвойные породы способны обходиться небольшими концентрациями минерального питания в почвенных растворах, что имеет существенное значение в тайге, где климатические условия стимулируют интенсивный вынос подвижных соединений со стоком.

Темнохвойные леса, произрастающие на обширных пространствах тайги, хотя и образованы разными древесными породами, имеют много общих черт организации, оказывающих воздействие на структуру биотических связей и специфику биологического круговорота. Произрастая в различных географических зонах, они сохраняют сходство видового состава и жизненных форм растений и животных, что связано с однотипностью их внутренней биотической среды и определяется в первую очередь породами-эдификаторами (Вальтер, 1974; Протопопов, 1975; Walter, Breckle, 1989). В структуре наземного растительного покрова темнохвойных бореальных лесов роль сосудистых растений существенно ограничена, поскольку здесь преобладают мхи и лишайники. Последние две группы, также как и хвойные, нуждаются в свободной воде и могут произрастать на бедных минеральных субстратах.

При относительно однородной вертикальной структуре растительного покрова, горизонтальная структура темнохвойных лесов отличается большой мозаичностью. Это связано с исходной неоднородностью экотопов, а также динамическими процессами в растительном и почвенном покрове, их постоянными нарушениями за счет различных абиотических (ветровал, пожар) и биотических (массовое размножения насекомых) факторов (Разумовский, 1981; Скворцова и др., 1983; Исаев и др., 2001).

Экосистемы темнохвойных лесов имеют сравнительно низкое биологическое разнообразие видов растений и животных, и в разных частях ареала сохраняют много общих черт в структуре консортивных связей. Поскольку эти природные экосистемы имеют горное происхождение, то есть адаптированы к устойчивому функционированию в условиях склонового транзита воды и элементов минерального питания, то на равнине они предпочитают транзитный режим биологического круговорота (Панфилов, Тишков, 1986). Периодические летние засухи, характерные для многих районов таежной зоны, оказывают угнетающее воздействие на древесный ярус, сложенный елью или пихтой с поверхностными корневыми системами, что часто сопровождается их массовым отмиранием. Такие процессы могут принимать катастрофический характер

в спелых еловых лесах таежной зоны. Обычно они сопровождаются циклическими сменами древостоя с формированием специфической ветровальной «мозаики» лесного покрова.

На европейской территории России эдификаторами темнохвойной тайги служат ель европейская и сибирская, а также их гибридные формы. С этими древесными породами большинство групп гетеротрофных организмов еловых лесов образуют тесные консортивные связи, которые сформировались на протяжении их длительной совместной эволюции.

Запасы органического вещества темнохвойных лесов, представленных на равнинах в европейской части России главным образом ельниками, меняются в широких пределах — от 150-200 до 600 т/га. Их максимальные запасы характерны для южной тайги, где почвенно-климатические условия наиболее благоприятны для произрастания еловых лесов, которые формируют мощный древесный ярус (Протопопов, 1975; Базилевич, Тишков, 1983; Базилевич, Гребенщиков, Тишков, 1986; Глазов, 1986; Базилевич, 1993). На большей части ареала еловых лесов в структуре запаса органического вещества преобладает фитомасса, которая представлена главным образом древесиной. Причем, запасы фитомассы увеличиваются с севера на юг таежной зоны с 40-50 до 350-400 т/га. Во всех таежных подзонах уровень продуктивности еловых лесов зависит от режима аэрации и увлажнения, а также минерального питания. Поэтому в некоторых северотаежных ельниках, например в Пинежском заповеднике, могут произрастать довольно продуктивные еловые леса, по своим запасам фитомассы не уступающие среднетаежным ельникам (Глазов М., Глазов П., 1999; Структура и динамика..., 2000). Правда, общая закономерность сохраняется: с севера на юг и с востока на запад таежной зоны продуктивность еловых лесов возрастает, достигая максимальных показателей в южной тайге и подзоне хвойно-широколиственных лесов (Базилевич, Гребенщиков, Тишков, 1986; Глазов, 1986).

В южной тайге и в подзоне хвойно-широколиственных лесов ельники произрастают в оптимальных почвенно-климатических условиях, характерных для равнинных лесов. Здесь они формируют высокопродуктивные сообщества. По запасам фитомассы некоторые из этих сообществ занимают одно из первых мест среди всех изученных экосистем темнохвойных лесов, что говорит о большом биоресурсном потенциале таких экосистем, важности их изучения и охраны.

В структуре запаса фитомассы большинства типов экосистем еловых лесов велико значение надземных древесных органов, масса которых значительно преобладает над подземными частями растений. В молодых растущих лесах это соотношение составляет 2:1, а в спелых достигает 4:1 (Базилевич, 1993). В структуре запаса фитомассы на долю древесного яруса приходится более 90%, причем основная часть — это многолетние древесные органы. Зеленые фотосинтезирующие органы растений могут составлять от 4-5 до 10-12% всей фитомассы. Их вклад возрастает с юга на север таежной зоны, что связано с увеличением доли хвои и массы растений нижних ярусов (травы, мхи, лишайники).

В структуре запасов органического вещества еловых лесов велико значение и гетеротрофных организмов, которые представлены в основном микроорганизмами — грибами и бактериями. Они составляют более 90% всей биомассы гетеротрофных организмов. Многие из них способны к быстрому обороту биомассы за счет смены поколений, что существенно увеличивает их продукцию. При этом годовая продукция микроорганизмов может намного превосходить их моментальный запас. Доля зоомассы в структуре живого вещества очень мала, но отдельные группы животных (насекомые-филлофаги, насекомые-конобионты, позвоночные-карпофаги) играют важную роль в функционировании этих лесных сообществ (Глазов, 1986, 2000).

В условиях Валдайской возвышенности максимальные запасы органического вещества (500-600 т/га) накапливают ельники разнотравно-кисличные в возрасте 100-120 лет, которые формируются на автономных позициях рельефа на моренных суглинках с карбонатами на дерново-подзолистых почвах. В структуре фитомассы около 90% ее запаса составляют многолетние древесные органы, и только 4-6% приходится на зеленые органы растений. Сходные соотношения между фотосинтезирующими и древесными частями фитомассы типичны для большинства спелых темнохвойных лесов умеренной зоны (Уткин, 1975; Базилевич, Тишков, 1983). Ельники Валдая формируют максимальную первичную продукцию в возрасте 60-80 лет (15-16 т/га/год), а в 100-летних древостоях она снижается до 11-13 т/га/год (Смирнов, 1971; Ватковский, 1976; Глазов, 1986).

В структуре прироста преобладает ствольная древесина (42-45%), а на фотосинтезирующие органы, в основном хвою, приходится около 30% от общего прироста. Вклад недревесных ярусов

леса в первичную продукцию может быть существенен только в малопродуктивных ельниках — долгомошных и травяных.

В лесных экосистемах значительные запасы органического вещества, кроме фитомассы, сосредоточены в фитодетрите (мортмассе). Она представлена подстилкой, древесным отпадом (сухой, валеж) и почвенным гумусом. В экосистемах ельников запасы фитомассы, как правило, преобладают над запасами мортмассы и гумуса. В южной тайге это соотношение для спелых лесов близко к 2:1, а к северу, по мере снижения продуктивности лесов и скорости деструкции растительных остатков, запасы мортмассы возрастают, а запасы фитомассы снижаются. Поэтому в северной тайге отношение запасов фитомассы к запасам мортмассы и гумуса приближается к единице.

При сравнении с другими зональными типами экосистем умеренной зоны становится ясно, что в еловых лесах происходит резкое увеличение запасов органического вещества в надземной сфере при одновременном снижении запасов почвенного гумуса. Например, в спелых ельниках Валдая запасы древесного отпада могут в 2-3 раза превышать запасы подстилки. В этом случае отношение запасов мортмассы к запасам гумуса близко к 1:1, с преобладанием гумуса в ельниках неморально-кисличных и кисличных, а мортмассы — в ельниках зеленомошных.

Общая структура запасов органического вещества еловых лесов отражает особенности их организации, что проявляется в особенностях их функционирования. В теплый период года в спелых ельниках Валдая живая масса микроорганизмов (грибов и бактерий), а также животных достигает 6000 кг/га или 900-1000 кг/га сухой массы (Богоев, 1981). Особенно велико значение микроорганизмов, доля которых составляет около 96% всей массы гетеротрофных организмов. На зоомассу приходится не более 3-4% всей их массы. При этом более 95% биомассы организмов, входящих в гетеротрофный блок, сосредоточено в подстилке, валеже и минеральной части почвенного профиля (Глазов, 1985, 1986).

Таким образом, в зональном ряду экосистем пространственная структура запасов органического вещества еловых лесов сходна в общих чертах с большинством лесных экосистем умеренного пояса. Наиболее близки показатели запасов органического вещества и фитомассы у ельников южной тайги и таких широколиственных лесов, как дубравы. Правда, в еловых лесах запасы мортмассы, как правило, превышают запасы почвенного гумуса, а в дубравах наблюдается обратное соотношение (Базилевич, Гребенщиков,

Тишков, 1986; Базилевич, 1993). Для большинства лесных экосистем характерны высокие запасы биомассы микроорганизмов, но только в таежных темнохвойных лесах полностью доминируют грибы (Богоев, 1981; Добровольская и др., 2002).

По запасам зоомассы среди зональных типов экосистем еловые леса занимают промежуточное положение между широколиственными лесами и экосистемами тундр (Чернов, Ходашова, Злотин, 1967). При этом запасы зоомассы закономерно возрастают от северотаежных к южнотаежным ельникам. В ельниках Валдая запасы зоомассы в разных типах еловых лесов варьируют от 100 до 350 кг/га живой массы. Максимальные значения зоомассы отмечены в разнотравно-кисличных и неморальных ельниках, представленных субклимаксными сообществами.

Во всех типах ельников среди животных количественно преобладают беспозвоночные, большая часть которых (85-90%) — обитатели почвы, тогда как напочвенные формы составляют в теплое время года всего 10-15% от общей зоомассы (Глазов, 1986). Среди беспозвоночных животных доминируют сапрофитофаги и микофаги, входящие в трофические цепи редуцентов. В трофической структуре животного населения еловых лесов относительно велико значение фито- и зоофагов, их соотношение в структуре зоомассы выше, чем в широколиственных лесах. Такое преобладание объясняется резким уменьшением общей массы сапро- и фитофагов при небольшом снижении биомассы других трофических групп животных.

Запасы живой массы почвенных беспозвоночных сильно варьируют и во многом связаны с условиями произрастания еловых лесов. Наиболее низкие показатели характерны для ельников зеленомошных (5-6 г/м²), а максимальные для ельников кисличных и неморальных (15-20 г/м²). В ряду ассоциаций зеленомошного типа, по мере их мезофилизации, биомасса почвенных беспозвоночных увеличивается в основном за счет роста численности сапрофагов мезофауны, прежде всего дождевых червей.

В кронах деревьев, занимающих объем на два порядка превышающий объем корнеобитаемой толщи, сосредоточено всего 10-12% всей зоомассы еловых лесов. В то же время, именно в надземной сфере заключены основные запасы фитомассы еловых лесов, которые представлены преимущественно древесными частями растений и в силу этого практически недоступны большинству групп консументов (Глазов, 1985, 1986).

В кронах деревьев доминируют беспозвоночные животные,

большая часть которых относится к фитофагам или зоофагам. Среди фитофагов преобладают растительноядные насекомые, а среди зоофагов наиболее многочисленны пауки. Фитофаги доминируют по численности, массе и энергообмену в начале вегетационного периода, а зоофаги в его вторую половину. Большую роль в формировании трофических цепей в кронах деревьев играет аэропланктон. В его состав входят многие группы насекомых, развитие которых происходит в подстилке и почве, а также в соседних с ельниками экосистемах болот и водоемов.

В еловых лесах численность и масса основных таксономических групп беспозвоночных животных имеет свои сезонные и погодичные флуктуации, которые определяются в основном термическим фактором и динамикой осадков, а также условиями формирования первичной продукции в прошлые годы.

На долю позвоночных животных приходится всего от 0,5 до 2% общей зоомассы животного населения. По характеру питания наиболее распространены зеленоядные и семяноядные формы (мышевидные грызуны, воробьиные птицы), а также зоофаги – потребители почвенных беспозвоночных (насекомоядные млекопитающие и птицы). Численность и биомасса большинства групп позвоночных животных подвержена сезонным и многолетним циклическим изменениям, что связано с климатическими факторами и непостоянством их основных кормовых ресурсов.

Таким образом, трофо-функциональная структура животного населения еловых лесов имеет многие черты сходства с другими темнохвойными лесами. Здесь, как и в других наземных экосистемах доминируют сапрофаги (сапрофитофаги, микофаги и др.) многие из которых питаются грибами и бактериями (Чернов, Ходашева, и др., 1967; Равкин, Лукьянова, 1976; Крауклис и др., 1985; Глазов, 1986).

Для еловых лесов характерно обилие зоофагов, представленных в основном потребителями беспозвоночных, но по сравнению с другими зональными сообществами здесь относительно высок удельный вес и настоящих фитофагов. Это главным образом растительноядные насекомые (филлофаги, карпофаги) и позвоночные-карпофаги, большинство видов которых входят в консорцию ели.

Структура запасов органического вещества еловых лесов непосредственно отражает характер организации этих лесных сообществ, что проявляется в особенностях их функционирования — смене состояний в суточных, сезонных, годичных

и многолетних циклах. При этом происходят существенные изменения в интенсивности потоков вещества и энергии, а также их перераспределение по трофическим цепям.

В условиях Валдая еловые леса формируют мощный фотосинтезирующий аппарат, общая масса которого в спелых ельниках достигает 12-13 т/га, а общая его поверхность составляет 11-12 га/га. При этом на долю древесного эдификаторного яруса приходится около 90% фотосинтезирующей поверхности и создаваемой экосистемой первичной продукции.

В благоприятных гидротермических условиях Валдайской возвышенности высокопродуктивные ельники имеют высокий КПД ФАР, который достигает 2,6 % за период вегетации. Это один из самых больших показателей использования солнечной энергии растительными сообществами умеренного пояса (Дроздов, 1969).

Эффективная работа фотосинтезирующего аппарата обеспечивает создание большой массы первичной продукции. В наиболее продуктивных еловых лесах Валдая чистая первичная продукция у 60-летних ельников достигает 18-20 т/га/год, а её средний уровень для спелых лесов (100 лет) составляет 12-13 т/га/год, что типично для многих лесных экосистем умеренного пояса (Базилевич, Гребенщиков, Тишков, 1986).

В спелых еловых лесах структура и масса прироста древостоя, за счет которого создается более 90% первичной продукции сообщества, непостоянна и имеет свою многолетнюю динамику. Она связана с погодными факторами и циклами плодоношения древостоя. В годы плодоношения ели масса прироста хвои, ветвей и древесины снижается пропорционально массе формируемых генеративных органов. В годы обильного плодоношения продукция древостоя уменьшается в среднем на 10%, при этом существенно меняется структура первичной продукции. В такие годы масса генеративных органов достигает 10-12% от продукции древостоя, при одновременном снижении массы ауксисластов на 30-40%, а древесины на 20-25% (Данилов, 1953; Глазов, Тишков, 1979; Глазов, Чернышев, 1979; Глазов, 1990, 2000).

В еловых лесах масса фитофагов по отношению к первичной продукции незначительна, что определяется преобладанием в структуре прироста многолетних частей растений, которые практически не используются консументами. Животные-фитофаги используют только 2-3% первичной продукции, а остальная ее часть закрепляется в истинном приросте или переходит в опад. Фитофаги избирательно воздействуют на элементы первичной

продукции и даже при небольшой собственной биомассе играют существенную роль в продукционном процессе. Эффективность использования ими первичной продукции периодически повышается в 2-3 раза, что происходит в годы обильного плодоношения ели.

В эти годы изменения в структуре продукции древесного яруса увеличивают ее доступность для животных-фитофагов. Они более эффективно используют продукцию однолетней хвои и генеративных органов деревьев, потребляя 5-7% от первичной продукции. Периодичность плодоношения ели позволяет фитофагам более полно осваивать доступную им первичную продукцию. Это характерно и для других типов темнохвойных таежных лесов (Петрусевиц, Гродзинский, 1973; Глазов, 1986).

В еловых лесах потребление первичной продукции находится в динамическом равновесии с ее созданием. Регуляция трофических отношений между породой-эдификатором и фитофагами осуществляется в основном за счет ограничения запасов доступных им кормов и, как следствие этого — численности потребителей.

По нашим данным, в еловых лесах численность растительноядных насекомых (филлофаги, карпофаги) на протяжении длительных периодов поддерживается на относительно постоянном уровне, а всплеск массового размножения не происходит (Глазов, 1986, 2000). За счет этого эволюционно закрепленного механизма взаимодействий между кормовой породой и животными-фитофагами зоогенные потери первичной продукции зависят в основном от объема доступной им продукции, который меняется во времени. В итоге роль насекомых-филлофагов в потреблении продукции хвои и их участие в биологическом круговороте становится особенно заметной в годы обильного плодоношения, когда ельники формируют минимальную продукцию. В эти годы насекомые-филлофаги (хвоегрызущие, сосущие) изымают 10-15% от продукции хвои и побегов, что оказывает существенное воздействие на прирост фотосинтезирующих органов. На отдельных деревьях изъятие продукции прироста хвои и побегов может приближаться к критическому порогу устойчивости деревьев к зоогенному повреждению. У ели этот порог обычно составляет около 25-30% потерь фитомассы однолетней хвои. В годы отсутствия плодоношения, когда наблюдается максимальная продукция хвои, участие растительноядных насекомых в её прямом потреблении снижается в 2-3 раза. В эти годы роль фитофагов определяется не прямым участием в потреблении первичной продукции, а средообразующей

деятельностью. Зоогенные повреждения от насекомых-филлофагов стимулируют образование дополнительной продукции хвои и побегов, что влияет на архитектуру роста ветвей и фотосинтез. Кроме того, растительные насекомые поддерживают структуру трофических связей в кронах деревьев, что важно для устойчивого функционирования этих лесных сообществ. Все эти регуляторные функции фитофагов проявляются при их низкой плотности, когда зоогенные потери не превышают 20-25% от первичной продукции хвои. При более высоком уровне повреждений фотосинтезирующих органов компенсаторные реакции деревьев уже затруднены, что сопровождается снижением их продукции. По нашему мнению, в характере компенсаторных реакций темнохвойных и широколиственных пород деревьев на повреждения насекомыми-филлофагами наблюдаются существенные отличия. У многих широколиственных деревьев хорошо развиты механизмы восстановления поврежденной фитофагами листвы, что проявляется во вторичной вегетации и приводит к минимальным потерям их продукции (Рафес, 1968; Злотин, Ходашева, 1974; Домников, 1986 и др.).

У темнохвойных пород такая компенсаторная реакция отсутствует, и они плохо переносят дефолиацию. Поэтому потеря уже 30% массы хвои может сопровождаться отмиранием деревьев, что часто связано с их ослаблением и заселением вторичными вредителями (Воронцов, 1975; Иерусалимов, 1984). В связи с этим в темнохвойных лесах, в том числе и в еловых, массовое размножение насекомых-филлофагов происходит редко, а, возникая, сопровождается зоогенными сукцессиями (Старк, 1932; Фридерикс, 1932; Исаев, Хлебопрос, 1973; White, 1978; Whittaker, 1979).

Известно, что потребители генеративных органов деревьев представлены в еловых лесах насекомыми (конобионты) и позвоночными-карпофагами, большинство из которых имеют широкое распространение в хвойных лесах Палеарктики. Все процессы взаимодействия между елью как основной кормовой породой и потребителями ее генеративных органов в эволюционном плане формировались в условиях меняющегося год от года запаса доступных животным кормов, что связано с периодичностью плодоношения деревьев. Эта особенность продукционного процесса выработалась у многих древесных пород, семена которых интенсивно используются консументами (Стадницкий и др., 1978; Rohmeder, 1967; Silvertown, 1980; Walter, Breckle, 1989).

В «плеяду» ели входит большое число потребителей генеративных органов (насекомые-конобионты и позвоночные-карпофаги),

применяющих различные стратегии при использовании этого кормового ресурса и для поддержания численности своих популяций. Насекомые-конобионты и позвоночные-карпофаги служат основными потребителями и конкурентами за использование этого кормового ресурса. Конкурируя за кормовой ресурс, они не исключают друг друга, поскольку численность их популяций регулируется разными факторами. Насекомые избегают вымирания популяций в неурожайные годы, используя для этого механизм изменяющихся во времени личиночных диапауз, что позволяет потомству одного года употреблять семена многих урожаев. Важную роль в регуляции их численности играют паразитические насекомые, многие из которых также выработали механизм диапаузы, поддерживающий стабильность их популяций (Стадницкий и др., 1978). Меньшее значение в динамике численности насекомых-конобионтов имеет деятельность позвоночных-карпофагов.

Нашими исследованиями было подтверждено, что межвидовые и внутривидовые конкурентные отношения среди насекомых-конобионтов проявляются в основном в годы низких урожаев, когда плотность заселения ими шишек резко возрастает (Глазов, 1985, 1990, 2000). В этих случаях большее преимущество имеют виды и особи, первыми заселившие шишки (Стадницкий и др., 1978).

Численность популяций насекомых-конобионтов поддерживается на относительно постоянном уровне, тогда как их кормовой ресурс может меняться в широких пределах. Неурожайные на семена годы служат для насекомых-конобионтов основным фактором, ограничивающим их воздействие на продукцию генеративных органов ели. Насекомые оказывают наиболее сильное воздействие на продукцию семян и женских стробиллов в годы малых урожаев, а в годы обильного плодоношения оно минимально.

Позвоночные-карпофаги находятся в прямой конкурентной зависимости от насекомых-конобионтов. В годы малых урожаев, когда насекомые практически полностью уничтожают созревшие семена ели, позвоночные-карпофаги испытывают недостаток корма. В годы обильного плодоношения все виды потребителей обеспечены кормовым ресурсом, а средообразующая деятельность позвоночных-карпофагов особенно заметна.

Позвоночные-карпофаги выработали в процессе эволюции различные способы для переживания неурожайных лет. Специализированные карпофаги, которые не могут длительное время использовать замещающие корма, вынуждены совершать кочевки. Большинство видов птиц и мелких млекопитающих могут

питаться другими видами кормов или делать запасы семян, что существенно увеличивает число неспециализированных семенных (Формозов, 1976; Smith, 1970).

В годы небольших урожаев семян практически вся их продукция уничтожается животными. Поэтому только при формировании «высокой» продукции семян ели животные-фитофаги не оказывают отрицательного воздействия на естественное возобновление еловых древостоев. Они принимают участие в ограничении грунтового запаса семян и «прореживании» появившихся всходов, формируя зоогенную мозаику возобновления. Животные-фитофаги играют важную роль в элиминации всходов ели, что одновременно снижает внутривидовую конкуренцию между оставшимися сеянцами. На первых стадиях смены поколений древесного яруса деятельность фитофагов — один из основных факторов регуляции численности ювенильных растений — наблюдается во многих хвойных лесах (Спурр, Барнес, 1984; Глазов, 1985; Lawrens, Rediske, 1962). Естественное возобновление и формирование групп подроста ели связано с периодичностью плодоношения ели и образованием избыточной продукции семян, которую не могут полностью уничтожить все группы потребителей. Максимумы численности потребителей семян не совпадают с периодами обильного плодоношения, и такая асинхронность способствует формированию «волн» возобновления, что обеспечивает появление новых поколений деревьев.

Таким образом, можно предположить, что за счет периодичности плодоношения в еловых лесах происходят постоянные изменения запасов и качества основного кормового ресурса животных. Это создает возможности для существования большого числа потребителей, которые конкурентно не исключают друг друга, одновременно поддерживая процессы устойчивого функционирования экосистем еловых лесов. Периодичность плодоношения ели способствовала выработке у целой группы животных-фитофагов специфических адаптаций к жизни в условиях меняющегося кормового ресурса. Одновременно сама деятельность животных-фитофагов постоянно способствует проявлению этой периодичности, ограничивая продуцирование генеративных органов деревьев в малоурожайные годы.

Использование позвоночными-животными продукции семян сопровождается увеличением их численности. Особенно существенные изменения происходят в этот период в популяциях мелких

млекопитающих (лесные полевки, белка, землеройки) и некоторых видов птиц (клест, чиж). Они могут быстро увеличивать свою численность, что способствует формированию большой вторичной продукции консументами первого порядка, а следом и их потребителей. На экосистемном уровне создание большой вторичной продукции сопровождается переходом вещества и энергии на более высокие трофические уровни с одновременным уменьшением консервативной части первичной продукции (древесины), что приводит к интенсификации биологического круговорота.

Отметим, что в еловых лесах численность многих групп позвоночных животных, как фитофагов, так и хищников, имеет закономерные колебания численности, которые связаны с плодоношением. С периодичностью, которая определяется циклами плодоношения, происходит образование вторичной продукции и интенсификация биологического круговорота. В этих процессах основная роль принадлежит мелким грызунам и землеройкам. При высокой численности обе группы мелких млекопитающих уничтожают 50-60% грунтового запаса семян. Деятельность лесных полевок оказывает существенное воздействие на формирование мозаики возобновления ели и судьбу проростков в первые 2 года их жизни. Высокая численность землероек после урожайного года играет важную роль в потреблении почвенных беспозвоночных и создании микромозаики их группировок в подстилке и почве еловых лесов.

Средообразующая деятельность животных имеет большое значение не только в создании первичной и вторичной продукции, но и в процессах стимулирования деструкции мертвого органического вещества. В биологическом обороте экосистем еловых лесов прослеживаются многолетние циклы, которые определяются периодичностью плодоношения и деятельностью различных групп консументов. Существование этих циклов необходимо учитывать в практике лесохозяйственных работ, при определении первичной продукции, дендрохронологическом анализе прироста деревьев и мониторинге текущего состояния еловых лесов.

В еловых лесах в детритные цепи поступает основная масса первичной продукции, минуя фитофагов. Поэтому в детритном цикле принимает участие большая часть населения гетеротрофных организмов еловых лесов. Во всех типах ельников ведущая роль в процессах деструкции мортмассы принадлежит микроорганизмам — грибам и бактериям. За счет деятельности этих организмов, совместно с абиотическими факторами (выщелачивание и прочее) ежегодно вовлекается в круговорот 80-90%

всей массы опада (Глазов, 1979, 1985, 1986).

Почвенные беспозвоночные активно разрушают опад трав, листьев деревьев и кустарничков, выступая как катализаторы микробиологических процессов. Поэтому роль сапрофильного комплекса беспозвоночных в процессах деструкции наиболее заметна в ельниках кисличных и неморальных ельниках, где численность и активность почвенной фауны самая высокая. В детритном цикле экосистем еловых лесов четко прослеживаются сезонные, климатические и сукцессионные изменения в скорости этих процессов, а также участие в этом процессе разных групп организмов. Для функционирования еловых лесов характерна также периодическая интенсификация скорости вовлечения в круговорот опада и подстилки, связанная с плодоношением древостоя. Это обусловлено высокой активностью фитофагов, активизирующих процессы деструкции опада. Поступление в опад экскрементов, мочи, остатков корма животных и их трупов способствует интенсификации микробиологических процессов, что существенно ускоряет скорость его деструкции.

В разных типах ельников Валдайской возвышенности скорость оборота мертвого органического вещества имеет существенные отличия. В ельниках неморально-кисличных и кисличных на дерново-подзолистых почвах процессы деструкции растительных остатков происходят в 2-3 раза быстрее, чем в ельниках зеленомошных на подзолистых почвах. В сукцессионном ряду сообществ еловых лесов от ранних к более поздним стадиям развития скорость оборота органического вещества закономерно возрастает. Это связано с увеличением активности и массы большинства групп редуцентов. При этом на всех стадиях развития ельников основная роль в процессах деструкции принадлежит грибам и бактериям, которые перерабатывают большую часть мертвого вещества. Только в ельниках кисличных, особенно в неморальных ельниках, роль мезофауны в переработке опада существенно возрастает.

Многолетние исследования, которые нам удалось провести в еловых лесах Валдая, показали, что роль животных в их функционировании исключительно многообразна. Различные трофические группы животных принимают участие в регуляции экологических связей, что обеспечивает устойчивость функционирования изученных лесных сообществ.

Среди приоритетов дальнейших исследований можно выделить, прежде всего, изучение средообразующей деятельности

животных на разных стадиях сукцессий лесных экосистем Валдая. Изучение роли ключевых видов и функциональных групп животных в динамике растительного покрова и биологическом круговороте этих сообществ.

Вторым важным направлением исследований может стать выявление особенностей миграции химических веществ за счет деятельности различных групп животных, осуществления ими внутри- и межэкосистемного обмена химическими элементами в южнотаёжных ландшафтах. Первые шаги в этом направлении уже были сделаны нами ранее (Базилевич и др., 1986), но наиболее интересные результаты еще впереди.

Conclusion

ROLE OF THE ANIMALS IN THE SPRUCE FOREST ECOSYSTEMS

Spruce forests are typical for the taiga biome of the Russian Plain. General features of their structure are typical to most conifer forests widely spread in mountains and plains (30°-70° N). Seasonal temperature fluctuation with the long cold period, the long day in vegetative season and long night in winter is strongly pronounced for the conifer forests. Positive moisture balance is also typical for this area (Tolmachev, 1954; Sochava, 1956; Protopopov, 1975). Such conditions are necessary for the conifer tree growth because in vegetative period they need readily available soil moisture,

Taiga conifer forests are characterized by scantier biota than mountain ecosystems of Central Asia, where the center of their origin apparently occurs (Vasil'yev, 1944; Tolmachev, 1954; Bykov, 1957; Walter, Breckle, 1989). Conifer forests are widely spread in the boreal zone as a result of favorable climatic conditions and high competitiveness of conifer trees. In mountains and on plains, conifer forests are represented by climax or sub-climax communities constituting climax demutative series (Razumovskiy, 1981).

According to V.B. Sochava (1956), all conifer forests of Eurasia may be divided into two main ecological-geographical groups. They are taiga (boreal) and mountain (nemoral) conifer forests. Taiga forests grow mainly on podzolic soils, while in mountains of Siberia — on mountain-taiga podzolized or nonpodzolized soils. Brown forest soils can form under conifer forests in highly humid mountain regions, and mountain forest brown soils — in the Caucasus, Carpathians, Sayans and Far East (Protopopov, 1975).

Having rather low ash content, conifer trees are capable to get by with small concentrations of mineral nutrients in soil solutions, which are of great importance in taiga, where climatic conditions stimulate intensive leaching of mobile compounds with the run-off.

Although taiga conifer forests are composed by various tree species they possess many common structural features that influence biotic communications' structure and specific biological cycling. They have similar species and life form composition of plants and animals. That is explained by the uniformity of their inner biotic environment and great role of tree-edificators (Walter, 1974; Protopopov, 1975; Walter, Breckle, 1989). The role of plants

is limited as mosses and lichens dominate there. Mosses and lichens as well as conifers need atmospheric water and may grow on poor mineral substrates.

While the comparatively homogeneous vertical structure of conifer forests the horizontal structure is distinguished by great mosaic resulting from initial heterogeneity of ecotopes, dynamic processes among elements of vegetation and soil covers, and their permanent disturbances caused by various abiotic (windfall and fire) and biotic (insect invasions) factors (Razumovskiy, 1981; Skvortsova, Ulanova, Basevich, 1983).

Plant and animal biodiversity in the conifer forest ecosystems is rather small. Thus great similarity in consortium linkages' structure in different parts of their area is observed. Since these natural ecosystems are of mountainous origin, they are adapted function steadily only under transit flow of water and nutrients. On the plains they prefer transit regime of the biological cycling (Panfilov, Tishkov, 1986). Periodical summer droughts typical for many taiga regions depress the tree layer consisting of spruce and fir with surface root systems, and even result in their complete dying off. Such processes are especially catastrophic in mature spruce forests on the plains. That results in cyclic changing of the tree layer and forming of the "mosaic" forest cover.

Nordmann and Siberian spruce and their hybrids are the principal edificators within European Russia. Most heterogeneous organisms form close consortium linkages with these tree species. Their long co-evolution has predetermined this type of relation.

Organic matter stores presented in conifer forests of European Russia mainly by spruce forests range from 150-200 up to 600 t/ha. Their maximal values are typical for the southern taiga with favorite soil and climatic conditions and where spruce forests form thick tree layer (Protopopov, 1975; Bazilevitch, Tishkov, 1983; Bazilevitch, Grebenshchikov, Tishkov, 1986; Glazov, 1986; Bazilevich, 1993). Phytomass presented mainly by wood predominates in the organic matter reserves of the most spruce forests area. It increases to the south (from 40-50 to 350-400 t/ha). Spruce forest productivity depends on regime of aeration, moistening and mineral nutrition in all taiga subzones. That's why, rather productive spruce forests can grow in some northern-taiga regions (for example, in the Pinega Reserve). Their phytomass is highly competitive with that of middle taiga spruce forests (Glazov M., Glazov P., 1999; Structure ..., 2000). However general regularity remains: productivity increases

to the south and to the west with maximum in the southern taiga and in the conifer-broad-leaf forests (Bazilevich, Grebenshchikov, Tishkov, 1986; Glazov, 1986).

Spruce forests form high productive communities in optimal soil and climatic conditions of southern taiga and conifer-broad-leaf forest zone. Some of them are leading in phytomass reserves among other studied conifer forest ecosystems, suggesting that bioresource potential of them is great and they need to be studied and protected.

Spruce forest ecosystems are characterized by the great role of the above ground woody organs, dominating over the underground ones, in forming the phytomass reserves. In young forests this ratio is 2:1 and in mature ones it makes up 4:1 (Bazilevich, 1992). More than 90% of phytomass is in the perennial woody organs. Green photosynthesizing organs make up apparently from 4-5 to 10-12% of the total phytomass. Their fraction grows to the south together with increase of needle, grass, moss, and lichen mass.

Heterotrophs are also important in structure of organic matter in spruce forests. They are presented mainly by microorganisms (fungi, bacteria, etc.) and compose more than 90% of total heterotrophic biomass. As they are capable to the quick biomass cycling thanks to the alternation of generations, their production grows rapidly, 10 and 100 times exceeding their reserves.

On the Valdai Upland, maximal reserves of organic matter (500-600t/ha) are developed in the 100-120 year herb-sorrel spruce forests on isolated forms of the relief, on the moraine loams with carbonates on the sod-podzolic soils. 90% of phytomass is composed by perennial woody organs and only 4-6% is in green organs. Similar ratios between photosynthesizing and woody parts of phytomass are typical for most mature conifer forests of the temperate zone (Utkin, 1975; Bazilevich, Tishkov, 1983). Valdai spruce forests form maximal primary production (15-16 t/ha per year) at the age of 60-80, while being at the age of 100 they reduce productivity down to 11-13 t/ha per year (Smirnov, 1971; Vatkovskiy, 1976; Glazov, 1985).

Trunk wood dominates (42-45%) in the structure of annual growth. About 30% of the total annual growth is in photosynthesizing organs, mainly on needles. Contribution of the forest nonwood layers to the balance of primary production is not great only in the low productive haircap-moss spruce and grass spruce forests.

Considerable stores of organic matter, except phytomass,

in forest ecosystems are concentrated in mortal mass composed mainly of litter, deadwood and soil humus. In spruce forest ecosystems phytomass as a rule dominates over mortmass and humus. This ratio is close to 2:1 in southern taiga. Northwards, mortmass grows and phytomass decreases together with the reduction of the forest productivity and the rate of plant destruction. Thus, the ratio between stores of phytomass and mortmass with humus approaches to the unit in the northern taiga.

Spruce forests compared to the other zonal types of ecosystems of the temperate zone have sharp increase of above ground phytomass with simultaneous decrease of soil humus. For example, in Valdai spruce forests, dead-wood reserves are 2-3 times greater than those of the litter, while ratio of mortmass to humus is 1:1 with some domination of humus in nemoral wood sorrel spruce forests and in wood sorrel spruce forests, and of mortmass - in green-moss spruce forests.

Total structure of organic matter reflects features of the spruce forest organization manifesting in their functioning. Living mass of bacteria, fungi and animals reaches 6000 or 900-1000 kg/ha (dry mass) in Valdai spruce forests during warm period (Bogoev, 1981). Role of microorganisms, composing 96% of heterotrophs' mass, is especially great. Zoomass comprises not more than 3-4% of the total mass. More than 95% of heterotrophs' mass is concentrated in litter, deadwood and mineral part of soil.

Thus, spatial organization of organic matter distribution in spruce forests is generally similar to that of the most forest ecosystems of the Temperate Zone. Organic matter and phytomass stores in the southern taiga spruce forests are similar to broad-leaved forests such as oak forests. At the same time mortmass reserves in spruce forests exceed soil humus reserves as a rule, while in oak forests inverse ratio is observed (Bazilevich, Grebenshchikov, Tishkov, 1986; Bazilevich, 1993). It should be noted that high reserves of microorganisms are typical for most zonal forest ecosystems; however these are only taiga dark coniferous forests, where fungi dominate in composition of microorganism reserves (Bogoev, 1981).

Spruce forests occupy intermediate position by zoomass between broad-leaved forests and tundra ecosystems (Chernov, Khodashova, Zlotin, 1967). Zoomass grows from northern to southern taiga spruce forests. Zoomass reserves in Valdai spruce forest varies from 100 up to 350 kg/ha (living mass). Maximal zoomass is observed in nemoral wood-sorrel and nemoral spruce forests,

presented by sub-climax communities.

Invertebrates dominate among other animals in all types of spruce forests. Among them soil inhabitants compose 85-90%, while the surface organisms make up only 10-15% of total zoomass in warm period (Glazov, 1986). Sapro- and mycophages, constituent part of the decomposers, dominate among the invertebrates. Phyto- and zoophages mass in spruce forests is higher than that in broad-leaved forests. This may be the result of rapid saprophytophages mass decrease while slow mass decrease of other trophic groups.

Reserves of soil invertebrates' living mass vary greatly depending on conditions and type of spruce forests. The lowest index (5-6 g/m²) is typical for green moss spruce forests and maximal one (15-20 g/m²) — for wood-sorrel and nemoral spruce forests. Soil invertebrates' mass increases in the series of green-moss associations becoming more mesophyllic mainly because of the saprophages' abundance growth in mesofauna, first of all of earthworms.

Tree canopy occupies the air volume 102 times greater than its roots do in the soil, and only 10-12% of total zoomass live there. At the same time, the main phytomass reserves are presented in above ground layer. They consist mainly of ligneous tissues and unsuitable for most groups of consumers (Glazov, 1985, 1986).

Invertebrates dominate in the tree canopies, mainly phyto- and zoophages. Plant eating insects dominate among phytophages, and spiders — among zoophagous. Phytophages dominate by abundance, mass, and energy exchange at the beginning of vegetative period, while zoophages — at its end. "Air plankton" consisting of many insect groups plays great role in forming the trophic chains in the canopies. "Air plankton" develops in litter and soil, and also in neighboring moss and water ecosystems.

Number and mass of the main invertebrates in spruce forests are not stable and have seasonal and annual fluctuations depending mainly on temperature and precipitation, and also on the primary production of the previous years.

Vertebrates range only from 0.5 up to 2% of total zoomass. Plant-, seed-, and soil-invertebrate-eating animals dominate among them. Numbers and biomass of most vertebrates also experience seasonal and long-term fluctuations depending on climate and food resources.

Thus trophic and functional structure of spruce forest animal population is similar to that of other conifer forests. Saprophytes feeding on fungi and bacteria dominate in spruce forests like in other terrestrial ecosystems (Chernov, Khodashova et al, 1967; Ravkin,

Luk'yanova, 1976; Krauklis et al, 1985; Glazov, 1986).

Abundance of zoophages presented mainly by consumers of invertebrates is typical for spruce forests. But phytophages are more numerous there than in other zonal communities, plant-eating insects (phyllo- and carpophages) and vertebrate carpophages constituting spruce consortium dominate in mass.

Organic reserves' structure of spruce forests reflects their organizing character, in peculiarities of their functioning, daily, seasonal and long-term cycles and changes in energy and matter flows while their redistribution by trophic chains.

Those spruce forests possess strong photosynthesizing apparatus, total mass of which reaches 12-13 t/ha and total surface one - 11-12 t/ha in mature spruce forests during growing season. Photosynthesizing surface and primary production of the edification tree layer in the ecosystems compose near 90%.

Under favorable hydrothermal conditions of the Valdai Upland spruce forests have high efficiency of photosynthesizing active radiation that reaches 2.6% over vegetative period. This is one of the greatest indexes of solar energy utilization by vegetation communities in the Temperate Zone (Drosdov, 1969).

The efficient functioning of photosynthesizing apparatus provides generation of great mass of primary production. In the most productive spruce forests on the Valdai Upland, net primary production reaches 18-20 t/ha per year. Average level of net primary production for mature forests accounts 12-13 t/ha per year, that is typical for many forest ecosystems of the temperate zone (Bazilevich, Grebenshchikov, Tishkov, 1986).

Structure and mass of annual growth composing more than 90% of primary production in mature spruce forests are variable and have long-term dynamics depending on weather and fructification cycling. In the years, when the spruce fructifies, mass increment of needles, branches and wood reduces proportionally to mass of formed generative organs. In the years, when abundant fructification occurs, production of standing trees decreases on the average by 10% and structure of primary production changes significantly. In the same years mass of generative organs reaches 10-12% of standing-trees production of under simultaneous decrease of shoots mass by 30-40% and of wood by 20-25% (Danilov, 1953; Glazov, Tishkov, 1979; Glazov, Chernyshev, 1979; Glazov, 1990; 2000).

Phytophages mass in comparison with the primary production

is very small because of the domination of the perennial plant parts, which are not used by the consumers. Phytophages use only 2-3% of the primary production. The rest part of it remains in annual growth or goes into fall. Phytophages selectively affect the elements of primary production and even having small biomass play an important role in production process. Efficiency of the primary production usage by phytophages increases 2-3 times in the years of abundant fructification.

These changes in structure of the tree layer production are followed by its increase availability for phytophages, which more effectively use one-year old needles and generative organs and may consume 3-5% of primary production. Periodicity of spruce fructification allows phytophages to use available primary production more completely. That is typical for other dark conifer forests (Petruševič, Grodzinskiy, 1973; Glazov, 1986).

Usage of primary production in spruce forests is in the dynamic equilibrium with its generation. Regulation of trophic relations between tree-edificator and phytophages is carried out through the limitation of available food and thus number of consumers.

Number of phytophagous insects (phyllo- and carpo-phages) is maintained at a relatively constant level during the long period and invasions don't take place (Glazov, 1986; 2000). Size of animal-related losses of primary production is in inverse relation with the volume of production available for phytophages, which have their own long-term dynamics.

Role of phyllophagous insects in consumption of needles and shoots and in biological cycling becomes prominent only in the years, when trees fructify is abundant, when spruce forests form minimal production. In these years phyllophagous insects (needle grazing and suckling) take off 10-15% of the needle and shoot production and influence greatly on the photosynthesis organs' increment. This may come up to the critical level of sustainability of some trees to the zoogenous danger; it is 25-30% for a spruce. When spruce forests do not fructify and generate maximal production of needles, consumption of it by phyllophagous insects becomes 2-3 times lower. In these years phytophages role is not determined by direct consumption of the primary production but by environment activity. Disturbances caused by needle-eating insects stimulate formation of additional production of needles and shoots, thus affecting structure and architectonics of annual growth of tree canopies. All these regulatory functions of phytophages manifest themselves mainly under

low density of phytophagous insects, when animal-related losses do not exceed 20-25% of needle primary production. Above this level, compensatory response of trees to consumption of a part of annual increment of green phytomass is hampered, resulting in decreasing of primary production. There are significant differences between compensatory reactions of conifer species and of broad-leaved ones to disturbances caused by phytophages. Broad-leaved tree species have well-developed mechanisms for restoration of foliage destroyed by phytophages, as manifested in secondary vegetation of leaves, that results in minimal losses of primary production (Rafes, 1968; Zlotin, Khodasheva, 1974; Domnikov, 1986 et al.).

Most of conifer trees suffer from defoliation, and dying off of trees as a result of their weakening and occupation frequently follows the 30% needle mass loss by secondary insect-pests (Vorontsov, 1975; Iyerusalimov, 1984). Thus, reproductive mass of phyllophagous insects occurs in the conifer forests rarely, but in case of occurrence, it is followed by animal-related successions (Stark, 1932; Frideriks, 1932; Isaev, Khlebopros, 1973; White, 1978; Whitteker, 1979).

Consumers of the generative organs in spruce forests are presented by insects and carpophagous vertebrates, most of which are widely distributed in coniferous forests of the Palearctic. Mechanisms of interactions between spruce, a principal feeding tree species, and consumers of its generative organs evolved under variation of food reserves available for the animals from year to year depending on periodicity of the tree fructification. Many tree species, seeds of which are intensively used by consumers, have developed the described feature of production process (Rohmeder, 1967; Silvertown, 1980; Walter, Breckle, 1989).

Needle-eating insects and carpophagous vertebrates are the principal consumers of the generative organs and are widely spread in the conifer forests of Palearctic. All processes of correlations between spruce and consumers of its generative organs from the evolution point of view were formed in the conditions of changing available reserves of their food connected with the periodical spruce fructification. They are not necessarily alternative competitors since abundance of their populations is regulated by different factors. Such peculiarity of the productive process formed in many tree species, seeds of which are intensively used by consumers (Stadnitskiy et al., 1978; Rohmeder, 1967; Silvertown, 1980; Walter, Breckle, 1989).

Many generative organs' consumers (needle eating insects and carpophagous vertebrates) with different consuming self population maintaining strategies are included into "the spruce group". They are not mutually exclusive while competition because their numbers are regulated by other factors. Insects survive the years of poor harvest by using the mechanism of larva diapauses changing in time that allows offspring of the same year consuming several crops. Parasitic insects, many of which also have formed diapauses maintaining stability of their population, play an important role in regulation abundance of the considered insects (Stadnitskiy et al, 1978). Activity of carpophagous vertebrates has lower importance for population development of needle-eating insects.

Our researches showed that interspecific and intraspecific competitions among needle-eating insects take place mainly in the years of poor harvest, when density of their occupation of strobiles increases greatly (Glazov, 1985; 1990, 2000). In these cases, species and individuals, which were the first to occupy strobiles, offers the advantages (Stadnitskiy et al, 1978).

Population number of the needle-eating insects is maintained on the relatively stable level, while their food resource may change greatly. Poor yield of strobiles is a major factor limiting impact of needle-eating insects on production of generative organs of the spruce. Insects have the greatest influence on production of seeds and female strobiles in the lean years, while in the years of rich harvest the influence is minimal.

Carpophagous vertebrates directly depend on competitive relations with needle-eating insects. They feel the lack of food in the years of poor harvest, when insects consume spruce seeds almost completely. On the contrary, all types of consumers are provided with food when fructification is abundant, and environmental function of carpophagous vertebrates becomes especially pronounced.

In the course of evolution, carpophagous vertebrates formed various ways to survive years of poor harvest. Carpophages adapted only to a particular kind of seeds are not capable to consume substitution food, so they have to migrate. Most of birds and small mammals may use other kinds of food or make reserves of seeds. These circumstances increase numbers of unspecific seed-eaters (Formozov, 1976; Smith, 1970).

It is the years of low seed production, when phytophages consume all of it. That's why they don't negatively influence on natural renewal of spruce forests only in years of big seed production. They

are among the factors limiting ground reserve of seeds and thinning the seedlings, thus resulting in formation of animal-related mosaic structure of forest renewal. Phytophages play an important role in elimination of spruce sprouts thus causing the lowering of intraspecific competitions among seedlings. Phytophages life activity is one the abundance regulating factors of juvenile plants at the first stages of the tree layer generative alternation, as it has been recorded for many types of conifer forests (Spurr, Barnes, 1984; Glazov, 1985; Lawrens, Redislike, 1962). Natural renewal and formation of spruce regrowth is provided by periodical formation of surplus production of seeds that is not consumed completely by all groups of consumers. Maximum of the seed-consumers number is not simultaneous with the fructify abundance. Such lack of synchronism is responsible for development of so-called renewal "waves", which provide formation of new spruce trees generation.

Thus, we may suppose that permanent variations of reserves and quality of principal food resources occur due to fructify periodicity in spruce forests, providing existence of many consumers, which are not necessarily alternatives in competitive activity and maintain sustainable functioning of spruce forest ecosystems. Periodicity of spruce fructification contributed to the fact that a group of phytophages formed specific adaptations to life under changing food resources. Their life activity favored this periodicity through the limitation of edificators' generative organ production in the years with poor seed harvest.

Consumption of great resource of spruce seeds by vertebrates is followed by growth of their population. Especially significant changes occur in populations of small mammals (voles, squirrel and shrews) and some birds (crossbill and siskin). These mammals may rapidly increase population resulting in formation of great amount of ecosystem secondary production at the level of the first order consumers. Thus population cycles of many fur-bearing animals are indirectly related to periodicity of fructification of principal forest-forming tree species in taiga conifer forests. Formation of great secondary production is followed by transition of matter and energy at higher trophic layers under simultaneous decrease of conservative part of primary production (wood), thus resulting in intensification of biological turnover.

It should be marked that abundance of most vertebrate animals, phytophages and predators, fluctuate depending on fructification. Creation of the secondary production and intensification

of biological cycling depend on the fructification periodicity. Small mammals play the leading role in those processes. Being in high abundance they may consume 50-60% of the ground seed reserves. Voles have great influence on mosaic of spruce regeneration and on seedlings during first two years of their life. High shrew number after the productive years plays an important role in the soil invertebrates' consumption and creation of their groups' micro mosaic in litter and soil of spruce forests.

Activity of phytophages is important for creation of primary and secondary productions and for the organic matter destruction. Long-term cycles depending on periodicity of fructification and consumers activity are traced in biological turnover of spruce forest ecosystems. Existence of these cycles should be taken into account when planning forest works, determining primary production, making dendrochronological analysis of wood growth and monitoring current state of spruce forests.

Major part of primary production enters detritus chains, missing phytophages in spruce forests. Thus most heterotrophs participate in detritus cycle. Microorganisms, such as fungi and bacteria, play a leading role in the processes of mortmass destruction in all types of spruce forest. Near 80-90% of all destructed fall mass is involved into the biological turnover due to activity of these organisms together with abiotic factors (leaching and etc.) (Glazov, 1979, 1985, 1986).

Soil invertebrates destroy fall of grasses, leaves, trees and dwarf shrubs, acting as catalysts of microbiological processes. Thus the role of the invertebrate saprophilous complex in destruction processes is mostly pronounced in wood-sorrel and nemoral spruce forests, where abundance and activity of soil fauna is the greatest. Seasonal, climatic and succession changes in rate of the processes involving dead organic matter into the biological turnover and also in contribution of various organisms in this processes are traced in detritus cycle of spruce forest ecosystems. Periodic intensification of the fall and litter involvement rate into the biological turnover is caused by fructification of the spruce and is typical for spruce forests. This process results from the high activity of phytophages and intensifies the destruction.

Rate of the dead organic matter turnover is different in various types of spruce forests on the Valdai Upland. Process of plant residues destruction is from two to three times faster in nemoral-wood-sorrel and wood-sorrel spruce forests developed on sod podzolic soils than

in green moss spruce forests developed on podzolic soils. Rate of organic matter turnover naturally increases in succession series from the earlier stages to the latest ones because of the reducers' increasing activity and mass. At the same time fungi and bacteria play the leading role in destruction on all stages of spruce forests development. They consume the most mort matter. Mesofauna role in destruction grows in wood sorrel and nemoral spruce forests.

Long-term researches in Valdai spruce forests have shown that animal role in functioning of these communities at various stages of their development is exceptionally multiform and important. Various trophic groups of animals are the components of biotic mechanisms regulating ecological linkages, thus providing dynamic stability in functioning of these forest communities.

Researches of the animal environment activity during the succession of the Valdai forest ecosystems are of great importance. Natural and anthropogenous factors may influence the animals' populations, which in their case may cause zoogenic processes.

Elements' migrations conducted by the animals' population during the forest ecosystems' development may be the second important direction of investigation. The first researches of those processes have been already done by us (Bazilevich et al., 1986), but more interesting result can be obtained future.

Influence of the forestry on the character of the relationships of spruce and animal population is the third question for researches.

Абатуров Б.Д. О механизмах естественной регуляции взаимоотношений растительноядных млекопитающих и растительности//Зоол. журн. 1975. 54. Вып. 5. С. 741-751.

Абатуров Б.Д. Почвообразующая роль животных в биосфере //Биосфера и почвы. М.: Наука, 1976. С. 56-69.

Абатуров Б.Д. Биопродукционный процесс в наземных экосистемах (на примере пастбищных типов). М.: Наука, 1979. 130 с.

Абатуров Б.Д. Особенности трофических взаимодействий типа «фитофаги-растения» в экосистемах пастбищ//Фитофаги в растительных сообществах. М.: Наука, 1980. С. 30-41.

Абатуров Б.Д. Млекопитающие как компонент экосистем (на примере растительноядных животных в пустыне). М.: Наука, 1984. 288 с.

Абражко М.А. Закономерности распределения и фракционный состав биомассы подземных частей//Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги. Л., 1973. С. 109-116.

Алейникова М.М., Порфирьев В.С., Утробина Н.М. Парцеллярная структура елово-широколиственных лесов востока европейской части СССР. М.: Наука, 1979.

Алексеев В.А. Главнейшие компоненты годичной продукции веществ//Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги. Л., 1973. С. 119-125.

Алексеев В.А. Режим радиации в сообществах еловых лесов//Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги. Л.: Наука, 1973. С. 144-162.

Алексеев В.А., Карпов В.Г. Общие запасы биомассы//Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги. Л.: Наука, 1973.

Андерсон Дж. М. Экология и науки об окружающей среде: биосфера, экосистемы, человек. Л.: Гидрометеиздат, 1985. 165 с.

Арнольди К.В., Матвеев В.А. Население жуужелиц (*Carabidae*) лесов у южного предела тайги и ее изменения на вырубках//Экология почвенных беспозвоночных. М.: Наука, 1973. С. 131-143.

Арвисто Э. Разложение и превращение органического вещества в дерново-карбонатных и бурых почвах//Сб. научн. тр. ЭСХА. Тарту. 1970. Вып. 65. С. 203-239.

Бабьева И.П., Мирчинк Т.Г., Скворцова И.Н. и др. Бактерии, грибы и дрожжи в дерново-скрытоподзолистых почвах Валдайской возвышенности//Почвы и продуктивность растительных сообществ. М.: Изд-во МГУ, 1974. Вып. 2. С. 142-152.

Базилевич Н.И. Продуктивность, биогеохимия современной биосферы и функциональные модели экосистем//Почвоведение. 1979. 2. С. 5-21.

Базилевич Н.И. Некоторые критерии оценки структуры и функционирования природных, зональных геосистем// Почвоведение. 1983. 2. С. 27-40.

Базилевич Н.И. Биологическая продуктивность экосистем Северной Евразии. ИГРАН. М.: Наука, 1993. 293 с.

Базилевич Н.И., Родин Л.Е. Географические закономерности продуктивности и круговорота химических элементов в естественных и культурных фитоценозах//Биологическая продуктивность и круговорот элементов в растительных сообществах. Л.: Наука, 1971. С. 5-32.

Базилевич Н.И., Родин Л.Е., Розов Н.Н. Географические аспекты изучения биологической продуктивности. Л.: Географическое общество СССР, 1970. 28 с.

Базилевич Н.И., Гребенчиков О.С., Тишков А.А. Географические закономерности структуры и функционирования экосистем. М.: Наука, 1986. 297 с.

Базилевич Н.И., Титлянова А.А. Особенности функционирования травяных экосистем в сравнении с лесными и пустынными//Математическое моделирование в экологии. М.: Наука, 1978. С. 65-100.

Базилевич Н.И., Тишков А.А. Продуктивность лесных экосистем бореального и суббореального поясов СССР//Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеиздат, 1983. Т. 6. С. 46-68.

Барабин А.И., Совершаев П.Ф. Случай массовой гибели генеративных почек ели в период осеннего и зимнего покоя//Бюлл. МОИП, отд. биол. 1970. Т. 75. Вып. 4. С. 95-98.

Басов В.А. Семеношение хвойных как основа воспроизводства лесных ресурсов на Европейском Севере//Биологические проблемы Севера. VII Симпозиум. Петрозаводск. 1976. С. 10-12.

Басов В.А. Влияние климата на качество семян сосны, ели и продуктивность хвойных лесов таежной зоны//Финно-угорский мир: состояние природы и региональная стратегия защиты окружающей среды. Сыктывкар, 1997. С. 19-21.

Басов В.А. Динамика урожайности семян хвойных деревьев// В кн. Закономерности полувековой динамики биоты девственной тайги Северного Предуралья. Сыктывкар, 2000. С. 22-30.

Берг Л.С. Географические зоны Советского Союза. М.: Географгиз, 1947. Т. 1. 397 с.

Бобров А.А., Коробов Е.Д., Дорофеева Е.И., Трофимов С.Я. К характеристике почвенной мезо и нанофауны ненарушенных ельников Центрально-лесного государственного биосферного заповедника // Вест. МГУ, Сер. 17 Почвоведение. 1994. 4. С. 44-52.

Бобров А.А., Коробов Е.Д., Дорофеева Е.И., Трофимов С.Я., Казакевич А.А. Влияние ветровальных нарушений на структуру мезо и нанофауны почв (на примере ельников Центрально-лесного заповедника) // Вест. МГУ, Сер. 17 Почвоведение. 1997. 3. С. 41-48.

Богоев В.М. Количественная оценка численности, биомассы и биологической активности микроорганизмов в экосистемах природных зон. Автореф. канд. дисс. М., 1981. 24 с.

Бойчук В.А. О подзолообразовании на карбонатной морене и ленточной глине в условиях Валдайской возвышенности // Дерново-подзолистые почвы. М.: МГУ, 1967. С. 36-43.

Буланова-Захваткина Е.М. Панцирные клещи орибатиды. М.: Высшая школа, 1967. 254 с.

Бурова Л.Г. Географические аспекты формирования группировок макромицетов симбиотрофов // Современные проблемы географии экосистем. Тез. докл. Всес. Совещ. М.: Институт географии АН СССР, 1985. С. 111-113.

Бызова Ю.Б. Влияние авиахимической обработки на фауну почвенных беспозвоночных темнохвойных лесов // Зоол. журн. 1964. 43. С. 488-502.

Вальтер Г. Растительность земного шара: Эколого-физиологическая характеристика. Т. 2 Леса умеренной зоны. М.: Прогресс, 1974. 423 с.

Вальтер Г. Общая геоботаника. М.: Мир, 1982. 264 с.

Ванин С.И. Древесиноведение. М.-Л., 1949.

Варлыгин Д.А., Базилевич Н.И. Связи продукции зональных растительных формаций с некоторыми параметрами климата // Изв. РАН, Сер. геогр. 1992, 1. С. 23-32.

Ватковский О.С. Анализ формирования первичной продуктивности лесов. М.: Наука, 1976а. 116 с.

Ватковский О.С. Структура и динамика хвойных лесов Валдая и некоторые вопросы их первичной продуктивности // Почвы и продуктивность растительных сообществ. М.: Изд-во МГУ, 1976б. Вып. 3. С. 55-64.

Ватковский О.С., Гришина Л.А., Лидов В.П., Бабьева И.П. Почвы и продуктивность ельников Валдая // Почвы и продуктивность растительных сообществ. М.: Изд-во МГУ, 1972. С. 131-149.

Ватковский О.С., Головенко С.В., Гришина Л.А. и др. Экология и продуктивность геохимически автономных ельников Валдая//Почвы и продуктивность растительных сообществ. М.: Изд-во МГУ, 1974. Вып. 2. С. 89-141.

Виноградский С.Н. Микробиология почвы. М.-Л.: АН СССР, 1952. 792 с.

Вительс Л.А. Характеристики барико-циркулярного режима. Л.: 1965.

Владышевский Д.В. Экология лесных птиц и зверей (Кормодобывание и его биоценотическое значение). Новосибирск: Наука, 1980. 264 с.

Воронцов А.И. Лесная энтомология. М.: Высшая школа, 1975. 368 с.

Второв П.П. Проблемы изучения наземных экосистем и их животных компонентов. Фрунзе: Илым, 1971. 56 с.

Гагарина Э.И. Микроморфологическая характеристика дерново-карбонатных и дерново-подзолистых почв на карбонатной морене//Дерново-подзолистые почвы. Л.: ЛГУ, 1967. С. 80-97.

Гельцер Ю.Г. Сравнительная характеристика фауны Protozoa целинных и окультуренных почв Московской области//Почвенные беспозвоночные Московской области. М.: Наука, 1982. С. 5-25.

Геология СССР. М.: Недра, 1971. 503 с.

Геоморфология и четвертичные отложения Северо-Запада европейской части СССР: Ленинградская, Псковская и Новгородская области. Л.: Наука, 1979. 256 с.

Герасимов И.П., Грин А.М. Экспериментальный полигон для изучения природных и антропогенных геосистем центральной части Русской равнины (характеристика, программа, результаты)//Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1976, 1. С. 18-28.

Герасимов И.П., Исаков Ю.А., Панфилов Д.В. Внутренний оборот веществ в главных типах природных экосистем на территории СССР//Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1972. 2. С. 5-11.

Герасимов И.П., Марков К.К. Развитие ландшафтов СССР в ледниковый период//Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.-Л.: АН СССР, 1941. С. 7-27.

Герасимов И.П., Грин А.М., Дроздов А.В. и др. Очередные задачи биогеоценологии и итоги работ биогеоценологических стационаров (БГЦС)//Известия АН СССР. Сер. геогр. 1972 2.

Гиляров М.С. Зоологический метод диагностики почв. М.: Наука, 1965.

Гиляров М.С. Учет мелких членистоногих (микрофауны) и нематод//Методы почвенно-зоологических исследований. М.: Наука, 1975. С. 30-43.

Гиляров М.С., Шарова И.Х. Почвенная фауна ельников района Павловской Слободы как показатель почвенных и лесорастительных условий//Материалы по фауне и экологии животных: Ученые записки МГПИ им. В.И. Ленина. М., 1965. С. 383-397.

Гиляров М.С., Стриганова Б.Р. Роль почвенных беспозвоночных в разложении растительных остатков в круговороте веществ//Итоги науки. Зоология беспозвоночных. Т. 5 (Почвенная зоология). М., 1978. С. 8-69.

Глазов М.В. О роли остромордых лягушек в регуляции численности беспозвоночных в биоценозе дубравы//Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1975. 6. С. 59-66.

Глазов М.В. Структура и особенности функционирования биоты ельников южной тайги Валдая//Организация экосистем ельников южной тайги. М.: Институт географии АН СССР, 1979. С. 10-29.

Глазов М.В. Участие растительноядных животных в формировании первичной продукции ельников южной тайги//Растительноядные животные в биогеоценозах суши. Материалы Всес. совещания. М.: Наука, 1982. С. 58-64.

Глазов М.В. Роль животных в функционировании экосистем ельников южной тайги: Автореф. дисс. канд. географ. наук. М., 1985. 24 с.

Глазов М.В. Продуктивность экосистем еловых лесов Валдая и роль животных в их функционировании//Структура и функционирование экосистем южной тайги. М.: Институт географии АН СССР, 1986. С. 157-176.

Глазов М.В. Роль животных в формировании продукции генеративных органов ели и их конкуренция за семена//Экология животных лесной зоны. М.: Моск. обл. пед. ин-т. 1990. С. 111-126.

Глазов М.В. Потребители генеративных органов ели - адаптации, конкуренция и влияние на естественное возобновление//Зоол. журн. 2000. Т. 79. 4. С. 437-445.

Глазов М.В., Глазов П.М. Влияние почвенно-геоморфологического разнообразия на продуктивность экосистем//Проблемы охраны и изучения природной среды Русского Севера. Мат. Научно-практ. конф., посвящ. 25 летию запов. «Пинежский». 1999. С. 58-60.

Глазов М.В., Тишков А.А. Особенности функционирования экосистем ельников южной тайги//Тезисы докладов 23 Межд. географ. конгр. М.: 1976. Т. 12. С. 116-112.

Глазов М.В., Тишков А.А., Макридин А.И. Влияние фитофагов на формирование зеленой фитомассы ели//Организация экосистем ельников южной тайги. М.: Институт географии АН СССР, 1979. С. 16-25.

Глазов М.В., Тишков А.А., Чернышев Н.В. Значение деятельности животных в репродуктивном цикле ели//Бюлл. МОИП. 1978. Вып. 5. С. 16-25.

Глазов М.В., Тишков А.А., Чернышев Н.В. Особенности функционирования экосистем ельников южной тайги//Тайга в глобальной экосистеме Земли. Иркутск: Институт географии СО АН СССР, 1978. С. 70-73.

Глазов М.В., Чернышев Н.В. Плодоношение ели и значение деятельности животных в ее репродуктивном цикле//Организация экосистем ельников южной тайги. М.: Институт географии АН СССР, 1979. С. 131-157.

Глазов М.В., Кручина С.Н., Войцик А.С. Население почвообитающих беспозвоночных в экосистемах ельников Валдая// Структура и функционирование экосистем южной тайги. М.: Институт географии АН СССР, 1986. С. 243-261.

Головенко С.В., Лазукова Г.Г., Шуйцев Ю.К. Уровни продуктивности коренных сообществ северной части Валдайской возвышенности//Почвы и продуктивность растительных сообществ. М.: Изд-во МГУ, 1976. Вып. 3. С. 73-96.

Гортинский Г.Б. Опыт анализа погодичной динамики продуктивности еловых древостоев в биогеоценозах южной тайги//Экспериментальное изучение биогеоценозов тайги. Л., 1969. С. 33-49.

Гортинский Г.Б. Опыт причинного анализа факторов, определяющих погодичную динамику прироста древесины// Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги. Л., 1973. С. 204-222.

Гортинский Г.Б. Климат и погодичная изменчивость метеофакторов. В кн.: Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги. Л.: Наука, 1973. С. 6-18.

Гортинский Г.Б., Бакулина Л.А. О фитоценологических факторах дифференциации и прироста древесины//Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги. Л., 1973. С. 242-246.

Григорьев А.Ю. Влияние отмерших стволов ели на некоторые свойства песчаных, скрытоподзолистых почв//Организация

экосистем ельников южной тайги. М.: Институт географии АН СССР, 1979. С. 179-184.

Гришина Л.А., Васильевская В.Д., Самойлова Е.М. Типы биологического круговорота в некоторых природных зонах СССР//Почвы и продуктивность растительных сообществ. Вып. 3. М., 1976. С. 5-18.

Гришина Л.А., Владыченский А.С. Опад и подстилка хвойных лесов Валдая//Почвы и продуктивность растительных сообществ. М.: Изд-во МГУ, 1978. Вып. 4. С. 15-50.

Гришина Л.А., Коротков К.О. Структура населения и биомасса крупных почвенных беспозвоночных в экосистемах ельников и сосняков Валдая//Почвы и продуктивность растительных сообществ. М.: Изд-во МГУ, 1976. Вып. 3. С. 114-139.

Гроссет Г.Э. Пути и время миграции лесных крымско-кавказских видов на территорию Русской равнины и последующие изменения их ареалов в связи с эволюцией ландшафтов//Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1976. Т. 72. С. 47-76.

Гусев В.И., Римский-Корсаков М.Н. Определитель поврежденных лесных и декоративных деревьев и кустарников Европейской части СССР. М.-Л.: Гослесбумиздат, 1951. 580 с.

Гродзинский А.М. Аллелопатия в жизни растений и их сообществ. Киев.: Наукова Думка, 1965. 200 с.

Данилов Д.Н. Урожай семян ели и его использование белкой, клестами и большим пестрым дятлом//Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1937. Т. 46. Вып. 5. С. 293-297.

Данилов Д.Н. Периодичность плодоношения и географическое размещение урожаяев семян хвойных пород. М.: Гослесбумиздат, 1952. 60 с.

Данилов М.Д. Влияние плодоношения на структуру годичного слоя у ели//Ботан. журн. 1953. Т. 38, 3. С. 367-377.

Добровольский Г.В., Бобров А.А., Головченко А.В., Дорофеева Е.И., Коробов Е.Д., Старикова О.В., Трофимов С.Я. Структурно-функциональная организация почвенной биоты в ненарушенных ельниках Южной тайги (на примере ЦЛГБЗ)//Изв. РАН. Сер. биол. 1997. 4. С. 484-494.

Добродеев О.П. Ресурсы свободного кислорода биосферы//Природа: Научно-попул. журн. АН СССР. М.: Наука, 1977, 4. С. 65-69.

Долгошов О.П. Опыт классификации древесных пород и кустарников по интенсивности их плодоношения//География плодоношения лесных древесных пород, кустарников и ягодников, значение их урожая в народном хозяйстве и жизни фауны. М.: Институт географии АН СССР, 1964. С. 9-13.

Дубравы лесостепи в биогеоценологическом освещении. М.: Наука, 1975. 374 с.

Дылис Н.В., Карпов В.Г., Цельникер Ю.Л. Изучение растительности как компонента биогеоценоза//Программа и методика биогеоценологических исследований. М.: Наука, 1966. С. 83-147.

Дылис Н.В., Носова Л.М. Фитомасса лесных биогеоценозов Подмосковья. М.: Наука, 1977. 144 с.

Дыренков С.А. Структура и динамика ельников средней и южной тайги на Европейском Севере. Автореф. докт. дисс. Л., 1976. 42 с.

Дыренков С.А. Ельники как стабилизирующий компонент таежного биома на Европейском Севере//В сб.: Тайга в глобальной экосистеме Земли. Иркутск, 1978. С. 53-58.

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

Дыренков С.А., Авдеев А.Н. Прошлое и настоящее лесов Новгородской области//Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 94. Вып. 4. С. 89-101.

Дыренков С.А., Глатцель Г.В. Эффект концентрации элементов питания в хвое ели - один из механизмов устойчивости растений//Ботан. журн. 1976. 61. 5. С. 611-620.

Заблоцкая Л.В. Растаскивание семян хвойных и липы землеройками бурозубками//Труды Приокско-Террасного гос. зап. пов. 1957. Вып. 1. С. 242-247.

Забоева И.В., Русанова Г.В., Слобода А.В. Биопродуктивность ельников средней и северной тайги Коми АССР//Растительные ресурсы. Журн. АН СССР. Л.: Наука, 1975. Т. 9, 1. С. 100-109.

Звягинцев Д.Г., Бабьева И.П., Добровольская Т.Г., Зенова Г.М., Лысак Л.В., Мирчинк Т.Г. Вертикально-ярусная организация микробных сообществ лесных биогеоценозов //Микробиология. 1993. Т. 62. Вып. 1. С. 5-36.

Злотин Р.И. Роль беспозвоночных в минерализации растительного опада//Проблемы почвенной зоологии. Материалы 3 Всес. совещ. М.: Наука, 1969. С. 74-75.

Злотин Р.И. Деструкция растительного опада в лесостепных экосистемах: животные, микроорганизмы, абиогенные факторы/Гетеротрофы в экосистемах Центральной лесостепи. М.: Институт географии АН СССР, 1979. С. 148-194.

Злотин Р.И., Ходашева К.С. Роль животных в биологическом круговороте лесостепных экосистем. М.: Наука, 1974. 200 с.

Злотин Р.И., Чуканова А.В. Скорость разрушения клетчатки как показатель интенсивности микробиологических процессов в лесостепных экосистемах//Топологические аспекты изучения поведения вещества в геосистемах. Иркутск: Институт географии СО АН СССР, 1973. С. 213-216.

Иерусалимов Е.Н. Вспышки массового размножения листо- и хвоегрызущих насекомых и сукцессионный процесс в лесном биогеоценозе//Чтения памяти акад. В.Н. Сукачева. М.: Наука, 1984. С. 57-84.

Имшенецкий А.А. Микробиология целлюлозы. М.: АН СССР, 1953. 254 с.

Исаев А.С., Хлебопрос Р.Г. Принцип стабильности в динамике численности лесных насекомых//Докл. АН СССР, 1973. Т. 208. 1. С. 225-227.

Исаков Ю.А., Панфилов Д.В. Основные аспекты средообразующей деятельности животных//Средообразующая деятельность животных. М.: Институт географии АН СССР, 1970. С. 5-8.

Исаков Ю.А., Казанская Н.С., Панфилов Д.В. Классификация, география и антропогенная трансформация экосистем. М.: Наука, 1980. 226 с.

Исаченко Т.И. Провинциальное расчленение таежной области в пределах европейской части СССР и Урала//Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. Л.: Наука, 1977. С. 47-58.

Казимиров Н.И., Морозов Р.М. Биологический круговорот веществ в ельниках Карелии. Л.: Наука, 1973. 175 с.

Карпачевский Л.О. Лес и лесные почвы. М., 1981. 264 с.

Карпачевский Л.О., Киселева Н.К. О методике учета опада и подстилки в смешанных лесах//Лесоведение. 1968. 3. С. 51-65.

Карпачевский Л.О., Перель Г.С. Роль беспозвоночных в разложении лесного опада//Проблемы почвенной зоологии. М.: Наука, 1966.

Казанская Н.С., Соболева Т.К., Тишков А.А. Естественное возобновление ели в еловых лесах Валдая//Организация экосистем ельников южной тайги. М.: Институт географии АН СССР, 1979. С. 158-175.

Каппер О.Г. Хвойные породы. Лесоводственная характеристика. М.-Л., Гослесбуиздат, 1954. 304 с.

Карпов В.Г. Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. Л.: Наука, 1969. 336 с.

Карпов В.Г. Растительный покров//Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги. М.: Наука, 1973. С. 22-25.

Карпов В.Г., Шапошников Е.С. Еловые леса территории//Факторы регуляции экосистем еловых лесов. Л.: Наука, 1983. С. 7-34.

Козлова Г.И. Растительность и геоботанические районы//Природное районирование Новгородской области. Л.: Изд-во ЛГУ, 1978. С. 156-191.

Козловская Л.С. Почвенная фауна и ее сезонная динамика в заболоченных лесах Кадниковского лесничества Вологодской области//Тр. ин-та леса. 1962. Т. 52. С. 210-229.

Колесниченко М.В. Биохимические взаимовлияния древесных растений. М.: Наука, 1968. 150 с.

Количественные методы в почвенной зоологии/Под ред. Гилярова М.С., Стригановой Б.Р. М.: Наука, 1987. 288 с.

Кондаков Ю.П. Энтомофаги и их значение в сопряженных очагах хвое- и листогрызущих вредителей в лесах Средней Сибири//Исследования по биологическому методу борьбы с вредителями сельского и лесного хозяйства. (Докл. к симпозиуму 17-20 ноября 1964 г.). Новосибирск, 1964. С. 151-154.

Кондаков Ю.П. Хвое- и листогрызущие насекомые - вредители лесов бассейна озера Байкал//Фауна лесов бассейна озера Байкал. Новосибирск: Наука, 1979. С. 5-43.

Константинов А.Р. Испарение в природе. Л.: Наука, 1963. 590 с.

Корганова Г.А. Раковинные амёбы (*Testacida*) лесных почв Московской области//Почвенные беспозвоночные Московской области. М.: Наука, 1982. С. 25-40.

Коробов Е.Д. О соотношении беспозвоночных в генетических горизонтах почв южно-таежных ельников//Генезис и экология почв Центрально-лесного государственного заповедника. М.: Наука, 1979а. С. 230-236.

Коробов Е.Д. Распределение почвообитающих беспозвоночных в связи со структурой почвенного покрова в южной подзоне тайги//Генезис и экология почв Центрально-лесного государственного заповедника. М.: Наука, 1979б. С. 237-248.

Коробов Е.Д., Гельцер Ю.Г. Почвообитающие беспозвоночные — показатели основных типов ельников Центрально-лесного государственного заповедника//Проблемы и методы биологической диагностики и индикации почв. М.: Наука, 1976. С. 261-278.

Коротков К.О. Леса Валдая. М.: Наука, 1991. 160 с.

Коротков К.О., Морозов Н.Н. Орнитофауна северной части Валдайской возвышенности//Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1985. Т. 90. Вып. 2. С. 48-53.

Коротков К.О., Морозова О.В. Бриофлора Валдайского лесничества (Новгородская область)//Ботан. журн. 1989. Т. 76, 3. С. 395-406.

Коротков А.А., Новицкий М.В. Процессы гумификации растительных остатков в дерново-подзолистых почвах//Почвоведение. 1969. 6. С. 72-80.

Корчагин А.А. Методы учета семеношения древесных пород и лесных сообществ//Полевая геоботаника. М.-Л., 1960. Т. 11. С. 41-132.

Кошельков С.П. Лесные подстилки еловых и сосновых лесов южной тайги и принципы их классификации. Автор. канд. дисс. М.: МГУ, 1964. 16 с.

Кравков С.П. Материалы по изучению процессов разложения растительных остатков в почве. СПб., 1908. 175 с.

Кравченко В.И. Размеры и вес надземных и подземных частей деревьев ели в древостоях различной густоты//Лесной журн., 1964. 1. С. 45-47.

Красильников Н.А. Выделение ферментов корнями высших растений//Докл. АН СССР. 1952. Т. 87. 2. С. 309-312.

Крауклис А.А., Михайлов Ю.П. Тайга и ее место в глобальной экосистеме Земли//Тайга в глобальной экосистеме Земли. Иркутск: Институт географии СО АН СССР, 1978. С. 22-26.

Крауклис А.А., Бессолицина Е.П., Кремер Л.К. и др. Динамика геосистем и освоение приангарской тайги. Новосибирск: Наука, 1977. 279 с.

Криволицкий Д.А. Панцирные клещи некоторых типов лесов южной тайги//Защита леса от вредных насекомых. М.: Наука, 1964. С. 124-131.

Криволицкий Д.А. Животный мир почвы. М.: Знание, 1969. 28 с.

Криволицкий Д.А., Чугунова М.Н., Гордеева Е.В., Тарба З.М. Фауна панцирных клещей (*Acariformes, Oribatei*) Московской и сопредельных областей. В кн.: Почвенные беспозвоночные Московской области. М.: Наука, 1982. С. 55-71.

Криволицкий Д.А., Шилова С.А. О структуре биогеоценозов южной тайги//Вестн. МГУ, Сер. географ. 1965. 3. С. 72-75.

Кудряшова И.В. Население почвообитающих беспозвоночных северотаежных биогеоценозов//Основные типы биогеоценозов северной тайги. М.: Наука, 1977. С. 214-229.

Кузнецов Г.В. Роль лосей в переносе энергии в лесных биогеоценозах//Почвы и продуктивность растительных сообществ. М.: МГУ, 1976. Вып. 3. С. 140-147.

Кузнецов Г.В. О влиянии копытных на лесную растительность//Млекопитающие СССР. М.: Наука, 1982. С. 231-232.

Кузнецов Г.В. Влияние лося на лесную растительность в южной тайге//Бюлл. МОИП. Биология. 1983. Т. 88. Вып. 1. С. 21-35.

Кузнецова Н.А. Типы населения коллембол в хвойных лесах европейской части СССР//Экология микроартропод лесных почв. М.: Наука, 1988. С. 24-52.

Куликова В.К. Выщелачивание элементов питания из крон деревьев в еловых и березово-еловых насаждениях Карелии//Труды Всесоюзной конф. по лесному почвоведению. «Лес и почва». Красноярск, 1968. С. 288-295.

Кылли Р.К. Количество, динамика и химический состав фитомассы некоторых лесных и полевых биогеоценозов на почвах буроземного и подзолистого типов Эстонской ССР. Автореф. канд. дисс. 1973. 28 с.

Лархер В. Экология растений. М.: Мир, 1978. 384 с.

Линдеман Г.В. Древоядные насекомые в лесных сообществах//Фитофаги в растительных сообществах. М.: Наука, 1978. С. 63-73.

Ли-Уэнь-Хуа, Сюй Чжен-бан. О возобновлении ели в некоторых типах еловых лесов южной тайги европейской части СССР//Ботан. журн. АН СССР. Л.: Наука, 1961. 46. 2. С. 279-286.

Лыкова С.Д., Мусорок Г.Г. Роль валежа Аяньских ельников севера и юга Дальнего Востока//Биологическая продуктивность ельников. Тарту: 1971. С. 115-118.

Лялин С.П. Песчаные ожелезненные неоподзоленные почвы Валдайской конечно-моренной области. Деп. ВИНТИ. М.: 1975. 26 с.

Мазанцев Г.П. Определение биомассы почвенных беспозвоночных по морфометрическим показателям//Методы почвенно-зоологических исследований. М.: Наука, 1965. С. 100-107.

Мазанцев Г.П. Методы определения биомассы почвенных животных//Количественные методы в почвенной зоологии. М.: Наука, 1987. С. 88-97.

Макфедьен Э. Экология животных. М.: Мир, 1965. 365 с.

Малишевская В.А. Динамика опада и скорость его минерализации//Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги. Л.: Наука, 1973. С. 135-142.

Малишевская В.А., Титов Ю.В. О начальных этапах разложения растительного опада в еловых лесах южной тайги//Экология. 1977. 3. С. 29-35.

Мамаев Б.М. Зоологическая оценка стадий естественного разрушения древесины//Изв. АН СССР, Сер. биол. 1960. 4. С. 610-617.

Мелехов И.С. Задачи и пути изучения лесов Севера//Вест. с.-х. Науки. М.: Наука, 1957. 1. С. 80-88.

Мелехов И.С. Динамическая типология леса//Лесное хозяйство. 1968. 3. С. 15-20.

Мелехов И.С. Лесоведение и лесоводство. М.: Лесная промышленность, 1972. 176 с.

Методы изучения биологического круговорота в различных природных зонах. М.: Мысль, 1975. 183 с.

Мина В.Н. Биологическая активность лесных почв и ее зависимость от физико-географических условий и состава насаждений//Почвоведение, 1957, 10. С. 73-79.

Миняев Н.А., Конечная Г.Ю. Флора Центрально-лесного государственного заповедника. Л.: Наука, 1976. 104 с.

Мирчинк Т.Г. Почвенная микология. М.: Изд. МГУ, 1988. 220 с.

Мирошниченко Е.Д. Об особенностях разложения ветоши и мертвых растительных остатков на лугах//Эколого-биологические особенности луговых и пастбищных растений. М.: 1973. С. 66-76.

Молчанов А.А. Запасы хвой в древостоях различного возраста//Докл. АН СССР. 1949а. Т. 57, 5. С. 34-40.

Молчанов А.А. Предсказание урожая еловых семян//Докл. АН СССР. 1949б. Т. 14. 5. С. 909-912.

Молчанов А.А. География плодоношения главнейших древесных пород в СССР. М.: Наука, 1967. 102 с.

Молчанов А.А. Продуктивность органической массы в лесах различных природных зон. М.: Наука, 1971. 275 с.

Молчанов А.А., Смирнов В.В. Методика изучения прироста древесных растений. М., 1967. 95 с.

Морозов Г.Ф. Учение о лесе. Л.: Госиздат, 1928. 368 с.

Мухин В.А. Разложение древесины базидиальными грибами. Автореф. канд. дисс. Свердловск, 1977. 24 с.

Наумов Ф.В. К биологии еловой шишковой огневки//Л.: ЛенНИИЛХ, 1974. Вып. 21. С. 93-100.

Нечаева Н.Г. Влияние выпаса на пастбища Кара-Кумов как основа пастбищеоборота//Пустыни СССР и их освоение. М.-Л.: АН СССР, 1954. Т. 2. С. 303-369.

Нечаева Н.Г. Реакция пастбищной растительности на выпас скота в Средней Азии//Фитофаги в растительных сообществах. М.: Наука, 1980. С. 5-30.

Ниценко А.А. Еловые леса Ленинградской области//Вестник ЛГУ, 1960. 9. Сер. Биол. Вып. 2. С. 5-16.

Новиков Г.А. Еловые леса как среда обитания и роль в их жизни млекопитающих и птиц//Роль животных в жизни леса. М.: МГУ, 1956. С. 6-165.

Номоканов Л.И. Геоботаническое районирование Валдайского района//Учен. зап. Ленингр. ун-та. Сер. биол. наук. 1954. Вып. 34. 167. С. 174-189.

Носова Л.М., Дылис Н.В. Опыт определения сравнительной скорости разложения органических веществ в лесных биогеоценозах//Лесоведение. 1972. 4. С. 23-29.

Ньюболд П. Методы определения первичной продуктивности лесов. Справочник МБП 2. Новосибирск, 1971. 420 с.

Овчинникова А.И. Характеристика климата и агроклиматическое районирование//Природное районирование Новгородской области. Л.: Изд-во ЛГУ, 1978. С. 49-76.

Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.

Организация экосистем ельников южной тайги. - М.: ИГАН, 1979. 220 с.

Орлов А.Я. Метод определения массы корней деревьев в лесу и возможность учета годичного прироста органической массы в толще лесной почвы//Лесоведение. 1967. 1. С. 64-70.

Орлов А.Я., Мина В.Н. Динамика почвенных факторов в некоторых типах леса. Труды ин-та леса и древесины. 1962. Т. 52. С. 143-105.

Основы лесной биогеоценологии. М.-Л.: АН СССР, 1964. 574 с.

Панфилов Д.В. Географическое распространение функционально-биоценологических групп насекомых на территории СССР//Зональные особенности населения наземных животных. М.: Наука, 1966. С. 39-51.

Паршевников А.Л. Круговорот азота и зольных элементов в связи со сменой пород в лесах средней тайги//Труды ин-та леса и древесины. 1962. Т. 52. С. 196-209.

Перель Т.С. Распределение дождевых червей (*Lumbricidae*) в равнинных лесах европейской части СССР//Pedobiologia. 1965 bd. 4. N/ 1/2/. С. 92-110.

Перель Т.С. Почвенное население ельников южной тайги и его изменение в связи с рубкой леса и при смене пород//Pedobiologia. 1965. 5. С. 102-121.

- Петрусеви́ч К., Гродзи́нский В.** Значение растительноядных животных в экосистемах//Экология. 1973. 6. С. 5-17.
- Плешанов А.С.** Насекомые-дефолианты лиственничных лесов Восточной Сибири. Новосибирск: Наука, 1982. 209 с.
- Поздняков Л.К.** Продуктивность лесов Сибири. В кн.: Ресурсы биосферы. Вып. 1. Л., 1975. С. 43-55.
- Поздняков Л.К., Протопопов В.В., Горбатенко В.М.** Биологическая продуктивность лесов Средней Сибири и Якутии. Красноярск, 1969.
- Покаржевский В.В.** Геохимическая экология наземных животных. М.: Наука, 1985. 300 с.
- Популяционная динамика лесных насекомых.** М.: Наука, 2001. 374 с.
- Протопопов В.В.** Средообразующая роль темнохвойного леса. Новосибирск: Наука, 1975. 328 с.
- Правдин Л.Ф.** Ель европейская и ель сибирская в СССР. М.: Наука, 1975. 178 с.
- Программа и методика биогеоценологических исследований.** М.: Наука, 1974. 403 с.
- Пьявченко Н.И.** Изменение состава лесов на юге Валдайской возвышенности в голоцене//ДАН СССР. 1953. Т. 90. 6. С. 1143-1146.
- Пьявченко В.В.** История лесов Центрально-лесного заповедника в последниковое время//Тр. Комиссии по изучению четвертичного периода АН СССР. 1955. 12. С. 70-90.
- Равкин Ю.С., Лукьянова И.В.** География позвоночных южной тайги Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1976. 338 с.
- Разумовский С.М.** Закономерности динамики биоценозов. М.: Наука, 1981. 232 с.
- Растительность европейской части СССР.** Л.: Наука, 1980. 429 с.
- Рафес П.М.** О роли растительноядных насекомых в лесном биоценозе//Влияние животных на продуктивность лесных биоценозов. М.: Наука, 1966. С. 5-74.
- Рафес П.М.** Роль и значение растительноядных насекомых в лесу. М.: Наука, 1968. С. 234 .

- Рафес П.М., Динесман Л.Г., Перель Т.С.** Животный мир как компонент лесного биогеоценоза. М.-Л.: Наука, 1964. С. 216-298.
- Регуляторная роль почвы в функционировании таежных экосистем.** /Отв. Ред. Г.В. Добровольский. М.: Наука, 2002. 364 с.
- Реймерс Н.Ф.** Птицы и млекопитающие южной тайги Средней Сибири. М.-Л.: Наука, 1966. 420 с.
- Ремезов Н.П., Быкова Л.Н., Смирнова К.М.** Потребление и круговорот азота и зольных элементов в лесах европейской части СССР. М.: АН СССР, 1959. 284 с.
- Риклефс Р.** Основы общей экологии. М.: Наука, 1979. 424 с.
- Римский-Корсаков М.Н., Гусев В.И., Шиперович В.Я., Полу-
бояринов И.И., Яцентковский А.В.** Лесная энтомология. М.-Л.: Гослесбумиздат, 1949. 507 с.
- Родин Л.Е., Базилевич Н.И.** Динамика органического вещества и биологический круговорот в основных типах растительности земного шара. М.-Л.: Наука, 1965. 143 с.
- Рожков А.С.** Дерево и насекомое. Новосибирск: Наука, 1982. 175 с.
- Рыбалов Л.Б.** Смена комплексов почвенной мезофауны в процессе первичного почвообразования на сухих песках (на материале Приокско-Террасного заповедника). Биологическая диагностика почв//Всес. Совещание. «Проблемы и методы биологической диагностики почв и индикации»: Тез. докл. М.: Наука, 1975. С. 232-234.
- Рыбалов Л.Б.** Динамика состава и трофической структуры почвенных беспозвоночных в сукцессионных экогенетических рядах//Особенности животного населения почв Московской обл. М.: Наука, 1994. С. 19-44.
- Рысин Л.П.** Влияние лесной растительности на естественное возобновление древесных пород под пологом леса//Естественное возобновление древесных пород и количественный анализ их роста. М.: Наука, 1970. С. 230 .
- Сахаров М.И.** Радиация и альbedo в лесных фитоценозах// Метеорология и гидрология. 1940. Т. 5. Вып. 6. С. 3-20.
- Северо-Запад РСФСР (Физико-географическое описание).** М.-Л.: АН СССР, 1949. 230 с.

Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952. 391 с.

Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М.: АН СССР, 1962. 378 с.

Скворцова Е.Б., Уланова Н.Г., Басевич В.Ф. Экологическая роль ветровалов. М.: Лесн. пром., 1983. 192 с.

Скворцова И.Н., Бутова Л.Г., Зенова Г.М. Психрофильные микроорганизмы дерново-скрытоподзолистых почв ельников и сосняков Валдая//Почвы и продуктивность растительных сообществ. М.: МГУ, 1976. Вып. 3. С. 108-113.

Симкин Г.Н. Биогеоценозы таежного леса (на примере Пермской области) - М., Изд-во МГУ, 1974. 147 с.

Смирнов В.В. Некоторые вопросы сезонного роста ели//Труды лабор. Лесоведения АН СССР. 1961. 3. С. 51-67.

Смирнов В.В. Сезонный рост главнейших древесных пород. М.: Наука, 1964. 167 с.

Смирнов В.В. Органическая масса в некоторых лесных фитоценозах европейской части СССР. М.: Наука, 1971. 362 с.

Смирнов В.В., Алексеев В.И. Продуктивность надземной части 75-летнего елового древостоя//Растительные ресурсы. 1967. Т. 3. Вып. 4. С. 505-513.

Соболева Т.К. О влиянии неубранного опада и освещенности на процесс возобновления ели (на примере Валдайского района)//Географическое изучение природы и хозяйства. М.: ИГ АН СССР, 1975. С. 97-106.

Соколов Н.Н. Рельеф и четвертичные отложения Центрального-лесного заповедника//Учен. зап. ЛГУ. 124. Сер. геогр. наук. Л., 1949. Вып. 6. С. 52-115.

Соколов Д.Ф., Карпова Н.В. Скорость разложения подстилки и влияние продуктов ее разложения на содержание и состав гумуса почвы сложного сосняка//Леса Подмосквья. М.: Наука, 1965. С. 63-99.

Сочава В.Б. Темнохвойные леса//Растительный покров СССР. Л.: Изд. АН СССР, 1956. Т. 1. С. 139-216.

Сочава В.Б. Геосистемы тайги и проблемы сотворчества человека с таежной природой//Тайга в глобальной экосистеме земли. Иркутск: Институт географии СО АН СССР, 1978. С. 5-13.

Сочава В.Б., Семенова-Тянь-Шанская А.М. Широколиственные леса//Растительный покров СССР. М.-Л., 1956. Т. 1. С. 365-440.

Справочник по климату СССР. Вып. 3. Карельская АССР, Ленинградская, Новгородская и Псковская области. Ч. 2. Температура воздуха и почвы. Л.: Гидрометеиздат, 1965. 343 с.

Справочник по климату СССР. Вып. 3. Карельская АССР, Ленинградская, Новгородская и Псковская области. Ч. 1. Солнечная радиация, радиационный баланс и солнечное сияние. Л.: Гидрометеиздат, 1966а. 79 с.

Справочник по климату СССР. Вып. 3. Карельская АССР, Ленинградская, Новгородская и Псковская области. Ч. 3. Ветер. Л.: Гидрометеиздат, 1966б. 268 с.

Справочник по климату СССР. Вып. 3. Карельская АССР, Ленинградская, Новгородская и Псковская области. Ч. 4. Влажность воздуха, атмосферные осадки и снежный покров. Л.: Гидрометеиздат, 1968.

Спиридонов А.И. Геоморфологические районы Нечерноземного центра Русской равнины//Землеведение. Вып. 6. М.: МГУ, 1963.

Спурр Стефан Г., Барнес Бертон В. Лесная экология. Пер. с 3 англ. изд./Ред. Дыренков С.А. М.: Лесная промышленность, 1984. 480 с.

Стадницкий Г.В. Энтомофауна шишек ели обыкновенной//Лесоведение. 1970. 2. С. 74-84.

Стадницкий Г.В. Опыт построения математической модели выживаемости насекомых в течение поколения//Зоол. журнал. 1971. 7.

Стадницкий Г.В., Бортник А.М. О дискретности популяций//Защита леса. М.: Сб. трудов МЛТИ, 1974. Вып. 65. С. 19-34.

Стадницкий Г.В., Голутвина Л.С. К вопросу о динамике численности вредителей генеративных органов хвойных пород//Защита леса. Л.: 1975. Вып. 1. С. 76-85.

Стадницкий Г.В., Юрченко Г.И., Сметанин А.Н. и др. Вредители шишек и семян хвойных пород - М.: Лесная промышленность, 1978. 168 с.

Старк В.Н. Руководство к учету повреждений леса. М.-Л.: Гос. изд. Сельхоз. колхоз. кооп. литер., 1932. 408 с.

Стриганова Б.Р. Роль почвообразующих беспозвоночных в деструкционных процессах//Роль животных в функционировании экосистем. М.: Наука, 1975. С. 58-61.

Стриганова Б.Р. Питание почвенных сапрофагов. М.: Наука, 1980. 244 с.

Стриганова Б.Р., Чернов Ю.И. Трофические отношения почвенных животных и их зонально-ландшафтные особенности// Структурно-функциональная организация биогеоценозов. М.: Наука, 1980. С. 269-288.

Структура и динамика природных компонентов Пинежского заповедника (северная тайга ЕТР, Архангельская область) биоразнообразии и георазнообразии в карстовых областях. Архангельск, 2000. С. 21-30.

Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги. - Л.: Наука, 1973.

Структура и функционирование экосистем южной тайги. М.: ИГАН, 1986. 294 с.

Сукачев В.Н. Руководство к исследованию типов лесов. М.-Л.: Изд. АН СССР, 1931. 328 с.

Сукачев В.Н. Дендрология с основами геоботаники. Л.: Изд. АН СССР, 1934. 614 с.

Сукачев В.Н. Основные понятия лесной биогеоценологии// Основы лесной биогеоценологии. М.-Л.: Наука, 1964. С. 5-49.

Тимофеев В.П. Отмирание ели в связи с недостатком влаги. М.: Лесное хоз., 1939. 9. С. 6-15.

Титлянова А.А., Тихомирова Н.А., Шатохина Н.Г. Продукционный процесс в агроценозах. Новосибирск: Наука, 1982. 185 с.

Тишков А.А. К методике определения биомассы мхов//Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83. Вып. 1. С. 111-117.

Тишков А.А. Естественная и антропогенная динамика еловых лесов Валдая//Организация экосистем ельников южной тайги. М.: ИГ АН СССР, 1979. С. 30-69.

Тихомирова А.Л. Учет напочвенных беспозвоночных// Методы почвенно-зоологических исследований. М.: Наука, 1975. С. 73-85.

Тихомирова А.Л. Фауна и экология стафилинид (*Coleoptera, Staphylinidae*) Подмосковья//Почвенные беспозвоночные Московской области. М.: Наука, 1982. С. 201-222.

Ткаченко М.Е. Леса Севера. СПб, 1911. 13 с.

Толмачев А.И. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М.-Л.: Изд. АН СССР, 1954. 156 с.

Трескин П.П. Закономерности морфогенеза скелетной части кроны взрослой ели//Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги. Л.: Наука, 1973. С. 222-240.

Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 328 с.

Уткин А.И. Исследования по первичной продуктивности лесов СССР//Лесоведение. 1970. 3.

Уткин А.И. Биологическая продуктивность лесов (методы изучения и результаты)//Лесоведение и лесоводство. Итоги Науки и техники. М.: ВИНТИ, 1975. С. 9-189.

Уткин А.И., Бязров Л.Г., Дылис Н.В., Солнцева О.Н. Вертикально-фракционное распределение фитомассы и принципы выделения биогеогеографических горизонтов в лесных биогеоценозах//Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1969. 1.

Фасулати К.К. Полевое изучение наземных беспозвоночных. М.: Высшая школа, 1971. 285 с.

Федоров С.Ф. Исследования элементов водного баланса в лесной зоне европейской территории СССР. Л.: Гидрометеиздат, 1977. 264 с.

Федоров С.Ф., Марунич С.В. Водный режим лесного водосбора - лог Таежный//Структура и функционирование экосистем южной тайги Валдая. М.: ИГ АН СССР, 1986. С. 18-25.

Федорова Т.Г. Климат города Валдая. Л., 1972. 36 с.

Фолитарек С.С. К биологии обыкновенной землеройки//Зоол. журн. 1940. Т. 19. Вып. 2.

Формозов А.Н. К вопросу о межвидовой конкуренции. Взаимоотношения белки (*Sciurus vulgaris* L.), клестов (*Loxia curvirostris* L.) и большого пестрого дятла (*Dryobates major* L.)//Докл. АН СССР, 1934. Т. 3. Вып. 3. С. 197-201.

Формозов А.Н. Звери, птицы, и их взаимосвязи со средой обитания. М.: Наука, 1976. 310 с.

Фредерикс К. Экологические основы прикладной зоологии и энтомологии. М.: Сельхозгиз, 1932. 672 с.

Хантулев А.А., Гагарина Е.И., Матинян Н.Н., Апарин Б.Ф. Почвы и почвенные районы//Природное районирование Новгородской области. Л.: Изд-во ЛГУ, 1978. С. 77-140.

Хильми Ф. Теоретическая биогеофизика леса. М.: 1957. 206 с.

Ходашова К.С. О географических особенностях структуры населения наземных позвоночных животных//Зональные особенности населения наземных животных. М.: Наука, 1966. С. 7-39.

Холопова Л.Б. Динамика запасов и состава подстилки в лиственных и хвойных лесах Подмосквья//Лесоведение. 1977. 2. С. 35-43.

Цинзерлинг Ю.Д. География растительного покрова северо-запада европейской части СССР. Л.: АН СССР, 1932. 376 с.

Чагина Е.Г. Исследования биологического круговорота и его роль в почвообразовании//Лес и почва. Красноярск, 1968. С. 532-574.

Частухин. Б.Я., Николаевская М.А. Биологический распад и ресинтез органических веществ в природе. Л.: Наука, 1969. 325 с.

Чернобай Ю.Н., Царик И.В. Накопление и разложение подстилки в еловых фитоценозах северных склонов Черногоры (Украинские Карпаты)//Актуальные вопросы современной ботаники. Киев: Наукова Думка, 1976. С. 157-163.

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

Чернов Ю.И., Ходашова К.С., Злотин Р.И. Наземная зоомасса и некоторые закономерности ее зонального распределения//Журнал общей биологии. 1967. Т. 28. Вып. 2.

Чернова Н.М. Экологические сукцессии при разложении растительных остатков. М.: Наука, 1977. 200 с.

Чернова Н.М., Кузнецова Н.А. Общие особенности структуры населения ногохвосток лесных почв//Экология микроартропод лесных почв. М.: Наука, 1988. С. 3-19.

Чернова Н.М., Чугунова М.Н. Население орибатид в почвах елового и широколиственного леса//Фауна и экология беспозвоночных. М., 1976. С. 25-33.

Чернова Н.М., Кузнецова Н.А. Общие особенности структуры населения ногохвосток лесных почв//Экология микроартропод лесных почв. М.: Наука, 1988. С. 5-24.

Чернышев Н.В., Попов И.Ю., Шварц Е.А. Динамика численности, стациональное распределение мелких млекопитающих на Валдае и факторы их определяющие//Млекопитающие в наземных экосистемах. М.: Наука, 1985. С. 100-125.

Чернышев Н.В., Шварц Е.А., Жигарев И.А., Попов И.Ю. Материалы к характеристике роли мелких млекопитающих в экосистемах ельников-кисличников Валдая//Структура и функционирование экосистем южной тайги. М.: 1986. С. 269-285.

Чертовский В.Г. Еловые леса европейской части СССР. М.: Лесная пром., 1978. 176 с.

Шварц Е.А. Структура населения мелких млекопитающих Валдая, как отражение истории формирования фауны Валдайской возвышенности//8 Всес. зоогеограф. конф.: Тез. докл. М., 1984. С. 254-255.

Шварц Е.А. О распространении и биологии европейской подземной полевки на севере ареала//Бюл. МОИП. Отд. биол. 1985. Т. 90. Вып. 3. С. 25-31.

Шварц Е.А., Замолодчиков Д.Г., Демин Д.В., Глазов М.В. Организация населения землероек лесов умеренного пояса Евразии и влияние на нее структуры населения почвенной мезофауны//Докл. АН СССР. 1992. Т. 322. 2. С. 427-431.

Шварц Е.А., Демин Д.В., Замолодчиков Д.Г. Экология сообществ млекопитающих умеренного пояса (на примере Валдайской возвышенности). М.: Наука, 1992. 127 с.

Шварц Е.А., Чернышев Н.В., Попов И.Ю. Оценка роли землероек-бурозубок в ельниках-кисличниках Валдая//Изучение воздействия биотических и абиотических факторов на флору и фауну СССР: Докл. МОИП. Зоология и ботаника. 1984. М.: Наука, 1986. С. 82-85.

Шварц С.С. Общие закономерности определяющие роль животных в биогеоценозах//Журн. общ. биол. АН СССР. 1967. Т. 28. 5. С. 510-522.

Экология и продуктивность лесов Нечерноземья (на примере Валдая)/Ред. М.А. Глазовская. М.: МГУС, 1980. 143 с.

Юдин Ю.П. Основные группы типов лесов. Сыктывкар, 1953. 1. С. 15-29.

Яковлев Б.П. Вредители шишек и семян ели. Петрозаводск: Наука, 1961. С. 1-47.

Bock C.E. and Lepthien L.W. Synchronous eruptions of boreal seed-seating birds. Amer. Natur., 1976, 110, P. 559-571.

Brauns A. Taschenbuch der Waldinsekten. Jena, 1964. 820 p.

Chalupka W. Wpływ czynników klimatycznych na urodzaj szyszek u świerka pospolitego (*Picea abies* L.) w Polsce//Arbor.kor, 1975, 20, P. 213-225.

Chalupka W., Glertych M. The effect of growth on cone crops in Norway spruce (*Picea abies* Karst.)//Arbor. Kor., 1975, 20, P. 226-240.

Duvigneaud P. Recherches sur l'ecosysteme foret, 3. Le tessera en tant qu' unite elementaire de l'ecosysteme. Bull.Inst. Sci. Natl. Belg., 1970, 46(23), P. 1-7.

Duvigneaud P. La synthese ecologigue. Population, communes, ecosystems, biosphere, nooscpere. Paris, 1974a. 296 p.

Duvigneaud P. (ed.) Productivite des ecosystemes forestiers. Actes Coll Bruxelles 1971. La synthese ecologiques. UNESCO, Paris, 1974b. 246 p.

Edwards C.A., Heath G.W. The role of soil animals in breakdown of leaf material//Soil organisms. Amsterdam, 1963.

Edwards C.A., Reichle D.E. Crossley D.A. The role of soil invertebrates in turnover of organic matter and nutrients//Ecological studies. Analysis and Synthesis, vol. 1. Berlin, 1970, P. 147-172.

Grodzinski W. Energy flow through populations of small mammals in the alaskan taiga forest//Acta theriolog., 1971, 16, N 8, P. 231-275.

Kira T. Primary production of forests//Photosynthesis and productivity in different environments / Ed. J.P. Cooper. L. ets., (IBP Publ.; N 3), 1975, P. 5-40.

McNaughton S.J. Grazing as an optimization process: Grass-undulate relationships in the Serengeti//Amer. Natur., 1979, Vol. 113, N 5, P. 691-703.

- Lawrence W. H., Rediski J. H.** Fate of sown douglas-fir seed, Forest Science, 1962, 8, P. 211-218.
- Lemee G.** Precis de Biogeographie. Paris, Masson, 1967. 246 p.
- Matador project: Thencal report n. 27.** Producers 1. Dynamics of aboveground standing crop. Canad. comm. for IBP: By R.T. Coupland. Saskatoon: Univ. Of Saskatchewan, 1973. 160 p.
- Matador project: Technical report N 41.** Producers 1V. Under-ground plant parts. Canad. comm. for IBP; By R.T. Coupland. Saskatoon: Univ. of Saskatchewan, 1974. 78 p.
- Micola P.** Comparative experiment on decomposition rates of forest litter on southern and Northern Finland//Oikos, 1960, 11, 1, P. 161-166.
- Olson J.S.** Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems//Ecology, 1963, 44, p. 322-331.
- Parker J.** Photosynthesis of Picea abies in winter//Ecology, 1953, 84 (3), P. 605-609.
- Perspectives in grasslands ecology: Results and applications of the US/IBP grassland biom study/** Ed. N.R. French. N.Y. etc.: Springer Verlag, 1979. 204 p.
- Productivity of forest ecosystems.** Paris : UNESCO, 1971. 705 p.
- Rohmeder E.** Beziehungen zwischen Fruchtbaumen. Samen-erzeugung und Holzerzeugung der Waldbaum, Augemeine Forstzeitung, 1967, v. 22, P. 33-39.
- Rauh W.** Die Bildung von Hypocotil and Wurzelsprossen und ihre Bedeutung fur die Wuchsformen der Pflanzen. Nova Acta Leopold, neue Folge , 1937, 4, 24, P. 396-553.
- Sarvas P.** Studies on the seed-setting of Norway Spruce. Medd. Norske Skogforsoks vesen, 1957, 14 (48), P. 529-556.
- Smidt-Vogt H.** Die Fichte. Hamburg-Berlin, 1977, Bd. 1, - 647 p.
- Shelford V.E.** Sere, climax and influent animals wich special references to the trascontinental coniferous forest of North America//Ecology, 16, 1935, p. 375-402.
- Shelford V.E.** The ecology of North America. Urbana: Univ. Of Illinois Press, 1963. 610 p.

Schultz A.M. A study of an Ecosystem the arctic tundra. In: Van Dyne G.M. The ecosystem concept in natural resource management. N.Y.: Acad. Press, 1969, p. 77-93.

Shanks R.E., Olson J.S. First Year breakdown of leaf litter in Southern Appalachian. Forest. Sci., 1961, 134, No 3473, p. 194-195.

Smith C.C. The adaptive nature of social organization of tree squirrels *Tamiasciurus*. Ecol. Monograf., 1968, 38, p. 31-63.

Smith C.C. The coevolution of pine squirrels (*Tamiasciurus*) and conifers//Ecol. Monogr., 1970, v. 40, p. 349-371.

Silvertown J. The evolutionary ecology of mast seeding in trees//Biological J. Of the Linnean Society, 1980, v. 14, p. 235-250.

Sims P. L., Singh J.S. The structure and function of the western North American grassland. 2. Intraseasonal dynamics in primary producer compartments//J. Ecol., 1978, vol. 66, N 2, p. 359-365.

Styles F.H. Decomposition of *Pinus radiata* litter on the forest floor. New. Zeland. J. Sci, 1967, 10, No 4.

Sukachev V., Dylis N. Fundamentals of Forest Biogeocenology. Edinburg and London: Oliver-Boyd, 1964. 672 p.

Turcek P. Okologiske Bezinchugen der Vogel und Geholze. Bratislava, 1961.

Walter H., Breckle S.-W. Okologie der Erde, Band 3 Spezielle Okologie der Gemabigten und Zonen Euro-Nordasiens Gustav Ficher Verlag Stuttgart 1986. 575 pp.

Walter H., S.-W. Breckle. Ecological Systems of the Geobiosphere. Vol. 3.

Temperate and Polar Zonobiomes of Northern Eurasia. Berlin, Heidelberg, New York, London, Paris, Tokyo, Hong Kong: Springer-Verlag, 1989. 584 pp.

White T. C. R. The importance of relative shortage of food in animale ecology//Oecologia, 1978, 33, p. 71-88.

Whittaker J.B. Invertebrate grazing, competition and plant dynamics//Population Dynamics, R.M. Anderson, B.D. Turner and L.R. Taylor eds. Oxford: Blacwel Scietific Publications, 1979, P. 207-222.

Whittaker R.H., Likens G. E. The biosphere and man//Primary productivity of the biosphere. B. etc., (Ecol. Stud.; Vol. 14), 1975, P. 300-328.

Wiegert R.T., Evans F. C. Investigation of secondary productivity in grasslands//Secondary Productivity terrestrials Ecosystems. Warshava-Krakow, 1967, P. 499-518.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Вместо предисловия	3
Введение	8
Глава 1. Распространение еловых лесов и почвенно-климатические условия района исследований.....	16
1.1. Еловые леса европейской части России.....	16
1.2. Ландшафтно-климатические условия произрастания еловых лесов на Валдайской возвышенности.....	19
1.2.1. Климат.....	20
1.2.2. Рельеф и почвы.....	22
1.2.3. Геоботаническое районирование.....	24
1.3. Типы еловых лесов Валдая.....	26
Глава 2. Объекты и методы исследований.....	29
2.1. Пробные площади.....	29
2.2. Картографирование и методы определения запасов фитомассы.....	34
2.3. Годичная продукция.....	36
2.4. Запасы мертвого органического вещества.....	38
2.5. Численность и биомасса гетеротрофных организмов.....	38
2.5.1. Численность беспозвоночных животных.....	38
2.5.2. Численность позвоночных животных.....	41
2.5.3. Биомасса животных.....	41
2.6. Изучение роли животных-фитофагов в формировании первичной продукции еловых лесов.....	42
2.6.1. Насекомые-филлофаги.....	43
2.6.2. Животные-карпофаги.....	46
2.7. Сапрофаги.....	50
Глава 3. Запасы органического вещества и продуктивность еловых лесов Валдая.....	53
3.1. Структура запасов органического вещества.....	53
3.2. Запасы фитомассы.....	54
3.3. Первичная продукция.....	58
3.4. Запасы мертвого органического вещества.....	60
3.5. Общие запасы органического вещества.....	65
Глава 4. Структура населения и запасы биомассы гетеротрофных организмов.....	67
4.1. Гетеротрофные организмы.....	67
4.2. Почвенные беспозвоночные.....	71
4.3. Беспозвоночные обитатели крон деревьев.....	93
4.4. Позвоночные животные.....	95
4.5. Запасы биомассы и функциональная структура животного населения.....	101

Глава 5. Роль животных фитофагов в продукционном процессе.....	105
5.1. Функциональные группы животных-фитофагов.....	107
5.1.1. Потребители вегетативных органов.....	108
5.1.2. Потребители генеративных органов.....	110
5.2. Роль насекомых-филлофагов в формировании продукции вегетативных органов.....	114
5.2.1. Закономерности формирования продукции хвои и побегов.....	114
5.2.2. Воздействие насекомых-филлофагов на формирование продукции вегетативных органов.....	121
5.2.3. Средообразующая деятельность насекомых- филлофагов.....	126
5.3. Роль животных в формировании продукции генеративных органов.....	132
5.3.1. Закономерности формирования продукции генеративных органов.....	132
5.3.2. Роль животных-карпофагов в формировании продукции женских стробиллов и семян ели.....	140
Глава 6. Роль животных в естественном возобновлении еловых лесов.....	151
Глава 7. Влияние периодичности плодоношения на первичную продукцию и поток энергии через фитофагов.....	160
Глава 8. Роль сапрофагов в процессах деструкции мертвого органического вещества.....	167
Глава 9. Роль животных в жизни еловых лесов.....	182
Conclusions. Animals role in the spruce forest ecosystems.....	197
Литература	209

CONTENTS

Instead of introduction	3
Introduction	8
Chapter 1. Spruce forests' distribution and soil-climate conditions	16
1.1. Spruce forests in the europe part of Russia.....	16
1.2. Landscape-climate conditions of spruce forests growing at Valday uplands.....	19
1.2.1. Climate.....	20
1.2.2. Relief and soils.....	22
1.2.3. Geobotanical subdivision.....	24
1.3. Types of spruce forests.....	26
Chapter 2. Character of objects and methods of researches	29
2.1. Sample areas.....	29
2.2. Cartography and methods of the phytomass store determination.....	34
2.3. Annual phytomass growth.....	36
2.4. Dead organic matter store.....	38
2.5. Heterotrophs' abundance and biomass.....	38
2.5.1. Invertebrates' abundance.....	38
2.5.2. Vertebrates' abundance.....	41
2.5.3. Biomass of animals.....	41
2.6. Phytophages role in the primary production forming.....	42
2.6.1. Insects-phyllophages.....	43
2.6.2. Carpophages.....	46
2.7. Saprophages.....	50
Chapter 3. Organic matter store and spruce forests' production	53
3.1. Structure of the spruce forest organic matter.....	53
3.2. Phytomass store.....	54
3.3. Primary production.....	58
3.4. Dead organic matter.....	60
3.5. Total organic matter.....	65
Chapter 4. Population structure and biomass of animals	67
4.1. Heterotrophs.....	67
4.2. Soil invertebrates.....	71
4.3. Crown invertebrates.....	93
4.4. Vertebrates.....	95
4.5. Biomass store and trophic- functional structure.....	101
Chapter 5. Phytophages role in the productivity	105
5.1. Functional groups of phytophages.....	107
5.1.1. Vegetative organs' consumers.....	108
5.1.2. Generative organs' consumers.....	110
5.2. Insects-phyllophages role in the vegetative organs production.....	114
5.2.1. Needle and shoot production.....	114

5.2.2. Phyllophages role in the consuming of production.....	121
5.2.3. Phyllophages role in the biological cycling.....	126
5.3. Animals role in the generative organs production.....	132
5.3.1. Generative organs production.....	132
5.3.2. Carpophages role in the female strobile and seed production.....	140
Chapter 6. Animals role in the natural reproduction of spruce forests.....	151
Chapter 7. Influence of the fruiting periodicity on the primary production and energy flow though phytophages.....	160
Chapter 8. Saprophages role in the destruction.....	167
Chapter 9. Animals role in the spruce forest ecosystems.....	182
Conclusions	197
References	209

Михаил Васильевич Глазов

Роль животных в экосистемах еловых лесов

Научное издание

Утверждено к печати Ученым советом Института географии
Российской академии наук

ISBN 5-94429-014-5

Редактор: Е.Н. Наумова
Корректор: Н.Б. Иванова
Верстка: Б.Н. Фомин
Обложка: Б.Н. Фомин

Подписано в печать 05.12.2003
Формат 60x90/16, гарнитура JournalC, печать офсетная.
Усл. п. л. 15. Тираж 1000 экз.



Издательство ООО НПЭЦ «ПАСЬВА»
103045 Москва, Рождественский бульвар 5/7-28.
Тел/факс: (095)2084130, e-mail: aminin@pochta.ru

Лицензия серия ИД 02937 от 03.10.2000 г.

Отпечатано при содействии «Выбор-Принт»
с готовых диапозитивов