

«Журавлиная родина»

М.Я. Войтехов

**О роли эдификаторов
как экосистемных инженеров, управляющих
доступностью минерального питания
при развитии разных моделей сукцессий
в таёжной зоне**

Издание 2-е, переработанное и дополненное

УДК 574.42

ББК 40.3

В 654

Войтехов Михаил Ярославович. О роли эдификаторов как экосистемных инженеров, управляющих доступностью минерального питания при развитии разных моделей сукцессий в таёжной зоне. Издание 2-е, переработанное и дополненное / М.Я. Войтехов / Талдомская администрация особо охраняемых природных территорий, г. Талдом Московской области. Изд-во Белый Ветер. – М.: 2020. – 344 с.

ISBN 978-5-907300-97-2

Рецензенты:

Богатырев Лев Георгиевич – канд. биологич. наук, доцент кафедры общего почвоведения факультета Почвоведения МГУ им. М.В. Ломоносова, лауреат премии президента РФ в области образования.

Воронина Елена Юрьевна – доцент, канд. биологич. наук, кафедра микологии и альгологии Биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова.

Созинов Олег Викторович – доктор биологических наук, доцент, заведующий кафедрой ботаники Гродненского государственного университета.

В книге обращается внимание на разнонаправленность изменений эдафотопов под влиянием разных групп эдификаторов. В качестве основной характеристики моделей сукцессий, направляемых сильными эдификаторами в таёжной зоне, рассматривается взаимосвязь изменения в ходе эндозоогенеза фитоценозов и доступности минерального питания растений. Предложенные ранее Дж. Коннеллом и Р. Слейтером в рамках парадигмы моноклиматика характеристики моделей сукцессии биоценозов представляются удобными для описания альтернативных путей автогенного развития биогеоценозов, и с этой точки зрения предлагаются уточнения свойств моделей. В качестве характерных для таёжной зоны эдификаторов модели благоприятствования рассматриваются листовенные древостои, модели толерантности – сукцессии сфагновых мхов. Обсуждаются связь разных групп хвойных с циклическим пирогенным оборотом биогеоценозов и механизмы конкуренции сукцессионных стратегий, трактуемые как варианты модели ингибирования.

Ключевые слова: модели сукцессии; эдификаторы; экосистемные инженеры; расширенный фенотип; растительный опад; круговорот элементов минерального питания; микоризы; дождевые черви; таёжная зона.

© Войтехов М.Я., 2020

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	5
Глава 1. Уточнённые характеристики сукцессий, направляемых отдельными группами сильных эдификаторов	23
Глава 2. Положение эдификаторов моделей сукцессий в иных геоботанических и биогеоценотических моделях. Взаимодействие сильных эдификаторов	35
2.1. Модели конкуренции	35
2.2. Краткий обзор мнений о влиянии разных факторов на разложение опада	43
2.3. Положение сфагновых мхов в экологических моделях	48
2.4. Примеры сукцессий по модели толерантности вне таёжной зоны	63
2.5. Модель ингибирования в нашей трактовке	70
2.6. Модель импульсной пирогенной стабильности как вариант модели ингибирования	75
2.7. Механизмы обеспечения оборота элементов питания в таёжной зоне без участия пирогенного фактора	98
2.8. Взаимодействие сфагновых и импульсно-пирогенных сообществ	111
2.9. Лишайниковые (беломошные) сосняки	114
2.10. Иные модели	119
2.11. Континуальный ряд типичных сообществ таёжной зоны, направляемых сильными эдификаторами ..	122
2.12. Сравнительная характеристика эдификаторной роли разных видов хвойных	124

Заключение к главе 2	140
Глава 3. Связи моделей сукцессий и некоторых почвообразовательных процессов	142
3.1. Модели, связывающие развитие растительности и почвообразование	142
3.2. Микоризы – консорты разных эдификаторов	168
3.3. Связи массовых видов мезо- и макропедофауны с разными эдификаторами	196
3.4. Влияние повышения концентрации CO ₂ в атмосфере на разные группы эдификаторов	220
Заключение к главе 3	227
Глава 4. Некоторые дискуссионные вопросы, касающиеся связи моделей сукцессий и почвообразовательных процессов	229
4.1. Что такое гумус?	229
4.2. Является ли торф почвой?	233
4.3. Что общего и в чём различия “грубых гумусов” типа мор и торфа?	237
4.4. К вопросу о питательности гумуса типа мор	244
4.5. К вопросу об устойчивости баланса элементов питания в лесных экосистемах	259
4.6. Влияние разных видов опада на баланс элементов питания древесно-сфагновых торфов, подвергшихся экстремальному переосушению, а затем повторному обводнению	284
Заключение к главе 4	289
Заключение	291
Список литературы	293

Введение

На развитие представлений о динамике экосистем (прежде всего, наземных) большое влияние оказала сформулированная более 100 лет назад Ф.Е. Клементсом динамическая концепция растительности. Как нередко бывает при первичном концептуальном обобщении изучаемых явлений, некоторые частные закономерности её автор посчитал универсальными¹. Предложенное Ф.Е. Клементсом определение динамической концепции позже было охарактеризовано как концепция организмизма или парадигма моноклимакса. Парадигма Ф.Е. Клементса, очевидно, привлекала своей логической стройностью. Несмотря на критику, появившись как ботаническая², парадигма моноклимакса сохраняет существенное влияние на умы исследователей в ряде смежных наук, в т.ч. почвоведении и синэкологии. Прежде всего, это касается одной из основных идеологем Ф. Клементса о поступательном повышении в ходе сукцессий плодородия почвы и выравнивании эдафотопов гидро-, мезо- и ксеросерий, приводящем на завершающей стадии к сообществу наивысшей в данных мак-

¹ Парадигма Клементса, по нашему мнению, является примером неудачного совмещения ряда научных методов: *индукции*, «позволяющего выходить за рамки доступных данных и приходиться к выводам, которые являются вероятными, но не абсолютно точными» (Понкин, Редькина, 2020: 192); *обобщения*, примеряемого «на основе установления конкретных общих свойств и признаков массивов объектов, оперирующим (без гипотез, преимущественно точным знанием) переходом от более частного к более общему» (Понкин, Редькина, 2020: 343); и *идеализации*, «предусматривающий мысленное абстрагирующее наделение исследуемого объекта более совершенными (идеальными) или более предельными онтологическими формами или параметрами, содержанием или условиями (нежели это имеет или может иметь место в реальности)» (Понкин, Редькина, 2020: 339).

² В монографии 1916 года Ф.Е. Клементс определял климакс как «единицу растительности», а в статье 1936 года заявил о необходимости заменить во всех определениях «растительность» на «биом» [Clements, 1936: 261-262], и подчёркивал, что «животные также должны быть рассмотрены членами климакса» [Clements, 1936: 253], и «климакс и биом являются полными синонимами, когда речь идёт о сообществе биоты, хотя климакс всегда продолжает использоваться, когда рассматриваются одни растения» [Clements, 1936: 254].

роклиматических условиях продуктивности – климаксу, «высшей формой жизни, возможной в условиях данного климата» [Clements, 1936: 261]. «Климакс представляет собой основную единицу растительности и в качестве таковой формирует основу естественной классификации растительных сообществ. Соотношение между климатом и климаксом считается первостепенным» [Clements, 1936: 253] (по тексту мы ссылаемся не на первую, а на наиболее завершённую его работу по этой проблеме – Clements, 1936). По определению советских (российских) приверженцев данной парадигмы: «Экогенетическая сукцессия – строго детерминированный процесс, ход которого полностью предопределён составом местной флоры, то есть её историей и макроклиматом» [Разумовский, Галицкий, 1979].

Концепцию Ф.Е. Клементса (первая версия опубликована в 1916 году), интересно сравнить с высказанными в те же годы взглядами Г.Ф. Морозова (которого некоторые авторы [Богатырёв и др., 2013] относят к классикам лесного почвоведения), – книга Г.Ф. Морозова «Учение о лесе» (1930) основана на его публикациях 1912-1920 годов.

Оба автора применительно к растительным сообществам использовали определение организм. При этом Ф. Клементс относил это понятие скорее к сукцессионной системе («Как и другие, но более простые организмы, каждый климакс не только имеет свой собственный рост и развитие с точки зрения первичной и вторичной сукцессии, но он также развился из предшествующего климакса. Другими словами, он обладает онтогенезом и филогенезом, которые могут быть количественно и экспериментально изучены, так же как отдельные экземпляры и виды растений и животных» [Clements, 1936: 257]), а Г.Ф. Морозов рассматривал лес как социальный организм, в котором происходит борьба видов и особей растений, исход которой определяется множеством как внутренних, так и внешних факторов. Также Г.Ф. Морозов характеризовал представление о существовании заключительной

формации как «в корне неприемлемое», «с учением о заключительных формациях нельзя согласиться ещё и потому, что у нас в этой области, в области динамики леса, ещё очень мало хорошо изученных конкретных фактов» [Морозов, 1930: 381].

Говоря о взаимоотношении видов деревьев, Г.Ф. Морозов подчёркивал влияние климата: «Ель и дуб – породы двух разных ботанико-географических областей, и при смешении их происходит между ними та естественная борьба, которую мы можем наблюдать в пограничных районах *Quercetum'a* и *Piceetum'a*» [Морозов, 1930: 248]; но также и богатства почвообразующей породы: «взаимные отношения сосны и дуба на борových почвах одни, на темно-серых песках и супесях – другие и на лёгких суглинках – третьи» [Морозов, 1930: 335].

Касаясь влияния растительности на плодородие почвы, Г.Ф. Морозов характеризовал взгляды об однозначно положительном влиянии подстилки как односторонние: «Древесные породы сами по себе имеют различную склонность к образованию того или иного вида гумуса: одни склонны по преимуществу к образованию более кислого, как, например, ель, другие, наоборот, мягкого, как, например, клён, но в действительности образуют подстилку и перегной того и иного типа, с одной стороны, в зависимости от указанных выше моментов, характеризующих насаждение, с другой – в зависимости от условий климата и почвы данного места» [Морозов, 1930: 222]. «Подметив и отрицательные случаи влияния подстилки, старые лесоводы, однако, при оценке значения её впали в несомненную крайность, придавая её почвообразовательной роли всегда положительное значение. ... Если говорить о естественном удобрении лесных почв, то ценность их в этом отношении будет весьма различна в случае мягкого и кислого гумуса. Здесь необходимо принять во внимание еще то обстоятельство, что подстилка мягкого типа препятствует выщелачиванию почвы, так как атмосферная влага, прежде поступления в почву, проходя через слой нейтрального перегноя,

обогащается солями; наоборот, в случае кислого перегноя та же влага, насыщаясь органическими кислотами; производит сильное выщелачивание, оподзоливание почвы» [Морозов, 1930: 223–224].

Взгляды Г.Ф. Морозова, очевидно, остались почти неизвестны западным авторам (ссылок на них при обсуждении парадигмы Ф. Клементса мы не находим). А.К. Каяндер [Cajander, 1926] писал, что работы Морозова были ему ранее неизвестны и не оказали влияния на финские представления о типах леса. Как и Г.Ф. Морозов, А.К. Каяндер выделял две зоны лесов – с доминированием ели и дуба, связывая с ними формирование грубого и мягкого гумуса, а грубый гумус с выщелачиванием почв, и существование самих зон – с климатом; говоря о динамике растительности в лесах, писал о «заключительной (относительно) стадии», при этом основой его взглядов являлось представление о неизменности почвенного плодородия конкретных местообитаний и возвращении растительных сообществ после нарушений к тому же типу лесной растительности, который был в момент гибели древостоя. В то же время А.К. Каяндер признавал возможность постепенного медленного снижения плодородия в результате выноса элементов питания со стоком (особенно в северных странах и регионах) и в результате хозяйственной деятельности человека, однако считал возможным возвращение в ряде случаев исходного плодородия антропогенно нарушенных территорий при их повторном облесении, но отрицал возможность повышения обычными лесокультурными операциями плодородия исходно бедных почв.

Варианты динамической концепции, один Ф.Е. Клементса, второй, предложенный Г.Ф. Морозовым и А.К. Каяндером, можно рассматривать как альтернативные. Первый вариант недооценивает влияние местных эдафических факторов, прежде всего на завершающие стадии сукцессии, и идеализирует «прогрессивные» преобразования почвы биотой, второй придаёт решающее значение исходному плодородию участка и диф-

ференцирует влияние разных групп растительности на преобразования почвы.

Касательно дискуссии о парадигме моноклимакса интересно мнение Ф.С. Чапина [Charin, 1993], что воздействие биоты на почвы обычно создает более благоприятные условия для растений, в целом на ранних стадиях первичной сукцессии, но далее это воздействие на продуктивность может быть как положительным, так и отрицательным.

По поводу климакса как стабильной завершающей стадии сукцессии ценно замечание М. Зобеля [Zobel, 1988: 430]: «Когда мы далее используем термин климакс, он относится именно к некоторому относительному равновесию, где автогенная сукцессия более или менее остановилась, но другие виды динамики экосистем происходят с разной интенсивностью».

В этом же русле следует рассматривать замечание М. Шеффера и С.Р. Карпентера [Scheffer, Carpenter, 2003] о том, что развитие экосистем подвергается одновременному влиянию внутренних процессов и внешних сил, и предостережение, что при интерпретации причинно-следственных связей сдвигов в экосистемах многие исследователи пренебрегают факторами, медленно подрывающими устойчивость, приписывая сдвиги очевидным стохастическим событиям, таким как ураганы или вторжения видов, и что распространённым заблуждением является идея о том, что все абиотические условия «внешние».

Несмотря на внутреннюю противоречивость, парадигма Ф.Е. Клементса способствовала плодотворной дискуссии, не завершившейся и в наши дни (в некоторых российских диссертационных советах успешно защищены диссертации, авторы которых являются практически ортодоксальными сторонниками альтернативных – и первого, и второго вариантов динамической концепции).

Как подчёркивал А.Г. Тэнсли [Tansley, 1939: 518] «Конечным объектом исследования синэколога, как я его вижу, является эко-

система – её структура и функционирование, её происхождение и судьба; факторы и механизм её развития и поддержания; силы, которые поддерживают её стабильность или угрожают ей распадом или разрушением. ... Сукцессия состоит в изменениях, связанных с развитием, изменением или разрушением экосистемы. ... Установление фактов сукцессии ряда растительных популяций, которые появляются в данной среде обитания, является необходимым предварительным условием, но мы всегда должны пытаться исследовать, как и почему эти конкретные популяции растений появляются и вытесняют друг друга – механизм их конкуренции, обусловленный изменением среды обитания, и последующий прогресс в направлении равновесия экосистемы».

Ортодоксальный сторонник парадигмы Ф. Клементса С.М. Разумовский высказывал бесспорное мнение: «Подвергаясь разнообразным влияниям со стороны абиотической среды, ассоциация, в свою очередь, оказывает множество различных воздействий на своё местообитание. Однако большая часть их не может служить причиной экогенетической сукцессии. ... Причину же экогенетической смены нужно искать, естественно, в тех воздействиях, результаты которых накапливаются и постепенно придают местообитанию иные черты по сравнению с условиями, при которых ассоциация заняла данное местообитание.

Среди явлений, удовлетворяющих этому требованию, главную роль играет отложение и накопление ассоциацией отмершей органической массы растений. Скорость накопления этой массы зависит, разумеется, от характера растений, слагающих ассоциацию. Она связана с общим объёмом живой массы и с темпом её обновления (скоростью нарастания и отмирания частей растения). В этом отношении разные ассоциации различаются в довольно широких пределах. ... Более важна и интересна для геоботаника интенсивность обратного процесса – гумификации и разложения мертвой органической массы почвенной фауной и микрофлорой. Эта величина может быть крайне различной, и именно она опре-

деляет конечный результат воздействия ценоза на местообитание» [Разумовский, 1981: 7–8].

Однако далее, следуя догме Ф. Клементса, С.М. Разумовский предполагает, что поскольку накопление растительных остатков на поверхности почвы «несколько сдвигает условия местообитания в сторону мезофильности; они становятся несколько более благоприятными для деятельности почвенной биоты, и дальнейшее торфонакопление происходит поэтому уже медленнее. Однако оно продолжается, всё более замедляясь, по тех пор, пока скорость гумификации и разложения не уравнивается со скоростью отложения новых растительных остатков. Процесс торфонакопления прекратится лишь тогда, когда баланс отложения и переработки органики станет равновесным. После этого начинается гумификация неразложившихся остатков, образующих торф, разрыхление их и перемешивание с минеральными частицами, а затем и формирование почвенного профиля, свойственного новым, мезофильным условиям» [Разумовский, 1981: 8].

В изданной в том же году книге Л.О. Карпачевский (1981:15) отмечал: «Наличие связей между почвой и лесом, лесными растениями и свойствами почв предопределяет, что любая сукцессия должна сопровождаться изменением свойств почв. В то же время растения одного типа фитоценоза, произрастая долго на одном участке, могут изменить почву, что приводит к эндогенной сукцессии. Примером такой сукцессии может послужить образование сфагнового болота из ельника зеленомошного. Обеднение почв под ельником может привести и к смене их сосняками. Но в целом сукцессии, связанные с "ухудшением" почв под данным фитоценозом, более редки, чем "квазиравновесие" между почвой и биогеоценозами, характерное для зональных типов биогеоценозов».

У современных авторов имеется немало обоснованных возражений против точки зрения об универсальности моно-

климакса, в т.ч. сформулированы альтернативные теоретические модели.

По мнению Ж.Ф. Понжа [Ponge, 2003], не может быть построена общая модель стабильности и продуктивности экосистем, а должно быть определено ограниченное число конкретных случаев, каждый из которых имеет свои собственные связи. Д. Бинкли и К. Джайердайн [Binkley, Giardina, 1997] выделили три степени прочности обратных связей между видами деревьев и почвообразованием, заключив, что никакая отдельная взаимосвязь не объясняет все случаи взаимодействия деревьев и почв. Б. Ульрих [Ulrich, 1987] считает, что эволюция не обязательно должна вести к стабильным экосистемам с большим разнообразием.

Л.Ф. Клиндер и соавторы по результатам изучения сукцессий на островах у южного побережья Аляски выдвигали гипотезу (прямо противоречащую парадигме Ф. Клементса о поступательном повышении плодородия почв в ходе сукцессий растительности) о том, что на широте таёжной зоны «болота являются климаксными (структурно и композиционно стабильными) сообществами», и «в случае нечастых крупномасштабных физических нарушений в голоцене должны были произойти изменения уровня ландшафтов от ранне-сукцессионных лесов до поздне-сукцессионных торфяников» [Klinger et al., 1990: 72]. Однако эта гипотеза (возможно, в связи с тем, что, в отличие от парадигмы Ф. Клементса, не получила теоретического обоснования лежащих в её основе гипотетических механизмов) не привлекла заметного внимания учёных.

В основе идеи моноклимакса, очевидно, лежит общая тенденция: исследователи тех или иных зональных сообществ либо компонентов или элементов биогеоценозов ошибочно пытаются придать выявленным (и, безусловно, верным для изучаемых ими объектов) закономерностям универсальный характер, выражая

уверенность в их применимости и к экосистемам, развивающимся по совершенно иным моделям.

В отношении многих таких работ справедливы замечания Р. Маргалефа: «Экосистемы отражают физическую среду, в которой они развиваются, а экологи демонстрируют свойства экосистем, в которых они выросли и сформировались [как исследователи]. Все научные экологические школы испытывают сильное влияние настроений, связанных с местными ландшафтами» [Маргалеф, 2012: 30]¹.

«В экологии сукцессия занимает такое же место, как эволюция в общей биологии. Эта параллель распространяется также и на некоторые понятийные трудности. Думается, что каждый согласен с тем, что эволюция "прогрессивна". Но определения прогресса зачастую оказываются неточными или противоречивыми. ... Обычно все экологи принимают, что сукцессия имеет какое-то направление, но при конкретной формулировке рабочего определения или некоторых критериев и свойств распространённых тенденций их мнения расходятся.

Существуют многочисленные данные и гипотезы, касающиеся сукцессии. Данные содержат либо реально наблюдаемые сукцессии, включая описание на протяжении некоторого времени различных стадий, либо, чаще всего, некоторую идеальную реконструкцию, основанную на экосистемах, которые наблюдаются в одно и то же время в различных местах. Эти "моментальные снимки" располагаются в таком порядке, который предположительно соответствует естественной сукцессии. К исследователю эволюции, постулирующему некоторые преемственные связи между видами, о которых ему известен лишь ископаемый материал, применима та же критика, что и к экологу, мысленно воссоздающему идеальную схему временной сукцессии, которая

¹ Подобные мысли ранее высказывал А.Г. Тенсли [Tansley, 1920].

связывает множество сообществ, наблюдаемых в разных местах, но в одно и то же время» [Маргалеф, 2012: 31–32].

Как замечал В.В. Жерихин (1997): «Наука неизбежно оперирует свойствами не самой реальности, а её резко упрощённых моделей. Альтернативные модели и представления оказываются при этом не взаимоисключающими, а комплементарными, описывающими разные аспекты реальности, и потому равно законными и необходимыми. От характера модели зависит, для изучения каких именно закономерностей она пригодна, и её выбор предрешает корректный язык описания и результат исследования»¹.

А.Г. Тенсли подчёркивал: «Мы не должны скрывать от себя, что наши концепции – творения человеческого разума, которые мы накладываем на факты природы, что они происходят от неполного знания, и, следовательно, никогда не будут *точно* соответствовать фактам и потребуют постоянного пересмотра по мере увеличения знаний» [Tansley, 1920: 120; *курсив в оригинале*].

Д.Л. Арманд дал следующие определения существующим в природе законам и закономерностям: «Закон природы – это правило, гласящее, что если в природе существует некоторая закономерная ситуация, то из неё неизбежно вытекает определённое следствие» [Арманд, 1975: 32]; «Законы природы недоказуемы. ... Они подтверждаются опытом» [Арманд, 1975: 33]; «Закономерности бывают эмпирические (это так, почему – не знаю), гипоте-

¹ Подобные мысли ранее, менее развёрнуто, высказывал Б.Г. Волкер [Walker, 1992]. Е.В. Кунин (2014) критически рассматривал сформулированный ранее физиками подход «модельно-зависимого реализма», согласно которому «учёные конструируют модели и конкурирующие модели сравниваются по своей способности объяснять данные и предсказывать результаты экспериментов. Модель, которая точнее всех объясняет наибольший массив наблюдений и делает это с максимально возможной простотой (но не проще), становится победителем (обычно до тех пор, пока не проиграет новой, ещё более точной и элегантной модели)» [Кунин, 2014: 475], замечая, что данный подход непригоден при изучении эволюции, рассматривающей события, невозпроизводимые в прямых экспериментах, из которых некоторые вполне могут быть уникальными.

тические (предполагаю, что это можно объяснить следующим образом) и теоретические (это неизбежно вытекает из таких-то основных законов природы)» [Арманд, 1975: 46].

К этому необходимо добавить, что природные законы и закономерности верны для конкретных диапазонов условий, за пределами которых действуют иные законы и закономерности. Опыт, приобретённый при исследовании одних экосистем, может оказаться бесполезен при изучении других, или даже вреден, если исследователь не проводит различий между эмпирическими, гипотетическими и теоретическими закономерностями.

Дж. Коннел и Р. Слейтер [Connell, Slatyer, 1977], предложившие три модели сукцессии: благоприятствования, толерантности и ингибирования, пытались сформулировать общие закономерности сукцессий как автотрофов, так и гетеротрофов, как наземных, так и морских биоценозов (что, в целом, характерно для американской экологической школы), среди сукцессий фототрофов рассматривали изменения в ходе сукцессии в едином ряду всех факторов – и режима питания, и конкуренции за свет как варианты классической сукцессии по Ф. Клементсу.

Констатация разных путей (моделей) сукцессий явилась важным шагом в осмыслении динамики биогеоценозов, и предложенные их характеристики интересны и полезны, но нам представляется неудобным рассмотрение многофакторной модели, поскольку в ходе сукцессии изменения среды могут улучшаться по одним факторам и ухудшаться по другим (сами Коннел и Слейтер отмечали возможность ситуаций, когда «победителями в конкуренции являются виды, более эффективные в конфликтах, но не более эффективные в эксплуатации ресурсов» [Connell, Slatyer, 1977: 1137], но не включали эти особенности в число свойств ни одной из предложенных ими моделей сукцессий).

Как справедливо замечал В.В. Жерихин (1997: 21): «Представления о сукцессиях возникли и наиболее активно развивались в геоботанике. Однако для таксоценов (в том числе фитоценозов)

о сукцессии и климаксе можно говорить только в описательном смысле, так как природа сукцессионных явлений – балансовые процессы, в которых решающую роль играют комплексы гетеротрофов – остаётся за рамками изучаемого объекта. Именно для модели таксоцена справедлива распространённая точка зрения, согласно которой зоогенная остановка сукцессии – такое же экзогенное явление, как и её остановка ветровым или водным выносом мортмассы. Для модели биогеоценоза, напротив, все эти механизмы остановки оказываются в рамках изучаемой системы эндогенными и вполне равноправными, а потому различие климаксов и субклимаксов теряет смысл. В моделях же биоценотического класса зоогенно стабилизированные сообщества – истинные климаксы (устойчивость обусловлена внутриценотическими причинами), а стабилизированные абиогенно – субклимаксы (некоторые трудности в их различении связаны с тем, что иногда такие считающиеся чисто абиогенными факторы как пожары или уровень мерзлоты фактически контролируются биотой ...). Таким образом, споры о реальности климаксов, моно- и поликлимаксе и т.д. возникают главным образом из-за того, что их участники оперируют принципиально различными моделями, не отдавая себе отчёта в том, что свойства этих моделей различны».

Исходя из того, что, как заметил В.В. Жерихин, «природа сукцессионных явлений – балансовые процессы», – в данной работе мы следуем не геоботанической, а биогеоценотической трактовке моделей сукцессий и рассматриваем в качестве **отличительных признаков** этих моделей, прежде всего, направления изменения в ходе эндозоогенеза доступности минерального питания для наземных автотрофных продуцентов, контролируемого качеством продуцируемого ими органического вещества.

Как и в целом парадигма моноклимакса, развиваемые в её русле предложенные Дж. Коннелом и Р. Слейтером модели подвергаются обоснованной критике (см. напр.: Миркин, 1985; Смирнова, Торопова, 2008; Смирнова и др., 2010). Однако претензия

Дж. Коннела и Р. Слейтера на универсальность данных моделей даёт нам право рассматривать предложенные ими характеристики моделей сукцессий биоценозов для исследования в более широком аспекте – сукцессий **разнонаправленных** путей автогенного развития биогеоценозов как проявления поликлимакса. Сукцессии фитоценозов мы рассматриваем как наиболее наглядно наблюдаемые и являющиеся чуткими индикаторы изменений эдафотопы и взаимовлияния разных групп сильных эдификаторов через свойства формируемого ими опада. Роль видов, не оказывающих заметное влияние на круговорот биогенных элементов, мы не рассматриваем.

О.В. Смирнова и соавторы (2010: 21) для обозначения видов, наиболее существенно влияющих на создание и поддержание среды обитания, предлагали использовать «термин "ключевой вид", поскольку в мировой литературе он встречается при описании средообразующих воздействий как растений, так и животных, в то время как термин "экосистемные инженеры" – только при описании животных, а термин "эдификатор" – только растений». Однако авторы термина «экосистемные инженеры» [Jones et al., 1994] рассматривали в качестве таковых и животных, и растения (и в работе, посвящённой 10-летию введения в научный оборот концепции экосистемных инженеров [Wright, Jones, 2006], приведено немало примеров последующих публикаций других авторов, в которых термин «экосистемный инженер» относится к растениям), а при сравнении понятий «экосистемные инженеры» и «ключевые виды» отмечали, что некоторые эффекты ключевых видов чисто трофические, т.е. не входят в предложенный ими объём понятия «экосистемные инженеры». Да и в работе Р.Т. Пейна [Paine, 1969], где впервые использован термин «ключевые виды» (keystone species), он применялся к хищникам, доминирующим в локальных трофических пирамидах и оказывающим селективное воздействие на пищевую сеть благодаря пищевой специализации. Говоря о сукцессиях фитоценозов, мы

используем термин «эдификаторы», при рассмотрении механизмов их влияния – «экосистемные инженеры», а также предложенное Р. Докинзом [Dawkins, 1982] понятие «расширенный фенотип» (extended phenotype) и предложенное Ф.Ж. Одлинг-Сми и соавторами [Odling-Smee et al., 2003] понятие «строительство ниши» (niche construction), включающее, по их мнению, деятельность экосистемных инженеров, расширенный фенотип и подразумевающее наследуемое изменение среды, обеспечивающей давления отбора изменённой в результате жизнедеятельности вида экосистемы как для вида (популяции вида), сформировавшего новую экологическую нишу, так и для всех других обитающих видов.

К сожалению, перечисленные понятия, частично пересекающиеся и частично дополняющие друг друга, толкуются разными авторами по-разному, и попытки сложить из них «матрёшку», в которой более широкие термины поглощают относящиеся к более узким сферам применения, невозможно. Например, как показано далее в этой книге, не все растения, обладающие свойствами экосистемных инженеров, входят в число эдификаторов (в то же время переводчики Google и Yandex во всех случаях переводят «ecosystem engineers» как «эдификаторы», в т.ч. применительно к животным)¹.

¹ Обзор концепций и терминов, касающихся взаимосвязей динамики и эволюции биотических и абиотических компонентов среды (и анализ этих концепций применительно к взаимодействию экосистемных инженеров и рельефа) содержится в статье Д. Коренблита и соавторов [Corenblit et al., 2008]. Однако не все предложенные разными авторами термины попали в этот обзор. Например, А.В. Тиунов, (2007) использует понятие «метабиоз», под которым подразумевается «форма экологических связей, при которых один организм (видовая популяция) влияет на другой организм (видовую популяцию) посредством преобразования среды обитания». Данное понятие не включает прямые трофические взаимодействия и может рассматриваться как синоним термина экосистемные инженеры. Заслуживают внимание и некоторые из множества предложенных Ф.Е. Клементсом терминов, например, «influential» (животный организм – член биома, оказывающий значительное влияние на сообщество, в состав которого он входит), и его производные: «perfluential» (наиболее важный организм целого биома),

При этом мы поддерживаем предложение Б.Г. Волкера [Walker, 1992] выделять не только «ключевые» виды, но и гильдии и функциональные группы на основе нетривиальных функциональных признаков (нетривиальных в смысле, что они связаны с лимитирующими или доминирующими процессами той или иной экосистемы).

Безусловно, как отмечал в приведённой выше цитате В.В. Жерихин, среди важных аспектов этих процессов являются сукцессии гетеротрофов (микробов и беспозвоночных). Разные группы опада и возможные пути их разложения влияют и на сукцессии этих организмов, и на почвенные процессы в минеральных горизонтах, связанные с миграцией химических элементов (выщелачивание, глее- и подзолообразование), накоплением гумуса и др. Ряд аспектов этих процессов ранее подробно обобщён, например, в монографиях М.В. Бобровского (2010), Н.А. Караваевой (1982), Б.Р. Стригановой (1980), множестве статей. Эти вопросы в целом – темы самостоятельных работ, их механизмы мы не анализируем (в ряде случаев лишь констатируем наличие того или иного эффекта), но подробно рассматриваем две группы организмов – микоризы и дождевые черви, роль которых наиболее существенно, на наш взгляд, различается в рассматриваемых нами моделях сукцессий.

Биогеоценотическая трактовка характеристик моделей сукцессий должна помочь снять противоречия между некоторыми иными моделями (в ряде случаев рассматриваемыми как альтернативные), описывающими свойства и механизмы динамики биогеосистем и их компонентов, а предлагаемый континуальный ряд формирующихся на основе этих моделей биогеоценозов поможет уточнить условия применимости иных моделей динамики био-

«eufluents» (более или менее типичные или свойственные организмы ассоциации), «subfluent» (следующая, более низкая степень значимости, примерно сопоставимая с растениями-субдоминантами), «vefluents» (наименее значимые инфлюенты) [Clements, 1936: 270].

геосистем, дать ключ к пониманию как ряда общих вопросов филоценогенеза, так и закономерностей формирования современной растительности таёжной зоны.

Ранее проблему взаимовлияния развития растительности и почв подробно рассмотрел в двух подробных обзорах Г.Н. Парк [Park, 1970, 1972], в т.ч. проведя сравнения терминологии фитоценологов и почвоведов по динамике изучаемых ими объектов (например: «понятие "климакс", в основном, относится к растительности, "зрелость" имеет аналогичный смысл, но относится к части почвы той же экосистемы» (Park, 1970: 137)). В работах Парка значительное внимание уделено взглядам советских (российских) авторов по рассматриваемым вопросам. Критически рассматривая «климакс», «зрелость» и другие концепции перехода развития экосистем и их компонентов к заранее определённой конечной точке, Г.Н. Парк в качестве альтернативы им обосновал использования понятия «устойчивое состояние» как «временное состояния динамического равновесия в открытой системе», и одним из первых подробно рассмотрел «пост-устойчивое состояние» (post steady-state) как стадию развития растительности после «климакса» и почв после стадии «зрелости», приведя множество примеров из публикаций по разным регионам Земного шара¹.

К сожалению, работы Г.Н. Парка, опубликованные в новозеландском экологическом научном журнале «Tuatara», остались практически незамеченными ни ботаниками, ни почвоведомы. Мы не даём прямой пересказ этих работ, однако, не потерявшие своей актуальности за полвека после издания, они заслуживают подробного изучения².

¹ Вопрос: «развивается ли в экосистеме после длительного периода относительной стабильности, или «возмужалости», вновь несбалансированный метаболизм и становится ли она опять подверженной болезням и другим нарушениям?», – в те же годы, когда были изданы работы Г.Н. Парка, ставил и Ю. Одум (1975).

² Работы Г.Н. Парка имеются в свободном доступе в Интернете: <http://authority.nzetc.org/tm/scholarly/name-170435.html>

Из российских авторов первые серьёзные обобщения данных о влиянии разных видов деревьев и кустарников (на основании собственных экспериментов и литературных источников) на плодородие почв, не потерявшие своей актуальности и не вызывающие возражений, содержатся в работе Н.Н. Степанова [1940].

Многие аспекты взаимосвязи сукцессий и почвообразования подробно рассмотрены в работах Ж.Ф. Понжа [Ponge, 1998, 2003 и др.]; влияние дождевых червей на почвообразование – в диссертации А.В. Тиунова [Тиунов, 2007]; регрессии экосистем подробно проанализированы в статье Д.А. Пельтцер и др. [Peltzer et al., 2010], взаимосвязи наземных и подземных подсистем в экосистемах – в монографиях Д.А. Уордла и Р.Д. Барджета [Wardle, Bardgett, 2010]. В более поздней монографии Р.Д. Барджет [Bardgett, 2018] отмечает, что хотя вышедшие почти одновременно, более 100 лет назад, работы П.Э. Мюллера [Müller, 1884], продемонстрировавшей мощное влияние, которое растения могут оказывать на почвы и связанные с ними сообщества животных, образуя контрастные почвы муть и мор, и В.В. Докучаева [Докучаев, 1883], считавшего растительность одним из главных почвообразующих факторов наряду с геологией, климатом, топографией и временем, дисциплины наземной и подземной (почвенной) экологии в значительной степени рассматривались независимо друг от друга, и лишь в последние десятилетия резко возрос интерес к ним. Недавний подробный анализ обратных связей растительности и почвы привёл к выводу, что до сих пор мало понятна роль этих связей в формировании структуры и функции природных сообществ (в частности, неясно, могут ли результаты экспериментов в контролируемых условиях объяснить закономерности, которые могут наблюдаться в природе) [van der Putten et al., 2016].

В нашей работе основное внимание уделено влиянию свойств продуцируемого эдификаторами фитоценозов органического вещества на баланс элементов минерального питания в

биогеоценозах. В последние годы влиянию растительности на свойства почвы, в т.ч. её богатство элементами минерального питания посвящены обобщающие работы (напр. Waring et al., 2015). Однако попытки выявления закономерностей в глобальном масштабе могут «замаскировать» различия типов взаимосвязей растительности и почвенных процессов, свойственные конкретным природным зонам и характерным для них типам биогеоценозов.

Разнонаправленные изменения эдафотопов мы рассматриваем на примере таёжной зоны. Из других природных зон приводятся лишь отдельные наиболее яркие примеры рассматриваемых закономерностей, либо примеры, соответствующие одним характеристикам сукцессий, но противоположные по другим характеристикам.

Автор не претендует на исчерпывающий охват всех основных вариантов сукцессий в таёжной зоне. Задача – показать на ряде широко распространённых примеров многообразии факторов биокосной среды, модифицируемых эдификаторами, и многообразии механизмов её модификации

Глава 1

Уточнённые характеристики сукцессий, направляемых отдельными группами сильных эдификаторов

По мнению С. Хобби, виды растений потенциально могут влиять на круговорот элементов питания разными путями, от различий в их поглощении, потере, качестве опада и ассоциации с микробами, до различий в воздействии на фитофагов. И в целом, характеристики видов растений создают положительные обратные связи в формах круговорота элементов питания, дальнейшего снижения их доступности в бедных местообитаниях и повышения в богатых местообитаниях, воздействия видов в контроле продуктивности экосистем могут быть более важны, чем такие абиотические факторы, как климат [Hobbie, 1992].

Как подчёркивали Дж. Кортет и соавторы [Cortet et al., 2018: 100]: «Углерод, ассимилированный в виде биомассы растений, может следовать по пяти основным путям: потребление фитофагами, сгорание в огне, экссудация в направлении микробиоты ризосферы, передача мутуалистическим организмам и попадание в детритный блок почвы в виде мёртвого органического вещества. Путь, по которому идет органический углерод, сильно зависит от присутствующих в экосистеме организмов (например, фитофаги, патогенные микроорганизмы) и абиотических факторов (например, огонь, мороз, оползни), но в первую очередь определяется составом растительности. Действительно, существует большое разнообразие видов растений, и их функциональные особенности в значительной степени определяют их восприимчивость к воздействию, сопротивлению или предотвращению всех или части этих внешних воздействий».

К этому следует добавить, что вместе с углеродом в те же пути вовлекаются и содержащиеся в биомассе растений элементы минерального питания.

При сукцессии по **«модели благоприятствования» (*facilitation model*)** в нашей трактовке в биогеоценозе возрастают ресурсы биогенных элементов, либо снижается роль неблагоприятных факторов, влияющих на их доступность (рН, режим влажности и др.). Рост продуктивности может вести к усложнению структуры фитоценоза, усилению конкуренции за другие ресурсы. Одним из свойств эдификаторов сукцессий по этой модели является их «большая эффективность в конфликтах» за свет.

Как писал В.Д. Лопатин (1958: 132): «При оптимальном соотношении тепла, влаги и питательных веществ в почве развиваются фитоценозы с наиболее биологически мощными эдификаторами, очень сильно изменяющими, и трансформирующими экзогенные прямодействующие факторы. Создаётся весьма устойчивая и специфическая биологическая среда. На таких местопроизрастаниях могут господствовать лишь наиболее биологически мощные виды. Набор видов и жизненных форм эдификаторов определяется исходом межвидовой борьбы за существование. В составе эдификаторов господствуют деревья-виоленты».

Модель сукцессии, сформулированная в своё время Ф. Клементсом, по биогеоценотическому содержанию признаётся и авторами, не считающими себя приверженцами парадигмы моноклимакса. Например, Р.Г. Уиттекер, излагавший в монографии разные парадигмы сукцессий (моноклимакса, поликлимакса, климакса-континуума), и признавая возможность «неблагоприятного отбора» как одной из тенденций эволюции организмов (см. ниже), тем не менее, заключал, что все сукцессии завершаются формированием устойчивого состояния, соответствующего климаксу Ф. Клементса: «В лесных районах, например, сукцессии озер и болот, гарей и залежей, поверхности скал и отложений

в речной долине – все заканчиваются стадией леса» [Уиттекер, 1980: 189].

В качестве «тенденций прогрессивного развития» Р.Г. Уиттекер перечислял:

«1. В ходе сукцессии обычно происходит прогрессивное развитие почвы, которое сопровождается возрастанием глубины, содержания органического вещества и дифференциацией почвенных горизонтов в направлении к зрелой почве сообщества конечной стадии.

2. Увеличиваются высота, биомасса и ярусное расчленение растительных сообществ.

3. Запас элементов минерального питания, содержащихся в почве и растениях, возрастает, и возрастающая доля его содержится в тканях растений.

4. Продукция – скорость формирования органического вещества на единицу площади – возрастает одновременно с развитием почвы и структуры сообщества и усилением использования сообществом ресурсов среды.

5. По мере увеличения высоты и сомкнутости надземной части сообщества микроклимат сообщества всё более определяется характером самого сообщества.

6. Видовое разнообразие усиливается в направлении от простых сообществ ранних стадий сукцессий до богатых видами более поздних стадий или до зрелого сообщества.

7. Значимость популяций попеременно возрастает и падает, и они сменяют одна другую вдоль градиента времени подобно тому, как это происходит в устойчивых сообществах по градиентам условий среды. Скорость замещения в ходе сукцессии одних видов другими во многих случаях замедляется по мере смены небольших по размерам недолговечных растений более крупными и более долговечными.

8. Относительная устойчивость сообществ возрастает. Ранние стадии в некоторых случаях явно неустойчивы, имеют популяции, быстро сменяющие одна другую; сообщество конечной стадии обычно стабильно, с доминированием долгоживущих растений, которые поддерживают свои популяции в составе сообщества, не изменяющемся больше в определённом направлении» [Уиттекер, 1980: 184–185].

Из перечисленных Р.Г. Уиттекером тенденций приведённые им признаки «прогрессивного развития почвы», увеличение высоты, биомассы и ярусного расчленения растительных сообществ, возрастание содержания элементов питания в тканях, продукции органического вещества, смена небольших по размерам недолговечных растений более крупными и более долговечными – в таёжной зоне характерны только для модели благоприятствования (в южном полушарии некоторые из перечисленных тенденций характерны и для сукцессии по модели толерантности, подробнее см. § 2.4.).

Что касается разнообразия видов, то, как замечал Дж.Ф. Грайм [Grime, 2001: 334]: «Разнообразие зависит от приспособленности отдельных особей и популяций, а не от их способности повышать продуктивность экосистем».

Созвучным понятию сукцессия по модели благоприятствования являются благоприятные взаимодействия между растениями, обычно трактуемые, прежде всего, как локальное снижение экстремальных факторов абиотической среды, чаще всего применительно к обеспечению выживания проростков путём защиты их от иссушения под пологом других растений в засушливых местах, а также, например, к защите от повреждения фитофагами (см., например, Bronstein, 2009; Bruno et al. 2003; Callaway, 1995; Callaway, Walker, 1997). Некоторые авторы рассматривают такие взаимодействия между растениями как расширение экологической ниши, лимитированной физическими

факторами среды [Bruno et al., 2003; Stachowicz, 2012]. М.О. Бертнес и Р. Каллауей (Bertness, Callaway, 1994) предложили концептуальную модель, в которой отношения между растениями с возрастом суровости окружающей среды переходят от конкуренции к благоприятствованию. Е.Ж.Б. Макинтайр и А. Фаярдо [McIntire, Fajardo, 2014] использовали это же понятие в смысле создания дополнительных экологических ниш – как в благоприятных, так и в экстремальных (например, солончаки) условиях. Иногда благоприятные взаимодействия растений рассматривают широко, включая в них такие явления, как мутуализм с микоризными грибами и азотфиксирующими организмами (представителями других царств биоты) [Callaway, 1995] или ещё шире, как благоприятствование на уровне экосистем в целом – каскады благоприятных взаимодействий по экологическим сетям (см. обзор Michalet, Pugnaire, 2016), что в ряде случаев неотличимо от сукцессий экосистем по модели благоприятствования. Существует, с одной стороны, континуум явлений, при описании которых используется одно определение – благоприятствование (facilitation), с другой стороны, явления на концах этого ряда существенно различаются, что при лаконичном их описании может вести к путанице.

При **«модели толерантности» (tolerance model)** для каждого нового вселяющегося вида доступность ресурсов снижается, доминант каждой следующей стадии по отношению к доминанту предыдущей – более слабый конкурент и может занять господствующую роль лишь в случае, если его выносливость к бедности среды выше, чем у предыдущего. Эдификаторами являются виды, более эффективные в использовании ресурсов минерального питания, но нередко менее эффективные в конкуренции («конфликтах») за свет.

Выражаясь с позиций закона Либиха – жизнеспособность организмов лимитируется тем фактором, который удовлетворяет-

ся в наименьшей степени, – можно сказать, что разные группы эдификаторов, направляющие сукцессии по разным моделям – благоприятствования или толерантности, обеспечивают своё господство, лимитируя для конкурентов разные факторы.

В.Н. Сукачёв [Основы ..., 1964], рассматривая «прогрессивные» и «регрессивные» сукцессии, писал: «Признаками прогрессивности в биогеоценологии надо считать также усложнение организации, структуры и более интенсивный, более глубоко и разносторонне захватывающий все компоненты биогеоценоза процесс обмена веществом между ними». К «регрессивным» сукцессиям Сукачёв относил смену леса болотом. Ясно, что речь идёт о тех же моделях благоприятствования и толерантности, именуемых с антропоцентристских позиций.

Ранее термин «регрессивные сукцессии» использовал А.Г. Тэнсли [Tansley, 1920] в несколько ином, чем В.Н. Сукачёв, смысле – смены растительности при изменении физических (понижение уровня грунтовых вод в результате эрозии) или химических (выщелачивание) характеристик абиогенной среды, не связанных с влиянием на эти явления самой растительности. В более поздней работе [Tansley, 1935: 288] он отнёс к «регрессивным сукцессиям» также смену растительности в результате выбивания скотом и «постепенное выщелачивание и сопутствующее образование грубого гумуса, что может в итоге превратить лес в пустошь, постепенное увеличение сухости, ведущее к смене более пышной и мезофитной растительности на бедную и ксерофитную, или постепенное заболачивание, которое также ведёт к изменению типа и обычно смене "высшей" на "низшую"», т.е. в уже близком к использованию В.Н. Сукачёвым смысле.

Однако далее А.Г. Тенсли писал: «вторжение сфагнового болота и уничтожение леса (или пустоши) нельзя рассматривать как регресс. Я должен назвать это завоеванием и подавлением "высшего" типа сообщества "низшим", в силу своеобразия по-

следнего. Безусловно, верно, что сила этого вторжения и завоевания во многом связана с силой сфагнома удерживать и приносить с собой при вторжении воду, а также, что сфагнум тем самым создаёт новую гидрофитную среду, которая может стать отправной точкой новой гидрархной "присерии". Но такие события не вполне могут быть *приравнены*, как приравнял бы их Клементс, к образованию новых "голых" площадей (воды). Сфагнум кроме всего растение и доминант очень обширных и важных сообществ. При определённых условиях, которые частично обусловлены климатом и частично топографией, он может сохранить своё господство на неопределённый срок. Я сам, не колеблясь, описываю его как основной доминант отдельной формации растений» [Tapley, 1935: 288; *курсив в оригинале*]. В последней цитате А.Г. Тенсли по существу не признаёт сукцессией смену леса или пустоши сфагновым болотом, а описывает как смену формаций, подчёркивая тем самым принципиально разные направления смен.

В качестве характеристик сообществ, развивающихся по разным моделям сукцессии, полезна предложенная Б.А. Юрцевым (1986) модернизация системы фитоценоципов Л.Г. Раменского – Дж. Грайма: виоленты подразделяются на виоленты благоприятных условий (соответствующих классической концепции виолента) и неблагоприятных условий. Аналогично эксплеренты благоприятных и неблагоприятных условий. Пациентами именуется лишь ценопациенты в смысле Т.А. Работнова (1985) – сопутствующие виды сообществ, мирящиеся с господством сильного доминанта или эдификатора; также различаются пациенты благоприятных и неблагоприятных условий и выделяется ценотип ультрапациента – растения наиболее жёстких условий, где ценотическая связь между растениями отсутствует.

К сукцессиям в аспекте их воздействия на ресурсы энтопия справедливы слова К.А. Куркина (1980), который, анализируя

подходы к изучению трофических потоков в экосистемах, заметил: «в биогенных круговоротах действительной "экологической валютой" является не энергия, а те из элементов-биогенов, которые находятся в минимуме».

Сосудистые растения активно перемещают биогенные элементы на поверхность субстрата (поглощая корневыми системами и отлагая с опадом), а мхи направляют изменения среды к геохимической автономности занимаемых ими элементов ландшафта.

Однако активный перенос элементов питания на поверхность субстрата не гарантирует их быстрое включение в биологический цикл. Как показал Р. Аертс, листья вечнозелёных растений имеют более высокие концентрации устойчивого к разложению лигнина и низкие – белка, по сравнению с листопадными видами. Преобладание вечнозелёных видов в бедных элементами питания средах может быть объяснено низкой величиной потерь ими этих элементов. В связи с долгой продолжительностью жизни всех тканей (в т.ч. корней), вечнозелёные растения имеют более высокую эффективность использования элементов питания (продукция органического вещества в расчёте на единицу элементов минерального питания), чем у листопадных видов. Характеристики вечнозелёных растений не только уменьшают потери элементов питания, но также, при длительном воздействии на плодородие почвы, влияют на конкурентный баланс между вечнозелёными и листопадными видами [Aerts, 1995].

Богатые энергией органические соединения более или менее полно включаются в круговорот (интенсифицируя его) только в биогеоценозах, развивающихся по модели благоприятствования, но могут играть и противоположную роль, накапливаясь в возрастающих количествах и иммобилизуя азот и зольные элементы питания, снижая эффекты благоприятствования или направляя сукцессию по модели толерантности.

Это соответствует типам круговорота биогенных элементов, выделенных М.А. Глазовской:

«Интенсивный компенсированный круговорот. Химический элемент многократно участвует в биологическом цикле вследствие быстрого освобождения из мёртвых остатков и перехода в доступные для растительных и животных организмов формы,

Заторможенный некомпенсированный круговорот. Химический элемент однократно участвует в биологическом круговороте; всё количество биологически захваченного и возвращаемого при отмирании организмов элемента находится в недоступных формах, исключается из дальнейшего круговорота и накапливается в почве или на её поверхности (например, в торфе). В этом случае организмы захватывают из окружающей среды (атмосферы, почвы, грунтовых вод) всё новые и новые порции данного элемента» [Глазовская, 1974: 3–4].

Разумеется, приведённые М.А. Глазовской формулировки – крайние, диаметрально противоположные варианты круговорота биогенных минералов, а в природе распространены и промежуточные явления, и сочетания вариантов круговорота в одном биогеоценозе.

Как замечали С.Е. Прескотт и соавторы, «гумус можно также рассматривать в качестве стока элементов питания, который по существу конкурирует с деревьями за этот лимитирующий рост ресурс. Особенно в случае поверхностных отложений прогрессирующая иммобилизация элементов питания в гумусе может со временем привести к истощению снабжения доступными элементами питания и снизить продуктивность участка» [Prescott et al., 2000: 23–24].

Продуктивность бореальных лесов ограничивается доступностью азота вследствие его постепенной иммобилизации в гумусе, но это скорее следствие *неполного* разложения (т.е. превращения в гумус, а не окисления и минерализации), чем

медленного. Скорость разложения опада, вероятно, часть положительной обратной связи, ещё больше усиливающей доступность азота и продуктивность исходно плодородных участков и ещё больше снижающей доступность азота и продуктивность бесплодных участков [Prescott, 2005].

Ф.Д. Коли и соавторы [Coley et al., 1985: 895] обосновывали точку зрения, что «естественный отбор благоприятствует растениям с медленным ростом и высоким уровнем защиты в средах с низкой доступностью ресурсов, и условия высокой доступности ресурсов благоприятствуют растениям с более быстрым ростом и более низкими уровнями защиты». В обзорной статье Е. Новаса и соавторов [Novaes et al., 2010] на примере исследований естественных мутаций *Pinus taeda* и в популяциях гибридов деревьев внутри родов *Eucalyptus* и *Populus* показана отрицательная корреляция роста биомассы (обычно измеряемой как объём древесины) и содержания лигнина.

Р.Д. Барджет и Д.А. Уордл развивали гипотезу о связи «классической модели *r-k* континуума» и модели стратегий продуктивности-выносливости растений Грайма (C-S-R – конкурент, стресс-толерант, рудерал) с качеством производимого растениями опада. По их мнению, более быстрорастущие растения производят более съедобную листву, чем растения, имеющие признаки, характерные для консервативной стратегии, и опад быстрорастущих растений обеспечивает циклы элементов питания, повышающие плодородие почвы, а малосъедобные виды растений сменяются ещё менее поедаемыми, с более плохим качеством опада, снижающим плодородие почвы [Bardgett, Wardle 2010].

Следует обратить внимание также на издержки стратегии благоприятствования, связанные с высокой конкуренцией, прежде всего за свет. По мнению Д.С. Фальстера и М. Вестоби: «То, что наземная растительность, произрастающая в продуктивных местах, имеет высокие стебли, не является триумфом биологической

продуктивности. Скорее, это неэффективный исход гонки вооружений между конкурирующими за свет растениями. Если экосистема является подлинно кооперативной организацией, растительность будет тонким зелёным слоем у земли, без расходов на отвлекающие от продукции стебли» [Falster, Westoby, 2003: 339–341]. В этом отношении сообщества сфагновых мхов наиболее приближаются к «кооперативной организации», вложения продуктов фотосинтеза которых в структурные ткани связаны больше с защитой от консументов, чем с конкуренцией за свет (см. также в § 2.3 оценку сфагновых сообществ, высказанную Л.Я. Смоляницким (1979) с другой точки зрения).

Убеждённый противник «организмистской» концепции в фитоценологии Б.М. Миркин (1985) считал, что сильными эдификаторами, активно и глубоко трансформирующими факторы среды, могут быть только деревья умеренной зоны и сфагновые мхи. Из названных Б.М. Миркиным групп растений первые способны стать эдификаторами, прежде всего, за счёт эффективности в конкуренции за свет, вторые – за счёт эффективности в эксплуатации ресурсов минерального питания.

Наглядное описание конкуренции эдификаторов – деревьев и мхов приводит Т.А. Работнов (1992: 103): «Траншейная обрубка корней деревьев воздействует и на моховой покров, обуславливая его деградацию либо из-за чрезмерного для лесных мхов затенения (...), либо благодаря различиям в изменении конкурентной способности отдельных видов мхов. Так, в ельнике чернично-сфагновом, в котором в моховом покрове до обрубki корней ели преобладал *Sphagnum girgensohnii*, после исключения воздействия корней ели стал преобладать кукушкин лён (*Polytrichum commune*), что было обусловлено увеличением содержания в почве доступного азота. Кукушкин лён, обладая ризоидами, благоприятно реагировал на это, о чём можно судить по значительному увеличению в нём содержания азота, в то время

как в сфагновом мхе таких изменений не произошло (...). Следовательно, в ельнике чернично-сфагновом ель, конкурируя за азот с кукушкиным льном, способствует преобладанию сфагнового мха и в то же время испытывает на себе его отрицательное влияние».

Модель толерантности, вероятно, является наиболее древней, свойственной организации примитивных до-сосудистых растений на неразвитых почвах, но приобретшей эволюционное значение и развитие в конкуренции с более высокоорганизованными группами. В модели благоприятствования эдификаторами являются представители более эволюционно продвинутых таксонов.

Модели благоприятствования и толерантности мы рассматриваем как основные, поскольку они направляются разными группами сильных эдификаторов, и формируемые ими биогеоценозы развиваются в противоположных направлениях. Иные предложенные разными авторами модели сукцессий представляются как варианты либо сочетания признаков основных моделей.

Глава 2

Положение эдификаторов моделей сукцессий в иных геоботанических и биогеоценотических моделях. Взаимодействие сильных эдификаторов

2.1. Модели конкуренции

Как подчёркивал Л.Г. Раменский, «конкуренция совершается через среду, через её изменение» [Раменский, 1952: 1986]. «Нет растений с высокой конкурентоспособностью „вообще“, все преимущества и недостатки растений совсем по-разному проявляются в различной природной обстановке. В мезофильных условиях решающее значение имеет энергия роста и развития, в суровых – выносливость» [Раменский, 1952: 1987].

Экологические стратегии эдификаторов моделей благоприятствования и толерантности, по нашему мнению, основаны на разных моделях конкуренции – Дж.Ф. Грайма и Д. Тильмана (обе модели мы приводим в изложении В.Г. Онипченко, 2013). Дж. Грайм [Grime, 1979.] определяет конкуренцию как тенденцию соседних растений использовать один и тот же квант света, ион элементов минерального питания, молекулу воды или объём пространства, иными словами конкуренция – это «взаимоотнятие ресурсов». По модели Д. Тильмана [Tilman, 1982], при конкуренции за один и тот же ресурс в стационарной среде побеждает вид, нуждающийся для своего развития в самой низкой пороговой концентрации. Он снижает доступность ресурса в среде до этой концентрации, когда другие виды уже не могут длительно существовать.

Очевидно, эдификаторная стратегия сфагновых мхов основана на модели Тильмана, а деревьев – на модели Грайма.

Ю.С. Ларикова и М.Н. Кондратьев (2015) предложили несколько моделей конкуренции древесных растений, в частности, такие как: асимметричная конкуренция – когда один вид

преобладает над другими по приспособленности к факторам среды, и диффузная конкуренция – борьба нескольких видов растений одновременно за несколько ресурсов.

Рассматривая эти модели шире, как модели конкуренции между разными жизненными формами растений, можно предположить, что при смене стадий в сукцессионных рядах наибольшее значение имеет асимметричная конкуренция, а во взаимоотношениях разных сукцессионных систем – диффузная конкуренция.

Дж.Ф. Грайм и Дж.Г. Ходжсон [Grime, Hodgson, 1987] привели особенности растений, отвечающих, согласно приведённой выше модели Грайма, за высокую конкурентоспособность: (1) надёжные многолетние жизненные формы с сильной способностью вегетативно ветвиться в воздушной и почвенной средах; (2) приверженность быстрому захвату ресурсов для создания новых листьев и корней; (3) высокая морфологическая пластичность при дифференциации листьев и корней; (4) короткие периоды жизни отдельных листьев и корней. Совокупное воздействие этих признаков – плавная регулировка распределения в пространстве поглощающих поверхностей («активных фуражиров») выше и ниже уровня земли. Это, в свою очередь, позволяет проецировать листья и корни в богатые ресурсами зоны в неравномерно изменяющейся среде, созданной деятельностью растения и его конкурирующих соседей¹.

Как подчёркивали Дж.Ф. Грайм и Дж.Г. Ходжсон, существенная особенность этого вида конкуренции заключается в том, что этот процесс достигает максимальной интенсивности в богатых ресурсами средах. При таких условиях плотная и быстро развивающаяся биомасса формируется доминирующими растениями. Это приводит к исключению подчинённых видов и их приуроченности к зонам истощения ресурсов, созданных доминиру-

¹ Более подробно механизмы этой стратегии позже были рассмотрены в работе А. Новоплавского [Novoplansky, 2009].

ющими растениями одновременно выше и ниже уровня земли. В условиях высокой продуктивности и низкой нарушенности растительности конкуренция между видами приводит к развитию моновидовых зарослей.

Существование возможно только в условиях, когда монополистические тенденции потенциальных доминантов сдерживаются низкой продуктивностью и/или физическим ущербом. Эта модель предполагает, что потенциал сосуществования достигает максимума в коридоре промежуточных значений, выше которых разнообразие при доминировании небольшого числа устойчивых видов обычно падает [Grime, Hodgson, 1987]¹.

При этом Дж.Ф. Грайм и Дж.Г. Ходжсон признавали и возможность «неблагоприятного отбора» (adversity selection) по Р.Г. Уиттекеру [Whittaker, 1975], которому подвержены организмы, непрерывно эксплуатирующие непродуктивные среды или ниши, и способствующему медленным темпам роста, консервативным механизмам захвата и использования ресурсов и низкому репродуктивному усилию. Многие виды хронически непродуктивных местообитаний сильно защищаются от фитофагов и входят в мутуалистические ассоциации (лишайники и микоризы). Одним из следствий неблагоприятного отбора является накопление подстилки, т.е., противодействие, которым защищены живые листья растений от фитофагов, может сохранять эффективность против многих организмов-редуцентов [Grime, Hodgson, 1987].

Причём, как заметил С.Д. Эллисон [Allison, 2006: 621], «из-за низкого качества поступающего детрита по отношению к С растений детритофаги должны столкнуться с более суровым контролем снизу вверх, чем фитофаги. Поступления детрита в почву богаты

¹ Эта закономерность в более лаконичной и общей форме (касающейся не только растений, но и любых организмов), была сформулирована М. Бигонем и соавторами (1989: 253): «Любая сила, способная попросту прервать процесс конкурентного исключения, может предотвратить вымирание и стимулировать видовое разнообразие».

структурными соединениями растений и представляют собой ту часть биомассы растительности, которая не потреблена фитофагами. К тому времени, когда они достигают почвы, растительные материалы лишаются своих наиболее питательных тканей как фитофагами, так и самими растениями, если элементы питания всасываются при старении тканей. Любой растительный материал, прошедший через кишки фитофагов на пути к почве, был предварительно переварен и может содержать более высокие концентрации устойчивых к разложению соединений».

В одной из ранних комплексных работ, посвящённых поискам ответа на вопрос: как химическое качество органического вещества лесной подстилки влияет на скорость его разложения и круговорот минералов внутри и вне древесной растительности, П.В. Фланаган и К. Ван Клив [Flanagan, Van Cleve, 1983] на примере лесов центральной Аляски показали, что при одинаковых условиях влажности и температуры горизонты L и F подстилок под берёзой (*Betula papyrifera*) имели показатели дыхания в 11,5 раз выше, чем соответствующие слои под елью чёрной (*Picea mariana*). Потери массы в горизонтах L, F и H подстилки берёзы, соответственно, в 6, 3 и 2 раза выше, чем в соответствующих субстратах ели чёрной. Различия между скоростями разложения из различных горизонтов подстилок значительно снижаются по мере их старения, т.е. по мере исчерпания наиболее доступных источников углерода различия между скоростями разложения подстилок разного происхождения сокращаются. Исследования указанных авторов показали, что основным фактором, определяющим скорость разложения конкретного субстрата, является качество самого субстрата, и различия качества субстрата оказывают в 5–6 раз большее влияние на скорость разложения, чем различия микроклимата (температура, влажность), за исключением случаев, когда происходит пересыхание подстилки (что нередко под берёзой, но не случается под елью). Биомасса грибов достоверно

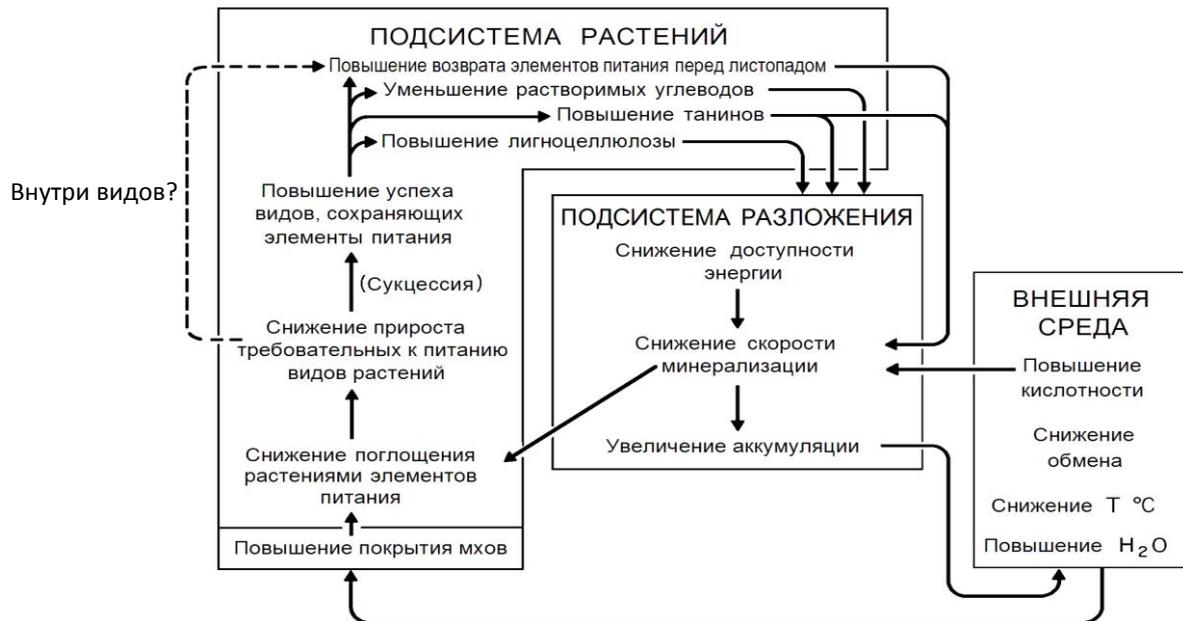
и положительно коррелирует с количеством органического вещества на всех участках, при этом количество органического вещества определяет биомассу грибов количественно, а качество субстрата определяет активность грибов при его разложении. Лабораторные и полевые эксперименты П.В. Фланагана и К. Ван Клива с внесением в бедные почвы азотных и фосфорных удобрений и глюкозы и выращивания проростков берёзы в искусственных средах, дефицитных по элементам минерального питания, показали, что проростки берёзы, выращенные в условиях дефицита азота, производят листву, содержащую больше танинов на единицу сухой массы, чем выросшие при нормальной обеспеченности азотом. Взрослые таёжные деревья – и хвойные, и лиственные – при дефиците азота резорбируют из отмирающих листьев больше азота, чем в условиях нормального азотного питания, а на удобрение реагируют, производя большее количество опада с более высоким содержанием элементов питания. Результаты экспериментов позволили П.В. Фланагану и К. Ван Кливу высказать предположения, что:

– таёжные деревья имеют два источника элементов питания, сильно различающихся по качеству и скорости оборота: 1) резорбция из отмирающих листьев (без конкуренции с микробами), поставляет листьям основную часть азота для роста весной (быстрый оборот); 2) поглощение корнями из разлагающейся подстилки элементов питания, за которые конкурируют корни и микроорганизмы, особенно осенью и весной (медленный оборот);

– микробные компоненты таёжных экосистем, в отличие от деревьев, ограничены не запасом элементов минерального питания, а энергией (легко метаболизируемыми соединениями углерода).

Предложенная несколько десятилетий назад П.В. Фланаганом и К. Ван Кливом и выполненная в виде схемы концепция влияния качества субстрата на разложение и круговорот элемен-

Концепция влияния качества субстрата на разложение и круговорот элементов питания между компонентами экосистемы [Flanagan, Van Cleve, 1983: 813]



тов питания между компонентами экосистемы не противоречит современным представлениям, как химическое качество органического вещества лесной подстилки влияет на скорость его разложения и круговорот минералов внутри и вне древесной растительности (хотя в наши дни эта концепция может быть дополнена новыми элементами, прежде всего, её подсистема разложения).

Дж.Ф. Грайм и соавторы [Grime et al. 1997] на основании анализа флоры Британии выдвинули идею о существовании первичной оси эволюционной специализации захвата, использования и высвобождения ресурсов. Впоследствии эта идея была подтверждена на примерах флор других регионов мира – Аргентины, Ирана, Испании [Diaz et al. 2004]. Эта ось отражает фундаментальный компромисс между строением растений и набором их свойств, позволяющим быстро находить ресурсы («поглощающий тип»), и набором, позволяющим сохранять ресурсы в хорошо защищённых тканях («консервативные/удерживающие типы»). Причём подобные эволюционные тенденции выявлены и среди флор разных регионов, и внутри филогенетических групп наземных растений высокого ранга – однодольных и двудольных, и внутри крупных семейств – сложноцветных, бобовых, злаковых (Asteraceae, Fabaceae, Poaceae). Эти основные тенденции специализации сохраняются в различных экологических ситуациях (включая различия основных причин низкой продуктивности – засухи или дефицита элементов минерального питания). При этом морфологические признаки совпадают с функциональными (относительные скорости роста, содержание азота в листьях, предпочтения беспозвоночных фитофагов-генералистов, скорость разложения опада). На одном конце оси виды с большими тонкими нежными листьями с высокой удельной площадью, характеризующиеся быстрым ростом, высоким содержанием азота, хорошо поедаемые фитофагами и быстро разлагающиеся при

опадении, а на другом конце – виды с небольшими толстыми жёсткими листьями, низкой удельной площадью, характеризующиеся медленным ростом, низким содержанием азота, плохо поедаемые фитофагами и плохо разлагающиеся при опадении.

И.Дж. Райт и соавторы [Wright et al., 2004] на основе многофакторного статистического анализа данных о более чем полутора тысячах видов из разных регионов Земного шара подтвердили, что эта зависимость работает в разных климатических зонах, и в листьях с высоким содержанием белка (как правило, у них низкие отношения массы листа к площади листа) обычно низкие концентрации других «дорогостоящих» (с точки зрения затрат продуктов фотосинтеза) соединений, таких как липиды или лигнин, и высокие концентрации таких «дешёвых» компонентов, как элементы минерального питания. Позже Дж.К. Ордонез и соавторы [Ordoñez et al., 2009] на основе исследования меньшего числа видов при более тщательном исследовании их взаимосвязи с почвенными условиями пришли к выводу, что на свойства листьев в большей мере влияет плодородие почв, чем климат.

Д.Тильман отмечал: «признаки, приведшие к высокой конкурентоспособности за лимитирующий элемент питания в почве, подобны признакам, которые Chapin (1980) нашел у растений, доминирующих в естественно бедных питанием местах. Это говорит о том, что конкуренция за элементы питания, а не только толерантность, возможно, была главной силой, благоприятствующей эволюции этих признаков в растениях бесплодных местообитаний» [Tilman, 1990: 8]. При этом Тильман не абсолютизировал данную закономерность, признавая: «Хотя существует множество потенциальных экологических ограничений, проблема упрощается, поскольку маловероятно, что все ограничения одинаково важны. В любой конкретной среде обитания, экосистеме или географическом регионе большая часть наблюдаемой кар-

тины может быть вызвана одним или несколькими экологическими ограничениями, но в разных местообитаниях, вероятно, будут важны разные ограничения». «Изменение морфологии, физиологии или поведения организма, увеличивающее его жизненность в ответ на один набор экологических ограничений, должно иметь стоимость, которая уменьшает его жизненность в других условиях» [Tilman, 1990: 4].

Х. Ламбертс и соавторы [Lambers et al., 2008] развивали гипотезу о разных стратегиях растений поглощения элементов питания в зависимости от их количества в почве и присутствия в легкодоступном растворимом виде, либо связанном в неорганических или органических соединениях, используя как разную структуру (архитектуру) корневой системы (иногда подкреплённую дополнительными физиологическими свойствами, способствующими мобилизации химически связанных элементов), так и разные группы симбионтов (азотфиксаторы, разные типы микориз, обладающие разными способностями). Относительные затраты продуктов фотосинтеза, связанные с различными стратегиями, могут давать преимущества или создавать проблемы в приобретении конкретных ресурсов и повышать конкурентоспособность в конкретных условиях, либо снизить конкурентоспособность, но позволить уйти от конкуренции.

2.2. Краткий обзор мнений о влиянии разных факторов на разложение опада

П.Б. Рейх и соавторы на основе изучения влияния на свойства почвы 30-летних монокультур 14 европейских и североамериканских видов деревьев, пришли к выводу, что основным фактором, влияющим на свойства почвы, является содержание в опаде кальция, независимо от того, являются ли деревья голосеменными или покрытосеменными, вечнозелёными или листопадными [Reich et al., 2005]. В других работах П.Б. Рейха [например: Reich et al., 1997; Reich, 2014] обосновывается точка зрения, что листья

с более широким отношением площади к массе имеют и более быстрые физиологические процессы, и быстрее разлагаются после гибели, именуемая «спектром "быстрой-медленной" экономики растений» ('fast-slow' plant economics spectrum).

Р. Аертс развивал гипотезу о том, что существует три основных уровня контроля разложения опада, действующие в следующем порядке: климат > химия опада > почвенные организмы подстилки. Климат также оказывает косвенный эффект через воздействие на химический состав опада – соотношение лигнина к азоту. Это свидетельствует о существовании треангулярной взаимосвязи между климатом, химией опада и скоростью его разложения. Климат влияет на разложение опада: во-первых, за счёт воздействия на абиотические условия, во-вторых, за счёт воздействия на химию ресурсов. В процессе разложения концентрация лигнина возрастает. Азот может вступать в реакцию с лигнином и продуктами его разложения, образуя устойчивые продукты. Такие продукты образуются химически, а не биологически, и как таковые могут быть весьма устойчивы к биологической деградации [Aerts, 1997a].

У.К. Корнуэлл и соавторы [Cornwell et al. 2008] на том основании, что в экспериментах при постоянных условиях скорость разложения опада разных видов растений, собранных в одной местности, может различаться 18-кратно, а опада одного вида, помещённого в разные биомы, контрастные по климатическим условиям (от тундры до тропических лесов), только 5,5-кратно, пришли к выводу, что именно химический состав опада определяет скорость его разложения.

В обзорной работе Д. Цанга и соавторов [Zhang et al., 2008] на основе математического анализа данных 70 публикаций, посвящённых исследованию разложения опада, авторы пришли к выводу, что качество опада – важнейший прямой регулятор его разложения. Другие факторы, такие как среднегодовая темпе-

2.2. Краткий обзор мнений о влиянии разных факторов на разложение опада

ратура и среднегодовые осадки, также влияют на разложение опада, либо прямо, либо косвенно, через воздействие на свойства формируемого опада. В глобальном масштабе разложение опада можно хорошо моделировать с помощью комбинации переменных климата, качества опада и географических, хотя независимо друг от друга ни одна переменная не может объяснить более 40% изменения скорости разложения опада.

Г. Йенни подчёркивал, что и почва, и растительность обусловлены климатом. Говорить, что одна зависимая переменная является причиной другой зависимой переменной, нелогично, и затрудняет понимание явлений. Однако, корректно сравнивать почвы под двумя разными видами и изолированно рассматривать воздействие видов на генезис почв, при условии их роста при единых условиях влаги, температуры, материнской породы, положении в рельефе [Jenny, 1958].

С.Е. Прескотт [Prescott, 2005] обратила внимание на то, что, учитывая множество сложных взаимосвязей между факторами, влияющими на скорость разложения, не стоит предполагать, что изменение какого-либо одного фактора, такого как содержание азота, фосфора или лигнина, будет существенно влиять на скорость разложения. Необходимо ставить вопросы, типа «при каких условиях доступность азота влияет на скорость разложения», а не «влияет ли доступность азота на скорость разложения»¹.

В другой работе С.Е. Прескотт назвала пороги, в пределах которых ведущими в контроле разложения растительных остатков принадлежит разным факторам: при среднегодовой температуре ниже 10°C ведущим является фактор температуры, выше этого порога – другие факторы; при весовой влажности почвы <30% и >80% ведущим является фактор влажности, между этими поро-

¹ Неоднозначность влияния доступности азота на скорость разложения растительных остатков подтверждается в исследовании А.К. Квиткиной и А.А. Ларионовой (2013).

гами – другие факторы; при соотношении в опаде негидролизуемого кислотами остатка (сложная смесь полифенолов, восков и иных устойчивых соединений, ранее оптом именовавшаяся «лигнином») к азоту >40, разложение однородно медленное, при соотношении <40 разложение может быть медленное или быстрое, в зависимости от других факторов [Prescott, 2010]¹.

Эти пороги уточняют приводимые И.А. Соколовым (1993) законы приоритета климата, увлажнённости среди факторов почвообразования. Таёжная зона находится в диапазоне среднегодовой температуры $\leq 10^{\circ}\text{C}$ и среднегодовой влажности минеральной почвы >30%. Среди иных приведённых С.Е. Прескотт порогов в данном диапазоне, однако, продолжают играть важную роль химический состав опада и весовая влажность почвы >80%.

Необходимо отметить, что возможность образования гумуса того или иного типа и скорость оборота биогенных элементов тесно связаны с исторически сформировавшимся составом почвенной мезофауны, и в разных регионах Земного шара регулируются разными группами беспозвоночных. В таёжной зоне практически повсеместно присутствуют представители мезофауны, измельчающие растительные остатки. При этом, например, в Японии, в связи с отсутствием в аборигенной фауне дождевых червей с большой экологической амплитудой, способных питаться и почвой, и опадом, глубоко зарывающихся в землю, таких как европейский *Lumbricus terrestris*, в широколиственных и хвойно-широколиственных лесах гумусообразование завершается неполным смешиванием органического и минерального материала, накоплением на поверхности органических фекалий и формированием гумуса скорее типа модер, чем муль [Mori et al., 2009] (т.е. развивается по менее эффективному варианту модели благо-

¹ П.Витусек [Vitousek, 1982] использовал другой критерий – отношение общей сухой массы опада к азоту и указывал соотношение – около 60 в сообществах с высоким круговоротом азота и до более 200 на бедных местообитаниях с замедленным круговоротом.

приятствования, чем в Европе), а в более теплых климатических зонах значительная роль в разложении древесных остатков принадлежит термитам, ареалы ряда видов которых местами заходят на край таёжной зоны (например, на Дальнем Востоке). В самой таёжной зоне локально эту функцию выполняют муравьи [Jones, 1994; Lavelle, 1997; Lavelle et al., 2016; Prescott, 2005]. В северотаёжной подзоне в связи с неблагоприятными термическими условиями также отсутствует педофауна, способствующая перемешиванию опада с минеральными горизонтами и формированию гумуса типа муть, и под пологом мелколиственных пород формируется гумус модер [Федорец, Бахмет, 2003].

Подробно взаимосвязь педофауны и растительности мы рассмотрим в § 3.3.

Как отмечали М.А. Брэдфорд и соавторы, возможно, существуют ещё неучтённые факторы, влияющие на разложение опада, и, соответственно, на конкуренцию производящих этот опад растений, и недоучёт до настоящего времени этих факторов связан с применением конкретных экспериментальных подходов, неспособных выявить эти факторы, а обобщение данных удаляет локальные вариации переменных, повышает восприятие влияния интересующего фактора и потенциально заслоняет влияние неизмеряемых факторов. Например, анализ данных, собранных по всему огромному градиенту климата, может привести к ошибочному выводу, что климат является доминирующим фактором, объясняющим различия скорости разложения на всем градиенте, тогда как в действительности это верно только для части градиента [Bradford et al., 2016]. Широкомасштабный 10-летний эксперимент с использованием разных видов опада в разных климатических зонах Земного шара продемонстрировал, что значение разных факторов может меняться на разных стадиях разложения опада [Currie et al., 2010]. Для краткости далее мы не будем подробно останавливаться на модели благоприятствования, пользу-

ющей наибольшим (не всегда заслуженным) вниманием многих авторов, а остановимся на «менее популярных» моделях.

2.3. Положение сфагновых мхов в экологических моделях

Н. Ван Бримен и А. Финци указывали, что «сфагнум может быть одним из лучших примеров экосистемного инженера» [Van Breemen, Finzi, 1998: 10]. Однако при обсуждении сукцессий в российской научной литературе до сих пор уделяется недостаточное внимание собственным сукцессионным потенциалам моховой синузии. Ранее автор обращал внимание на несоответствие сфагновых сообществ многим моделям геоботаники (которые построены большей частью на изучении сообществ сосудистых растений) и ландшафтоведения [Войтехов 2012, 2012а]. На недостаточное внимание к вкладу несосудистых растений в целом (мхи, лишайники, водоросли и т.д.) в функционирование экосистем обратили внимание Ф.С. Мартин и А.У. Маллик [Martin, Mallik, 2017].

Л.Я. Смоляницкий выдвинул гипотезу о том, что сфагновые мхи стремятся регулировать метаболизм не на уровне особи, а на уровне экосистемы: «На верховых болотах роль главного организатора экосистемы выполняет частично сохранённый *in situ* законсервированный продукт метаболизма болота – торф, поддерживающий и стабилизирующий обмен веществ болотных биоценозов и способствующий регенерации экосистемы после естественных или антропогенных воздействий», поэтому «после периодического, даже весьма длительного, прерывания деятельности сфагнового сообщества экосистема сохраняет специфичность своего метаболизма и регенерирует вновь в качестве олиготрофной системы» [Смоляницкий, 1979: 24–26]. Р. Докинс [Dawkins, 1982] предложил рассматривать способность организмов повышать свою приспособленность, преобразуя среду (влияние генотипа распространяется за пределы организма –

на окружающую его среду обитания), как «расширенный фенотип» – результат естественного отбора.

Эта точка зрения подтверждается, например, данными белорусских учёных, что в результате осушения сосновых олиготрофных болот суммарная продукция фитоценозов практически не изменяется, увеличение продукции древостоя равно снижению продукции напочвенного покрова [Валетов, 2003]. Финские авторы указывают, что на удобрение осушенных омбротрофных болот NPK наиболее отзывчивой оказывается пушица влагалищная (*Eriophorum vaginatum*) – увеличение прироста её биомассы 109-кратное, а древесный ярус увеличивает прирост биомассы всего в 5 раз. Несмотря на угнетение сфагновых мхов, прежде всего в первые годы, флористический состав болота не обогащается [Vasander, 1982].

Примером может служить и восстановление олиготрофной системы после прекращения атмосферного загрязнения – поступления щелочной сланцевой золы с ТЭС на верховые болота Эстонии, расположенные на расстоянии до 20 км от источника загрязнения: «Изменение в радиальном приросте сосен и расширение пятен сфагновых мхов на верховых болотах Куртнаского заказника после уменьшения вноса питательных веществ позволяют заключить, что происходящие изменения всё же обратимы. Через несколько лет восстанавливается олиготрофный режим питания, вместе с тем исчезают более требовательные виды растений, и восстанавливаются олиготрофные виды и сообщества. С появлением и доминированием сфагновых мхов рН болотных вод начнет уменьшаться, но регенерация верховых болот как саморегулирующихся экосистем требует более длительного времени» [Карофельд, 1991: 67]¹.

¹ Примечательно, что развитие древесного яруса на болоте в период его загрязнения не привело к сукцессии, сопровождающейся в дальнейшем увеличением доли растений, отличающихся быстрым ростом и быстроразлагающимся

По нашему мнению, сфагновые мхи используют два механизма понижения богатства среды элементами питания: 1) иммобилизация их в нарастающей массе торфа; 2) изоляция поверхности болота от подстилающих минеральных горизонтов инертным слоем торфа. Второй из этих механизмов способствует увеличению поверхностного стока выпадающих на поверхность болота осадков и формированию поверхностно-промывного режима (подробнее см.: Войтехов, 2006).

Н. Ван Бримен [van Breemen, 1995: 273] так описывал эдификаторную стратегию сфагновых мхов: «Сфагнум сочетает свойства аутогенных и аллогенных инженеров экосистем. Он аутогенно изменяет поступление ресурсов другим растениям, строя болота из собственной мертвой ткани. Уменьшение проницаемости минерального субстрата при образовании железного пэна и закупоривании пор органическим материалом является аллогенной инженерией. Очевидно, рост сфагнума создаёт положительную обратную связь, и на него мало влияют неблагоприятные условия, которые он создаёт для других растений. Так же, как деревья, сфагнум использует мёртвую ткань (торф, а не древесину), чтобы вытеснить другие растения в борьбе за свет. Правда, делает он это с помощью не мёртвых тканей, поддерживающих его фотосинтетический аппарат выше, чем у других, но атакуя своих конкурентов буквально на корню».

При рассмотрении «модели толерантности» важно замечание В.Д. Лопатина (1958): «Увеличение крайности условий существования растений может идти в 2-х направлениях: 1) ухудшение среды для существования всех растений вообще и 2) ухудшение среды для большинства жизненных форм кроме одной».

опадом, возрастаньем разнообразия почвенной фауны и микроорганизмов и трансформации типа гумуса, как полагают С.М. Разумовский (1981) и некоторые другие авторы (см. ниже).

Ухудшая условия существования для сообществ, развивающихся по иным моделям, сфагны создают фитогенную среду, которая, продолжая заданную сфагнами тенденцию, развивается в направлении снижения пригодности уже для них самих, и на дистрофной (сенильной) стадии сукцессии в зоне интенсивного торфонакопления сфагновые мхи частично сменяются ультрапатентами (по Б.А. Юрцеву, 1986), некоторые из которых выполняют скорее роль редуцентов, утилизирующих, в первую очередь, не аккумулированную в органике энергию, а биогены, и используют поверхность, малопригодную для прочих сообществ. Как обращал внимание В.К. Бахнов (1986), смена доминантов в ходе такой сукцессии (цветковые → хвойные → сфагновые мхи → печёночники → лишайники → водоросли) происходит в обратном к последовательности появления на Земле этих групп растений направлении. Эндогенные биоценотические механизмы преодоления сенильной стадии сфагновых сообществ неизвестны. С этим связано отсутствие единой точки зрения на то, считать ли сфагновые сообщества климаксом. Возможно, понятие климакса в исходном толковании Ф. Клементса применимо лишь к биогеоценозам, развивающимся по модели благоприятствования¹.

¹ К сфагновым сообществам не применимо понятие климакса в его «жёсткой» трактовке как результате «прогрессивной» сукцессии (например, в приведённой выше формулировке В.Н. Сукачёва). Однако А.Г. Тенсли высказывал и более «мягкое» определение: «"Климакс" является высшей ступенью интеграции и ближайшим приближением к совершенному динамическому равновесию, которое может быть достигнуто в системе, развившейся в данных условиях и с имеющимися компонентами» [Tansley, 1935: 300], которому подходит довольно широкий круг сообществ. Р.Г. Уиттекер предлагал различать направленную смену популяций в ходе сукцессии и колебания около средних величин в климаксе, но и он далее «смягчил» приводимое им различие, признавая: «Между нестабильным раннесерийным сообществом и полностью стабилизированным климаксом может существовать широкая область промежуточных условий», «краткосрочные, нерегулярные и ритмические колебания обязательно являются частью функционирования серийного сообщества», и «смысл в качестве относительных различий» [Whittaker, 1953: 51], а в Заключении статьи приходит к выводу, что «нет совершенно строгого определения климакса и его отличия от сукцессии» [Whittaker, 1953: 59], что мо-

К сообществам сфагновых болот в наибольшей мере применимо понятие «квазиустойчивость» в трактовке А.Д. Арманда (1992: 11): «стабильность системы при наличии явного или скрытого медленно идущего процесса некомпенсированного накопления или расходования вещества, энергии (потенциала) или информации. Процесс со временем приводит систему в критическое состояние и далее в новый бассейн устойчивости, но пока критическая точка не достигнута, переменные состояния остаются неизменными».

И.А. Титов (1961: 270–271) так описал смену олиготрофного болота вторичным дистрофным озером: «Когда биологическое истощение пищевых ресурсов на сфагновом болоте достигло критической стадии и последние завоеватели оскудевшей среды стали истощаться, тогда выступило великое значение в развитии георастительной системы второго рода изменений среды в процессе эволюции болота, а именно – прогрессивного увеличения количества воды на болоте. ... Торфяное тело стало разрушаться водой, при посредстве которой оно было создано».

В дистрофных (как и иных непроточных) водоёмах в результате периодической аэрации придонных слоёв, обеспечиваемой сезонной динамикой термических процессов, наблюдается замкнутый цикл элементов питания (см., напр.: Эдельштейн, 2014). Это приводит к смене однонаправленной многолетней сукцессии, свойственной модели толерантности (как и модели благоприятствования), на характерные для водоёмов циклические внутригодовые сукцессии, главными участниками которых являются одноклеточные планктонные водоросли (прежде всего, десмидиевые, диатомовые) и бактерии, толерантность которых позволяет им развиваться при содержании элементов питания

жет служить косвенным признанием возможности отсутствия климакса в некоторых сукцессионных рядах.

в 2–2,5 раза более низком, чем необходима для наиболее олиготрофных водных видов сфагновых мхов.

По нашим наблюдениям, критичным для наиболее толерантных к бедности среды элементами минерального питания водных видов сфагнов (*Sphagnum balticum*, *S. papillosum*) является содержание в непроточной воде ~8–10 мг/л растворённых минералов, а в дистрофных водоёмах, где процветают водоросли, в отдельных случаях эта величина может снижаться до 4 мг/л, причём в таких водоёмах могут присутствовать «реликтовые» (укоренившиеся в минеральном дне до перехода озёр в олиготрофную, а затем дистрофную стадии) требовательные к богатому минеральному питанию макрофиты (в дистрофном карьере добычи торфа на болоте Васильевский мох в Тверской области мы наблюдали тростник (*Phragmites australis*), в старичном дистрофном озере в долине реки Еловки в Томской области – кувшинку (*Nimphaea alba*)¹). Присутствие указанных макрофитов свидетельствует о регулярном поступлении в данные водоёмы элементов минерального питания растений (с опадом макрофитов) и эффективной иммобилизации их растущими по берегам водоёмов сфагновыми мхами. Сапропеля при подобном питании может откладываться крайне мало – на дне незаросших «окон», оставшихся от карьеров проводившейся около 50 лет назад добычи торфа в болоте Сима возле Звенигородской биостанции МГУ сапропеля оказалось всего несколько миллиметров, причём в нём преобладали остатки не водорослей, а стенок пузырьков пузырчатки малой (*Urticularia minor*). По свидетельству В.П. Матюшенко (1934), на болоте Лодкинский мох в Тверской области имелись первичные «озерки в виде мешков воды, доходящих почти до дна

¹ Данное болото расположено вдали от техногенных объектов, но, например, в Сургутском полесье эта кувшинка распространяется по водоёмам, эвтрофицируемым пылью с дороги. Сосна на этом участке болота заметно увеличила прирост с начала 1990-х годов (перешла из формы *willcommii* в форму *litwinowii*), что свидетельствует об общей эвтрофикации среды.

болота с тонким слоем сапропеля и жидкого сфагно-осокового торфа (вместе около 0,50 см)».

Вероятно, отсутствие отложения сапропеля связано с явлением метафитон – всплыванием донных отложений органики на поверхность водоёмов, которые в хорошо аэрируемых слоях быстро разрушаются [Войтехов, 2018a], и остатки планктонных водорослей, обитающих в дистрофных водоёмах среди болот, участвуют лишь в сезонной иммобилизации элементов минерального питания, а длительная их иммобилизация осуществляется не водной, а прибрежной болотной растительностью. Однако поступающих с атмосферными осадками и иными путями элементов питания сфагновым мхам хватает лишь на обеспечение прироста прибрежного торфяника в высоту (вместе со всем окружающим болотом), но не для экспансии на площадь водоёма.

Вероятно, конкуренция эдификаторов водной и болотной экосистем является одним из факторов, обеспечивающих формирование грядово-мочажинных и грядово-озерковых комплексов на болотах, а также регрессионных пятен в менее обводнённых вариантах дистрофных болот.

Доля площади сфагновых сообществ на дистрофном болоте должна быть пропорциональна дефициту поступающих в болото элементов питания и выражаться формулой:

$$A_{\text{tot}}/A_{\text{bog}} = N_{\text{need}}/N_{\text{real}}$$

где A_{tot} – общая площадь болота; A_{bog} – площадь собственно болотных (с доминированием сфагновых мхов) сообществ; N_{need} – количество элементов питания, необходимое для полноценного роста сфагновых мхов на всей площади болота; N_{real} – количество элементов питания, реально поступающее на поверхность болота [Войтехов, 2017].

Проведённое А.В. Головченко с соавторами [Головченко и др., 2015] сравнение структуры микробных сообществ сфагнового оёса и регрессионных пятен показало, что микробная биомасса

в регрессионных плёнках в 2–3 раза выше, чем в сфагновом очёсе. В её структуре преобладают водоросли, доля которых в суммарной микробной биомассе составляет 74–87%. На долю спор грибов и бактерий приходится по 6–16%, на долю грибного мицелия – не более 1%. Численность бактерий в регрессионной плёнке в 3–5 раз выше, чем в контрольных образцах сфагнового мха. Анализ сапротрофного бактериального комплекса (метод посева) исследуемых образцов показал, что только в регрессионных плёнках азотобактер может быть доминирующим компонентом (его доля в бактериальном комплексе может достигать 50–70%), наряду с бациллами, что, по мнению авторов данного исследования, может быть тесно связано с ассоциациями водорослей. Регрессионную плёнку отличала от очёса сфагнового мха низкая плотность грибного мицелия. Его длина не превышала 50 м/г субстрата, тогда как в очёсе она измерялась километрами, причём парцеллы верхового торфяника, дошедшие до стадии формирования регрессионных явлений, отличает неглубокое проникновение грибного мицелия в толщу залежи – его обнаруживали только непосредственно в самой регрессионной плёнке. Микробная биомасса в регрессионной плёнке составляет 75% суммарного микробного пула, выявляемого в полуметровой толще.

Иная структура микробной биомассы выявлена в очёсе сфагнового мха на участках без регрессии. Её отличительной чертой было доминирование грибного мицелия (75–81%), обнаруживаемого до глубины 0,5 м, на долю грибных спор приходилось 13–20%, бактерий – не более 5%. Основной компонент микробной биомассы регрессионной плёнки – водоросли – в сфагновом очёсе обнаружен не был [Головченко и др., 2015].

В другом исследовании [Головченко и др., 2020] отмечено, что среди видов грибов и водорослей в регрессионных плёнках обильны виды, характерные для низинных болот. Это является косвенным свидетельством обеспеченности мочажин азотом.

Поскольку отбор образцов А.В. Головченко с соавторами проводили в июле или августе, не исключено, что исследованные ими регрессионные пятна являлись временными (пересыхающими) водоёмами, и дефицит зольных элементов питания обеспечил доминирование биоты водной экосистемы и в «факультативно-водных» парцеллах болотного комплекса.

Известно, что в целом для водных экосистем, по сравнению с наземными, характерна более высокая скорость прироста биомассы автотрофов, а сухопутные экосистемы характеризуются меньшим участием фитофагов и большим накоплением детрита, водоросли содержат гораздо больше фотосинтетической ткани, богатой элементами питания, чем наземные растения, в которых выше доля структурных тканей, бедных элементами минерального питания [Shurin et al., 2006]. Сфагновые мхи по структуре имеют характеристики наземных растений, а сфагновые болота в целом и формируемые ими парцеллы на грядово-мочажинных и грядово-озерковых болотах по типу метаболизма соответствуют сухопутным, а не водным экосистемам.

Можно назвать три возможных механизма сдерживания альгофлорой экспансии сфагновых сообществ на водоёмы олиготрофных болот:

1) рост более толерантных к дефициту минерального питания водорослей локально приводит к минеральному голоданию сфагновых мхов;

2) экранирование перифитоном побегов сфагнов от света (вероятно, при «погребении» сфагнов рыхлым чехлом водорослей или водорослевым матом продукция алгофлоры локально превышает продукцию сфагнов при любом уровне минерализации);

3) увеличение биологического круговорота при разложении водорослей бактериями и улучшении азотного питания водных парцелл среди болот обеспечивает как большую динамичность

сообществ альгофлоры, так и усиливает разложение оказавшегося в непосредственном контакте с ними опада сфагнов, в т.ч. животными, дополняющими химическое разложение механическим разрушением. Парцеллы с доминированием сфагнов или водорослей можно рассматривать как конкурирующие подсистемы болотного биогеоценоза (подробнее см.: Войтехов 2017, 2018, 2018а, Войтехов, Анисимова, 2017).

От специалистов биологических и связанных с ними наук, принимающих сукцессию и климакс в трактовке Ф. Клементса, можно слышать такие утверждения: «Селективное концентрирование и аккумуляции элементов питания в живой биомассе и органическом веществе почвы служат надёжной защитой от явления деградации почвы и экосистемы, в том числе в условиях промывного режима» [Смагин, 1996: 303]. «Растительный покров – практически единственный фактор, препятствующий как техногенному, так и естественному выносу химических элементов и способствующий усилению их внутриландшафтного круговорота» [Исаченко, 1991: 175]. Б.Б. Пологинов среди характеристик эллювиальных ландшафтов называл состав растительности, «приспособленной к борьбе с просачиванием и выносом минеральных элементов» [1965: 498].

Верные в отношении многих экосистем лесов и низинных болот, приведённые утверждения неприменимы, в частности, к сфагновым биогеоценозам. Утверждение В.А. Смагина (1996) о том, что средообразующая деятельность сообществ организмов поддерживает динамическое равновесие в стадии климакса, даёт ещё одно основание поставить под сомнение справедливость применения определения климакс к развитым сфагновым сообществам.

Г.Ф. Кузьмин отмечал: «Понятие "равновесие" к болотам, особенно верховым, по нашему мнению, мало подходит в силу большой динамичности этих образований. Динамичность прояв-

ляется в значительном росте верховых болот как вверх, так и вширь, а тем самым всё время нарушается равновесие в системе болота – окружающие территории» [Кузьмин, 1993: 128]. В этом болота, развивающиеся по типу эндогенеза, нарушают постулируемую многими биологами и географами закономерность: «любая система устойчива при сохранении важнейших параметров внешней среды» [Исаченко, 1991: 224].

Применительно к эко- и геосистемам, формирующимся на основе сфагновых сообществ, справедливо замечание Б.А. Юрцева и И.Б. Кучерова: «Само понятие "нарушение" возникло применительно к некоторым исходным, более или менее стабильным ("коренным") состояниям растительного покрова, биогеоценозов и экосистем. Между тем в природе существуют эко- и геосистемы, подчас весьма протяжённые, которые характеризуются постоянной нестабильностью» [Юрцев, Кучеров, 1995: 65].

Однако нестабильные системы могут развиваться в соответствии с собственными закономерностями, которые также могут быть нарушены.

С позиций фитоценологии сукцессию болота можно охарактеризовать эклектичным словосочетанием «эндогенный (автогенный) гологенез» – смена растительности под влиянием медленно (не катастрофически) меняющихся внешних по отношению к ней факторов, источником изменения которых является сама растительность (согласно определению В.Н. Сукачёва, к гологенетическим – необратимым сукцессиям относятся в т.ч. «сукцессии, которые в силу общих геологических процессов меняют экотопы биогеоценозов через изменение геоморфологических условий» [Основы..., 1964: 384]). Болотообразовательный процесс, неотъемлемой частью которого является накопление органогенной горной породы – торфа [ГОСТ 21123-85], рассмат-

ривается как процесс геологический, ведущий, в т.ч., к изменению рельефа [Войтехов, 2012].

Для своего длительного существования сообщества, эдификаторами которых являются сфагны, также нуждаются в нарушениях или регулярной умеренной эвтрофикации – либо экзогенной, путём подпитки грунтовыми водами или эоловым переносом, либо эндогенной [Войтехов, 2015а]. Возможно, цветковые растения с хорошо разлагающимися тканями, такие как осоки (*Carex* sp.), берёзы (*Betula* sp.), являются «спарринг-партнёрами» сфагнов, возвращающими часть биогенов в малый (биогенный) круговорот и тормозящими (но не предотвращающими) переход сфагновых болот в дистрофную (сенильную) стадию, а на дистрофной стадии эту функцию обеспечивают, хотя и ещё менее эффективно, водоросли и лишайники. Подобную функцию на сенильной стадии развития болот выполняют и насекомоядные растения, которые в ряде случаев способны стать соэдификаторами – «кормильцами» сфагнов, способствуя обогащению дистрофных болот биогенами [Войтехов 2015] либо ускоряя их круговорот, но которые нельзя в полной мере отнести к ультрапациентам по Б.А. Юрцеву, поскольку они имеют эффективные конкурентные механизмы, видимо, аллелопатические, противостояния ультрапациентам-водорослям (пузырчатка промежуточная (*Urticularia intermedia*), возможно, способна подавлять рост не только водорослей, но и водных сфагнов вблизи нижнего предельного для них порога обеспечения элементами минерального питания).

Рассматривая вопрос о самоорганизации и саморегулировании геосистем, А.Д. Арманд (1988) использовал понятие **дополнительные растительные системы**, характеризующиеся резко различными свойствами взаимодействующих элементов, что позволяет частям системы дополнять друг друга, выполняя различные функции. С возникновением дополнительных систем

отношения конкуренции перемещаются на более высокий уровень иерархии – конкуренции «многоэтажных» систем.

В таёжной зоне на бедных торфах характерна конкуренция между дополнительной растительной системой, эдификаторами которой являются сфагновые мхи, включающей подчинённые фрагменты лесных экосистем, и собственно лесной экосистемой – на границе леса и болота.

Сравнительно недавно появились исследования, рассматривающие косвенное влияние высших хищников трофической сети сфагновых болот – раковинных амёб – на конкурентные взаимоотношения сфагновых мхов и сосудистых растений. В.Э.Дж. Джесси и соавторы (Jassey at al., 2013) показали, что при повышении температуры полифенолы сфагновых мхов сокращают обилие хищных раковинных амёб, что ведет к повышению обилия в верхних слоях сфагнового болота их жертв-редуцентов – грибов и бактерий, увеличению оборота элементов питания и повышению конкурентно-способности сосудистых растений по отношению к сфагновым мхам.

Автор ещё одной модернизации системы фитоценоотипов Л.Г. Раменского – Дж.Ф. Грайма, Т.А. Работнов (1978), относил сфагновые мхи к виолентам, которые «обладают определённой пациентностью», и считал, что сфагны «не обладают существенным для пациентов свойством улучшать свой рост при устранении "экстремальности" условий произрастания. Наоборот, при устранении скудости в обеспечении элементами минерального питания и кислотности, например в опытах с внесением NPK и извести, они исчезают» [Работнов, 1980: 68]. В ещё одной работе он назвал неудачным предложенное Дж. Граймом определение стресс-толеранты, поскольку «растения, произрастающие в условиях низкой обеспеченности ресурсами и (или) на холодных, кислых, засоленных и других почвах, приспособились к этим условиям, которые не являются для них стрессом и даже в из-

вестной степени благоприятны для них, исключая или ограничивая конкуренцию с виолентами» [Работнов, 1985: 4].

Данный тип не вписывается в предложенную Б.М. Миркиным (1985) «синтетическую» систему типов экологическо-ценотических стратегий. Эдификаторную стратегию сфагновых мхов целесообразно выделить в самостоятельную категорию. Продолжая «синтетическую» систему Б.М. Миркина, её можно было бы назвать «пациенты, вызывающие стресс у конкурентов» (эта казуистическая формулировка ещё раз подчёркивает «неформальность» сфагновых мхов; по отношению к конкурентам сфагнов – виолентам, эксплерентам и пациентам благоприятных условий – использование термина «стресс» более оправдано, чем для определения воздействия олиготрофной кислой среды на сами сфагновые мхи).

По данным исследований А.П. Сокола (1980, 1981), широта экологических амплитуд массовых олиготрофных видов сфагновых мхов и их свит как по общей зольности торфов, на которых они встречаются, так и по содержанию в среде подвижных форм кальция и магния очень широка и у некоторых видов почти достигает 10-кратной, олиготрофные виды сфагнов отличаются от мезотрофных в основном по нижнему пределу их амплитуд, а верхние пределы у них близки.

По отрывочным данным других авторов, экологические амплитуды олиготрофных видов сфагнов могут быть ещё шире. В.П. Матюшенко (1934) упоминал ключевое болото Нарадсаз в Башкирии (сейчас оно именуется Нарат-саз), в залежи торфяника которого «наблюдаются твёрдые известковые прослойки, между которыми находятся местами слои сфагнового торфа (из *Sph. fuscum*)». В описании А.К. Скворцовым также ключевого болота в Тульской области имеется такое свидетельство: «Сфагны нигде прямо не соприкасаются с открытой водой, а всегда отделены

Экологические амплитуды растений болот Печоро-Ильчского заповедника [Сокол, 1981]¹ (северная тайга)

Вид	Горизонт*	Зольность, %	Са, мг-экв/100 г	Mg, мг-экв/100 г
<i>Andromeda polifolia</i> L.	I	2.1–6.0	12.9–86.9	4.0–30.0
	II	1.9–5.8	8,0–67.2	3.4–19.7
<i>Carex caespitosa</i> L.	I	3.9–8.5	19.5–187.8	5.3–12.9
	II	4.3–10.8	14.5–109.0	5.8–15.1
<i>Oxycoccus palustris</i> Pers.	I	2.1–6.1	12.9–79.9	4.0–29.8
	II	2.2–5.0	8.0–67.2	3.4–19.7
<i>Sphagnum angustifolium</i> (Russ.) C. Jens.	I	2.5–5.6	13.7–81.6	4.5–11.1
	II	2.4–6.0	11.8–73.6	3.9–9.0
<i>S. balticum</i> (Russ.) C. Jens.	I	2.6–6.4	9.5–80.1	4.5–11.0
	II	3.2–7.2	10.5–79.9	3.6–9.0
<i>S. centrale</i> C. Jens.	I	2.0–6.1	41.6–79.9	4.1–23.4
	II	1.9–6.5	33.6–67.2	9.0–14.9
<i>S. fallax</i> Klinggr.	I	2.0–6.0	18.5–89.2	6.1–16.6
	II	2.7–6.5	14.5–73.9	4.1–15.7
<i>S. fuscum</i> (Schimp.) Klinggr.	I	2.4–3.9	21.1–79.9	10.2–18.0
	II	2.8–5.2	19.2–67.2	9.0–14.9
<i>S. magellanicum</i> Brid.	I	1.5–6.5	10.1–81.1	4.5–16.6
	II	2.9–6.0	9.5–74.2	3.9–15.4
<i>S. papillosum</i> H. Lindb.	I	2.5–6.1	12.9–67.2	4.0–18.0
	II	2.7–6.4	8.0–58.3	4.0–14.9
* I – 0–10 см.; II – 11–20 см				

от неё поясом *Cladium* и осок. Наиболее стойким по отношению к извести оказался *Sphagnum acutifolium*: его дернины часто усеяны крупинками извести, оседающими при испарении пропитывающей мох известковистой воды. Впрочем, это же явление удалось наблюдать и у *Sphagnum fuscum*, который принято счи-

¹ Из таблиц А.П. Сокола в нашу таблицу включены в качестве примеров только виды, имеющие широкие экологические амплитуды по богатству среды элементами питания.

тать одним из наиболее кислотолюбивых видов» [Скворцов, 1949: 103]¹.

Приведённые примеры демонстрируют, что мнение Т.А. Работнова о том, что сфагновые мхи «при устранении скудности в обеспечении элементами минерального питания и кислотности... исчезают», не всегда верны, свойства сфагновых мхов соответствуют скорее модернизация системы фитоценотивов Б.А. Юрцева, и распределение фитоценозов с доминированием сосудистых растений или сфагнов подтверждает мысль А.К. Каяндера [Cajander, 1909], что расположение растительных сообществ в экологических рядах нельзя признать обусловленным только непосредственным воздействием экологических [имеется в виду аутоэкологических – М.В.] факторов; оно в не меньшей степени обусловлено взаимной борьбой фитоценозов (в трактовке Р. Докинза (1982) можно было бы сказать – борьбой расширенных фенотипов эдификаторов).

2.4. Примеры сукцессий по модели толерантности вне таёжной зоны

В мире известны другие примеры эдификаторов наземных экосистем, развивающихся по модели толерантности (в т.ч. в более жёстких, чем сфагновые болота, условиях дефицита элементов питания), но имеющие, в отличие от сфагновых болот, более узкое распространение. Например, карликовые хвойные леса на севере Калифорнии: отлагаемый эндемичными формами хвойных и вересковыми трудноразложимый опад, формирующий гумус мор, благодаря обилию полифенольных соединений изменяет цикл элементов питания, минимизируя потенциальные их потери

¹ Оба примера относятся к обширным комплексам олиготрофных и эвтрофных болот в зоне лесостепи. Для таких болот характерна большая суточная амплитуда температуры и влажности воздуха, приводящая по ночам к выпадению обильной росы, которая ежесуточно омывает надводные части сфагнов, которые в солнечную погоду могут покрываться кристаллами солей.

экосистемами и запасая в органической форме, доступной лишь микоризам отлагающих опад групп растений [Northup et al., 1998].

В Северном полушарии сфагновые мхи представляют собой комплекс, состоящий из нескольких десятков видов разной степени толерантности к бедности среды обитания элементами питания, и инженерами сукцессии по модели толерантности от эвтрофных до олиготрофных условий являются представители этого комплекса. В Южном полушарии разнообразие сфагнов гораздо ниже, на материках и крупных островах известны лишь ранне- и среднесукцессионные их виды, и на заключительных стадиях сукцессии по модели толерантности чаще доминируют местные виды сосудистых растений.

В субантарктическом регионе Южного полушария – на небольших островах южнее Австралии, в Тасмании, на Южном острове Новой Зеландии и на юге Южной Америки распространены верховые болота и болота-плащи, основу которых составляют растения, демонстрирующие форму роста подушки [Godley, 1960].

На южной оконечности Южной Америки – в Огненной Земле обитает всего три вида сфагнов: *Sphagnum magellanicum*, *S. fimbriatum* и *S. falcatum* (последний близок к европейскому *S. cuspidatum*, но более требователен к минеральному питанию, *S. cuspidatum* встречается в мочажинах болот более континентальных регионов Патагонии), а наиболее толерантные к бедности среды виды типа *S. fuscum* здесь отсутствуют. Поверх торфа, образуемого *S. magellanicum* (наиболее многочисленный вид сфагнов Патагонии), на участках с наиболее выраженным океаническим климатом доминируют подушкообразные сосудистые растения *Astelia pumila* (представитель недавно выделенного, распространённого в Южном полушарии семейства Asteliaceae, входящего в порядок спаржевые (Asparagales)) и *Donatia fascicularis*

(представитель сложноцветных (Asterales)), а *S. magellanicum* остаётся доминантом в более «континентальных» (удалённых от побережья и менее увлажнённых) регионах Огненной Земли [Grootjans et al. 2014]. Болота *Astelia* в этой местности, по видимому, относительно недавние: Heusser (1995) показал, что *Astelia pumila* вселилась на эту территорию из ледниковых рефугиумов около 2600 лет назад, и в болоте ранее доминировал *Sphagnum magellanicum*.

Более подробно соотношение распространения сфагновых и подушковых болот рассмотрено в работе Т. Клинбекера и соавторов [Kleinebecker et al., 2007]: подушковые болота распространены в гиперокеаническом поясе южной Патагонии, с годовым количеством осадков 2000–10 000 мм в год, причём там отсутствует резкая сезонность в их распределении, а годовая амплитуда температуры также относительно невысока, по сравнению с более континентальными регионами Патагонии, где доминируют сфагновые болота (с точки зрения низкой изменчивости годовой температуры западные части южной Патагонии демонстрируют более выраженные океанические условия, чем любая территория Северного полушария). Сфагновые верховые болота встречаются в регионах Патагонии с годовым количеством осадков от 600 до 1500 мм. По режиму осадков между этими поясами расположены болота смешанного сфагнуво-подушечного типа. Среди причин отсутствия сфагнов в гиперокеаническом поясе южной Патагонии приводятся гипотезы, связанные с падением их прироста в условиях высокой облачности, снижающей прямое солнечное излучение. Гиперокеанические болота получают дополнительное минеральное питание из переносимых ветром морских брызг.

Подушковые болота формируются также представителями рода *Azorella* (семейство Ariaceae), распространённого на небольших островах между Австралией, Новой Зеландией и Антарк-

тидой, на некоторых из них они являются единственными видами сосудистых растений.

По структуре микрорельефа (мочажины и кочки) и даже флоре наблюдается сходство между континентальными сфагновыми болотами Европы и южной Патагонии. Близкородственные таксоны, такие как *Empetrum rubrum* в южном и *E. nigrum* в северном полушарии, являются составными частями сфагновых торфяников, а такие виды, как *Sphagnum magellanicum*¹, *Carex magellanica* или лишайники рода *Cladonia* встречаются в верховых болотах обоих полушарий. Океанические торфяники южного полушария, формируемые подушкообразующими растениями, отсутствуют в северном полушарии. Таксоны подушкообразующих растений, таких как *Asiella*, *Azorella*, *Donatia* или *Oreobulus*, распространены в южном полушарии из-за их гондванского происхождения, но в Евразии и Северной Америке отсутствуют даже конвергентные формы [Kleinebecker et al., 2007].

В Новой Зеландии, Тасмании и на юге и востоке Австралийского материка обитает представитель распространённого в южном полушарии небольшого семейства Restionaceae (близкого к злакам), более эффективный и более конкурентоспособный, чем сфагновые мхи, экосистемный инженер, направляющий сукцессию по модели толерантности и приводящей к формированию олиготрофных болот – *Empodisma minus*. Это небольшой корневищный многолетник с сильно ветвистым полым тонким стеблем, редуцированными листьями, растет в сезонно или постоянно затопленных местообитаниях, болотах (от эвтрофных до олиготрофных), влажных пустошах, в районах с сезонным дефицитом осадков и более низкими годовыми осадками, чем требуется для развития верховых болот в Северном полушарии, т.е. более универсален с точки зрения режима климата, при котором может

¹ Недавно поступило предложение разделить вид *Sphagnum magellanicum* на несколько видов. Отношение автора к дробной систематике изложено в § 2.6.

быть инженером, чем сфагны, и на более холодном юге Новой Зеландии этот вид обеспечивает прохождение стадий олиготрофизации среды (без сукцессии – смены видов) от эвтрофного торфа (на этой стадии ещё доминируют в основном местные виды осоковых) до олиготрофного. Капиллярные корни *E. minus* накапливаются в виде торфа из-за их обилия, способности удерживать воду и устойчивости к разложению [Clarkson et al., 2004a; Hodges, Rapson, 2010]. По ёмкости обмена оснований *E. minus* не уступает местному *Sphagnum cristatum*, но приблизительно в 1,5 раза уступает ему во влагоудерживающей способности биомассы, что, однако, компенсируется эффективной регуляцией транспирации [Agnew et al., 1993].

Sphagnum cristatum обычно встречается в более обводнённых окрайках новозеландских болот с доминированием *E. minus*. Два других вида *Empodisma*: *E. robustum* и *E. gracillimum* встречаются более локально. *E. robustum* произрастает в наиболее тёплой части Новой Зеландии – на её севере, образует более плотные, чем *E. minus*, скопления кластерных корней и также способствует формированию омбротрофных торфяных болот. *E. gracillimum* – эндемик юго-запада Австралии, также, в принципе, способна формировать омбротрофный торф, но её ареал характеризуется частыми пожарами, нарушающими торфообразование; успешно возобновляется на горячих [Wagstaff, Clarkson, 2012]. На более теплом севере Новой Зеландии *E. minus* характерна для переходной стадии сукцессии болот, а на заключительной стадии доминирование переходит к представителю того же семейства Restionaceae – *Sporadanthus ferrugineus*. *E. minus* использует плотный поверхностный слой кластерных корней, перехватывающих поступающие с атмосферными осадками элементы питания (на ранних стадиях сукцессии в более эвтрофных условиях формирует арбускулярные микоризы [B.R. Clarkson – лич. сообщ.]), а *S. ferrugineus* более толерантен к дефициту элементов питания.

При экспериментальном внесении изотопа азота ^{15}N в виде $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ на поверхность болота, где обитают оба вида, метки были обнаружены в молодых побегах *E. minus*, но не *S. ferrugineus* [Clarkson et al., 2009]).

Характеристиками средне- и поздне-сукцессионного вида, подобными *E. minus*, видимо, обладает *Sporodanthus traversii*, эндемик островка Чатем, 870 км восточнее Южного острова Новой Зеландии [de Lange et al., 1999, Clarkson et al., 2004].

Доля сфагнома в растительности верховых болот Австралии возрастает с севера на юг и с увеличением высоты и осадков, причём доминирующим видом в Австралии, как и в Новой Зеландии, является *Sphagnum cristatum* [Clarkson et al. 2016; Whinam et al. 2003], рассматриваемый некоторыми авторами [см. Fife, 1996, и ссылки в ней] как форма, близкая к *S. palustre* Северного полушария. При этом наиболее толерантный к бедности среды элементами питания вид сосудистых растений (*Sporodanthus ferrugineus*) эволюционировал и встречается именно на более тёплом севере Новой Зеландии.

В отличие от таёжной зоны Северного полушария, где комплекс видов сфагновых мхов обеспечивает развитие сукцессии по модели толерантности от эвтрофных до олиготрофных условий, в Южном полушарии представлены ранне- и среднесукцессионные виды сфагнов. Согласно недавним исследованиям [Shaw, et al. 2019], основные клады сфагновых мхов возникли и достигли высокого разнообразия в бореальной зоне Северного полушария и лишь затем осуществили экспансию в более южные регионы. Очевидно, к тому времени их экологическая ниша в соответствующей зоне Южного полушария была занята сформировавшимися там видами сосудистых растений. Косвенным подтверждением этого является наличие 6 видов *Sphagnum* (в т.ч. 3 эндемичных) и сфагновых болот на появившемся немногим более полумиллиона лет назад изолированном вулканическом острове Амстердам

площадью 55 км² [Flatberg et al., 2011]. Если в омбротрофных болотах Австралии и Новой Зеландии отсутствие наиболее толерантных к бедности среды видов сфагнов может объясняться их низкой конкурентоспособностью за свет с более высокорослыми видами сосудистых растений, то на о. Амстердам (расположенном на приблизительно тех же широтах на юге Индийского океана) таких конкурентов нет.

К модели толерантности можно отнести и прямо противоположное воздействие на среду хрустальной травы (*Mesembryanthemum crystallinum*), однолетнего растения, имеющего широкий спектр адаптаций к сезонно-засушливым условиям (в т.ч. способность переключения с C₃-типа фотосинтеза на САМ-тип [Холодова и др., 2002]), и обладающего специфической особенностью – накоплением на протяжении всей жизни соли – хлорида натрия. После гибели растения соль смывается росой и дождями, создаёт неблагоприятные осмотические условия и нарушает рост других трав – средство, с помощью которого хрустальная трава доминирует на территории, где ранее были луга [Vivrette, 1977]. К сожалению, воздействие данного вида на местообитания подробно изучено только в тех местах, где он является инвазионным, и сукцессия завершается его доминированием, но неизвестны описания сукцессий с его родины (юго-запада Африки).

Общим свойством сфагновых мхов, подушкообразующих растений, австралийских Restionaceae и хрустальной травы является сочетание адаптации к зональным стрессовым факторам эдафотопы со способностью искусственно повышать значение этих факторов (расширенный фенотип) в местообитаниях, где эти факторы не были критичны для потенциальных конкурентов, и вытеснять последних. Причём, в качестве стрессовых факторов используются не специфические токсичные выделения, а изменения обычных фоновых факторов среды – влажности, рН, осмотических условий.

2.5. Модель ингибирования в нашей трактовке

В предложенной Дж. Коннелом и Р. Слейтером «**модели ингибирования**» (*inhibition model*) первые поселенцы создают условия, препятствующие поселению видов следующей стадии, и она может наступать только в случае выпадения или ослабления видов предшествующей стадии. Данные авторы и их последователи (например, Т.А. Работнов, 1985) обычно приводят примеры ингибирования отдельных стадий сукцессий древесных и травяных сообществ, соответственно, древесными и травяными видами. Б.М. Миркин (1985) приводит также примеры ингибирования мхами первых стадий сукцессии сосудистых растений и предполагает, что в дальнейшем они преодолеют ингибирующее воздействие мхов, но при определённых условиях мхи могут не допустить их господства.

Таким образом, в трактовке разных авторов модель ингибирования можно рассматривать или как механизмы конкуренции внутри одной сукцессионной системы, нарушающие или тормозящие «прямолинейное» развитие классической сукцессии по Ф. Клементсу (по модели благоприятствования), или как конкуренцию разных сукцессионных систем в концепции поликлимакса.

Н. Ван Бримен и А.С. Финци, рассмотрев ряд видов растений, обладающих свойствами экосистемных инженеров, пришли к выводу, что «*Erica* на пустошах, *Tsuga* в умеренных лесах, *Sphagnum* в торфяных болотах – все уменьшают или нарушают доступность ряда почвенных ресурсов, в частности азота. Все три опосредуют снижение доступности азота, влияя на химию опада и среду, в которой опад разлагается. Ведь снижение доступности азота, по-видимому, имеет большее отрицательное влияние на потенциальных конкурентов, чем на данные виды, это влияние на почву благоприятствует причинным видам косвенным образом. *Sphagnum* и *Tsuga* также снижают минеротрофность (например,

концентрацию Ca^{2+}) до уровней, которые могут потребоваться для их оптимального роста ... и/или могут мешать конкурентам больше, чем им самим. Возможно снижение pH почвы и доступности элементов питания до уровня, ниже которого конкуренты вообще не могут мириться» [Van Breeemen, Finzi, 1998: 12].

По мнению указанных авторов: «Виды, снижающие плодородие почв и рост конкурентов, чётко соответствуют "модели ингибирования" Connell и Slatyer (1977) и стресс-толерантной стратегии Grime (1977)» [Van Breeemen, Finzi, 1998: 13]. Однако сами Коннел и Слейтер в качестве характеристики модели толерантности указывали, что «сукцессия приводит к сообществам из видов, наиболее эффективных в эксплуатации ресурсов», и «более поздние виды будут способны терпеть более низкие уровни ресурсов, чем предыдущие» [Connell, Slatyer, 1977: 1137]. При этом рассматривалась толерантность ко всем экологическим факторам, таким как свет, влага, элементы питания, аллелопатические вещества, выедание и т.д., и отмечалось, что разные факторы могут иметь более или менее важное значение в разных обстоятельствах. Снижение pH почвы и доступности элементов питания до уровня, ниже которого конкуренты вообще не могут мириться, соответствует модели толерантности.

На наш взгляд, трактовка Н. Ван Брименом и А. Финци сфагновых сообществ как пример модели ингибирования возможна лишь при жёсткой приверженности парадигме моноклимакса, подразумевающей существование биогенных механизмов преодоления ингибирования развития сукцессии сфагновых сообществ или сообществ с доминированием *Tsuga* по модели благоприятствования. Объединение всех трёх перечисленных видов в одну группу неправомерно. В природных (ненарушенных) сообществах сфагновые мхи и тсуга канадская (*Tsuga canadensis*) являются эдификаторами заключительных стадий сукцессии, а вересковый кустарничек *Erica* (в т.ч. в рассматриваемых

Н. Ван Брименом и А. Финци случаях) – пионерный вид в нарушенных местообитаниях, эдификатор серийных стадий сукцессии. Создание *Erica* среды, нарушающей доступность почвенных ресурсов для других видов и способствующей удержанию им господства, приводит лишь к замедлению смены другими видами (описан биогенный механизм преодоления ингибирования сукцессии вересковыми кустарничками (*Erica*) [Berendse, 1998], такие примеры приводил и А.К. Каяндер [Cajander, 1926]). Иными словами, только *Erica* является примером модели ингибирования, поскольку в дальнейшем (при отсутствии пожаров или перевыпаса скота) происходит сукцессия, сопровождающаяся повышением доступности элементов питания¹.

Отнесение Н. Ван Брименом и А. Финци сфагновых мхов и *Tsuga* к модели ингибирования противоречит их данным из той же работы о том, что позднесукцессионные теневыносливые виды сахарный клён (*Acer saccharum*) и тсуга канадская влияют на обмен кальция, рН почвы и доступность азота в противоположных направлениях, независимо от материнской породы.

Среди характеристик модели ингибирования Коннел и Слейтер приводили и такую: «В этой модели нет видов, обязательно имеющих конкурентное превосходство над другими. Каждый колонизатор участка сначала удерживает его против всех желающих» [Connell, Slatyer, 1977: 1138]. Данная формулировка даёт возможность разных трактовок, в зависимости от того, подразу-

¹ Проведённые в Канаде полевые [Yamasaki et al., 1998] и лабораторные [Mallik et al., 2016] исследования взаимодействия чёрной ели (*Picea mariana*) и верескового кустарника *Kalmia angustifolia* продемонстрировали более жёсткий вариант модели ингибирования – угнетающее влияние *Kalmia* на сеянцы чёрной ели, связанное и с конкуренцией корней (сеянцы *Kalmia* за тот же срок производят вдвое большую биомассу корней, чем сеянцы чёрной ели), и с аллелопатическими воздействиями (приводящими к снижению содержания азота и фосфора в хвое чёрной ели), наиболее неблагоприятное воздействие на ель оказывает гумус, формирующийся из опада *Kalmia*, тормозящий формирование микориз на корнях сеянцев ели.

меваются ли преодоление сопротивление первичного колонизатора участка другими видами, т.е. смены видов – сукцессии.

Н. Ван Бримен и А. Финци в указанной работе отмечали также, что парцеллы с преобладанием сахарного клёна или тсуги в старовозрастных лесах на севере Мичигана являются стабильными на протяжении тысяч лет. Следовательно, на наш взгляд, речь не идёт о сукцессиях как сменах сообществ с доминированием тсуги, например, сахарным клёном или другими породами, повышающими доступность элементов питания (как предполагает ортодоксальное толкование парадигмы Ф. Клементса). И тсуга, и сахарный клён удерживают территорию не «сначала», как в определении Коннела и Слейтера, а на заключительных стадиях сукцессии при устойчивом состоянии сообщества, «поликлимаксе»¹. Причём имеются свидетельства, что севернее – в Канаде – виды тсуги обязаны пожарам своим доминированием на больших территориях [Morris et al., 1997], т.е. возможны и разные механизмы удержания господства.

В нашем понимании различие между моделями ингибирования и толерантности в рамках парадигмы поликлимакса состоит, прежде всего, в том, что модель толерантности ведёт к поступательному снижению доступности элементов минерального питания, а модель ингибирования лишь задерживает развитие сукцессии по одной из основных, в нашем понимании моделей – либо благоприятствования, либо толерантности (в этом случае сфагны и тсуга могут ингибировать ранние, но никак не поздние стадии сукцессии).

В отличие от Н. Ван Бримена и А. Финци, мы в качестве примера модели ингибирования рассматриваем, например, экосистему переходного болота, где две сукцессионные системы, изме-

¹ Чередувание тсуги и клёна является примером рассмотренной в работе М. Шеффера и С.П. Карпентера [Scheffer, Carpenter, 2003] мозаики участков с разными альтернативными стабильными типами растительности, длительное время остающихся неизменными.

няющие доступность элементов питания в противоположных направлениях, взаимно ингибируют друг друга с переменным успехом, и при этом допускаются регулярные подвижки занимаемых ими парцелл (циклические микросукцессии) или даже длительные смены господства эдификаторов (и направляемых ими болотообразовательных либо лесообразовательных процессов), например, при погодных колебаниях или процессах на прилегающих территориях, влияющих на гидрорежим – как общую увлажнённость, так и соотношение в поверхностном стоке атмосферных и грунтовых вод, а также в результате пожаров.

Не отвергая саму по себе изложенную авторами концепции [Connell, Slatyer, 1977] трактовку модели ингибирования – конкуренции внутри одной сукцессионной системы, ведущей к торможению сукцессии по модели благоприятствования, мы сосредоточим внимание на другом варианте данной модели – конкуренции экосистемных инженеров, где ни виды, «более эффективные в конфликтах», ни «более эффективные в эксплуатации ресурсов» не достигают устойчивого господства, не способны в течение многих поколений изменить эдафотоп таким образом, чтобы направить сукцессию по одной модели – благоприятствования или толерантности.

Данная трактовка, безусловно, противоречит «ранжированию» моделей, данному их авторами, Коннелом и Слейтером, рассматривавшими модель толерантности как промежуточную между моделями благоприятствования и ингибирования при конкуренции внутри одной сукцессионной системы в рамках парадигмы моноклиматкса (по Ф. Клементсу). При применении характеристик моделей в более широком контексте – к конкуренции между сукцессионными системами в рамках парадигмы поликлиматкса наш второй вариант модели ингибирования занимает промежуточное положение между моделями благоприятствования и толерантности.

2.6. Модель импульсной пирогенной стабильности¹ как вариант модели ингибирования

Как указано в приведённом Б.М. Миркиным (1985) примере модели ингибирования мхами сукцессии сосудистых растений, сукцессия последних может продолжиться, если их внедрению «окажут помощь животные, которые ослабят виды предшествующей фазы, или иные внешние воздействия». Среди «иных внешних воздействий» к наиболее мощным и частым (т.е. факторам, имеющим эволюционное значение) следует отнести пожары. Как показано в ряде работ [Работнов, 1978а; Санников, 1985, 1992; Wein, 1983]², многие виды сосудистых растений, в т.ч. эдификаторы неблагоприятных условий (например, сосна – *Pinus sylvestris* L.), эволюционно выработали тип жизненной стратегии (основанной на устойчивости к пожарам тех или иных онтогенетических стадий), позволяющий использовать циклические пожары как средство преодоления ингибирования мхами развития лесной экосистемы.

Например, Н.М. Ковалёва с соавторами (2018) показали, что одним из основных факторов недостаточности и неблагоприятности подроста сосны в сосняках разнотравно-зеленомошных в Красноярской лесостепи является их конкуренция с моховым покровом, и проведение экспериментальных выжиганий позволило изменить структуру напочвенного покрова (гибель мохового яруса), что стимулировало увеличение возобновления сосны, причём этот эффект был выше при пожарах средней, чем слабой силы.

¹ Термин «импульсная пирогенная стабильность» предложил С.Н. Санников (1985). По сообщению Т.А. Работнова, для пирогенно-демутационных циклов Ю. Одум предлагал термин «пульсирующе стабильные сукцессии», но «в русском переводе книги Ю. Одума «Основы экология» термин "pulse-stable successions" неудачно переведен как "импульсные сукцессии"» [Работнов, 1978а: 1610]. Само это явление в книге Ю. Одума именуется «катастрофический, или циклический, климакс».

² См. также обзорные работы по пиорэкологии таёжных хвойных ссылки в них: С.Н. Санников, Н.С. Санникова (2009), Цветков П.А. (2011).

На снижение кислотности почв не только после пожаров, а более локально – сжигания порубочных остатков, указывала и В.П. Фирсова [1960].

Эффективность оборота биогенов многих групп сосудистых растений при сукцессии по модели благоприятствования, возможно, первоначально была невысока, как невысока она у большинства современных голосеменных, опад которых (формирующий гумус мор) плохо разлагается гетеротрофами и подкисляет почву [Berendse, 1998; Cajander, 1909,1926; Dehlin, 2006; DeLuca et al., 2002; Miles, 1985; Northup et al., 1998; Park, 1972; Prescott et al., 2000; Wardle et al., 1997; 2003], чем косвенно способствует успеху конкурентов из числа мохообразных, и уже на древних стадиях филоценогенеза появилась адаптация ряда групп голосеменных и более примитивных растений к использованию пирогенного фактора как средства преодоления «ингибирования» их развития мхами, направляющими сукцессию по модели толерантности. Согласно имеющимся данным, циклические, с интервалом около 100 лет, пожары в лесах имели место уже с конца Девона [Scott, 2000], а среди более примитивной растительности – с Силура [Glasspool et al., 2004]. Т.М. Лентон и соавторы [Lenton et al., 2016] связывали начало пожаров с оксигенацией атмосферы после выхода растений на сушу как средство стабилизации состава атмосферы путём обратных связей растительность – огонь.

Образование другими группами растений лучше разлагающегося гетеротрофами опада (формирующего гумус типов модер, муль), что сопровождалось параллельной эволюцией гетеротрофов, могло иметь эволюционное значение в развитии более эффективной (обеспечивающей быстрый замкнутый круговорот биогенов) в конкуренции модели благоприятствования с архаичными сукцессионными системами [Berendse, 1998, Ponge, 2003]¹.

¹ Дж.М. Робинсон [Robinson,1990] выдвигал гипотезу, согласно которой содержание лигнина в древесных растениях в ходе эволюции снижалось – от палео-

Однако эти механизмы не универсальны, и в климатических условиях таёжной зоны эдификаторы (и свиты их консортов) модели благоприятствования эффективны не во всех экотопах, а прежде всего в наиболее благоприятных с точки зрения сочетания температуры, влаги и богатства среды элементами минерального питания.

Некоторые авторы (среди них – цитировавшиеся выше Aerts 1995, Grime, Hodgson, 1987, см. также обзор в монографии В.Г. Онипченко, 2013) рассматривают меньшую продолжительность жизни и быстрое обновление корней и листьев и быстрое разложение опада – как характеристику растений, произрастающих на богатых почвах, а низкую скорость разложения опада в связи с высоким содержанием в них защитных веществ – как адаптацию к существованию на бедных почвах. Механизм оборота биогенов в хвойных лесах сохраняет архаичные черты. Эдификатор климакса таёжной зоны, ель (*Picea* – здесь и далее мы не рассматриваем выделяемые некоторыми авторами разные формы ели и других деревьев¹) сочетает приведённые В.Г. Онипченко

зойских папоротников и плаунов (40% и более) к мезозойским голосеменным (30–35%), олигоценным сосновым (20–30%) и далее к современным покрытосеменным (20%).

¹ Некоторые российские лесоводы рассматривают всю совокупность еловых лесов России как единую формацию, не касаясь видового статуса породы-эдификатора, считая его дискуссионным [Рысин, 2013]. И.Б. Кучеров (2018), отмечает некоторые экологические различия между *Picea abies* и *P. obovata* – последняя способна произрастать на песках и конкурировать с сосной, а М.Е. Ткаченко (1952) считал эти виды подвидами единого вида. Согласно исследованиям П.П. Попова (2018), некоторые признаки, характерные для ели сибирской, нередки в популяциях ели и на территории Белоруссии, а признаки ели европейской отмечены и в сибирских популяциях ели, что, на наш взгляд, позволяет утверждать, что «видовые» признаки елей являются просто менделевскими аллелями. Сосна, в отличие от ели, рассматривается как единый вид (*Pinus sylvestris*) на большей части Евразии, в связи с отсутствием чётких морфологических различий по ареалу, однако многие авторы (например, Морозов, 1930, Тихонова, Тихонова, 2016) отмечали существенные различия адаптации сосны к эдафическим условиям. Н.И. Вавилов (1967: 70) писал: «Во многих случаях в отдельных районах меняется самый состав на-

(2013) признаки растений богатых почв – относительно слабую (поверхностную) корневую систему (о слабости корневой системы ели писали Г.Ф. Морозов [1930], В.Н.Сукачѐв (1938), М.Е. Ткаченко (1952), С.В. Зонн [1954а: 27] писал: «Еѐ корневая система при всех условиях располагается поверхностно, с максимумом развития корней в верхних 10–20 см почвы»), и бедных почв – малопригодность хвои для фитофагов и детритофагов (хвоя ели разлагается педофауной несколько лучше, чем хвоя сосны, но намного хуже, чем опад мелколиственных пород [Загуральская, Зябченко, 1993]).

Влияние ели на видовой состав живого напочвенного покрова ельника кислично-зеленчукового в зависимости от положения в тессере, под которой понимается совокупность приствольного, подкронового и межкронового пространств, различающихся по локальным экологическим условиям из-за воздействия ели как эдификатора, показано в работе О.В. Семенюк и соавторов (2020). От приствольных пространств к межкроновым в составе напочвенного покрова увеличивается разнообразие экологических свит, общее число видов, доленое участие неморальных, светолюбивых и требовательных к общему содержанию элементов питания

следственных форм одного и того же вида; форма, типичная для одной области, может оказаться редкой в другой области или даже отсутствующей». В целом, в этом отношении полезно предложение В.Н. Сукачѐва, придавать виду более широкое значение, близкое тому, какое придавал ему ещё Линней, и именовать такие единицы линеонами. «При таком понимании вид представляет собою сложную подвижную систему более мелких форм, которая морфологически и физиологически обособлена от других таких же систем и связана в своем генезисе с определенной средой и ареалом» [Сукачѐв, 1938: 19]. В.А. Брынцев (2017: 26) считает, что существуют две концепции вида: «биологическая и типологическая и их многочисленные разновидности. Типологическая концепция является основой систематики и опирается на инвариантные признаки присущие каждому виду. Биологическая концепция вида является важной частью эволюционного учения и может различаться у представителей разных эволюционных направлений. Классическая синтетическая теория эволюции констатировала, что виды определяются не различиями (как это делает типологическая концепция), а обособленностью, изоляцией видов друг от друга».

видов. Мощность и запасы лесных подстилок уменьшаются от приствольных пространств к окнам. Подстилки приствольных участков характеризуются минимальными значениями рН и минимальными запасами зольных элементов в горизонтах L, что соотносится с высоким долевым участием ацидофильных видов и видов, мало требовательных к запасам элементов питания. Показатели, характеризующие скорость разложения органического вещества (доля легкоразлагаемых компонентов в горизонте L подстилки, запасы зольных элементов в подстилке и её легкоразлагаемых фракциях, соотношение мощностей и запасов горизонтов L, F и H), напрямую связаны с соотношением в напочвенном покрове видов, характеризующихся разным уровнем трофности, установленным по экологическим шкалам. Ель, как эдификатор, создаёт в разных компонентах тессеры значимые различия морфологических особенностей и химических свойств лесных подстилок, видового состава и эколого-ценотической структуры напочвенного покрова.

Ель слабо приспособлена к условиям недостаточной влагообеспеченности в засушливые сезоны [Войтехов, 2013; Морозов, 1930; Рысин, Савельева, 2002; Сукачёв, 1938; Карпов, 1983]. Ю.И. Манько и Г.А. Гладкова (2001) связывают явление «залпового» усыхания ельников с воздействием периодических засух, от которых наиболее сильно страдает ель, другие сопутствующие ей породы подвержены усыханию в меньшей степени, в результате этого их роль в распадающихся древостоях резко возрастает.

А.И. Толмачёв считал, что ель (как и другие эдификаторы темнохвойной тайги) не приспособлена к существованию при высоких температурах, низкой влажности почвы и воздуха: «довольно быстрая смена елесподобных хвойных другими древесными породами как основными лесообразователями, наблюдаемая у южной границы таёжной зоны, объясняется в значительной степени термическими условиями полосы, в которой эта

смена происходит». «С летней засухой тайга и таёжные деревья определённо не мирятся» [Толмачёв, 1954: 27]. «Значительная, устойчиво держащаяся на определённом, достаточно высоком уровне влажность воздуха является одним из обязательных условий процветания таёжных деревьев» [Толмачёв, 1954: 28].

Некоторые причины неустойчивости ельников к засухе демонстрируют наблюдения в подзоне хвойно-широколиственных лесов Н.В. Дылиса и соавторов (1973: 90): «Иссушение верхних слоёв почвы под еловой культурой определяется, с одной стороны, тем, что летние осадки кронами ели задерживаются полнее, чем в сосняке, и существенно не пополняют запасы влаги в верхних слоях почвы, с другой – тем, что хотя корневая система ели здесь достаточно глубокая, не как в тайге, и общая масса ее (40,4 т/га) почти не уступает массе корней сосны (44,2 т/га), однако большая часть сосущих корней ели сконцентрирована в поверхностном, 10–20-сантиметровом слое почвы (рис. 10). В сосняке корневая система размещена по профилю почвы более равномерно и используют влагу не только поверхностных слоёв».

Т.А. Работнов (1980) высказывал предположение, что «стратегия жизни ели сформировалась в условиях периодического уничтожения еловых лесов пожарами».

Способность ели переживать пожары значительно ниже, чем у сосны, в лесах с господством которой пожары производят «низовое изреживание» и «умеренное осветление полога», и основными пожарными рефугиумами ели в ландшафте являются приручейно-логовые фации [Мелехов, 1944]. При экстремальных засухах эти фации также оказываются рефугиумами популяций ели, в отличие от плакоров, где ель заметно менее устойчива.

Это связано с тем, что испаряющая поверхность хвои сосны и ели значительно превышает всасывающую поверхность корней, но у ели несоответствие всасывающей и испаряющей воду поверхностей выражено сильнее. Теневыносливая ель образует

большую массу ассимиляционных органов, чем сосна. Отношение расходуемой и всасываемой воду поверхностей у сосны и ели увеличивается с возрастом. Сосна обладает большей экологической амплитудой по фактору влажности и после полного закрытия устьиц выдерживает без ущерба для себя водный дефицит до 70%, а ель европейская – только 45–50% [Бобкова, 2007]. Х. Лир и соавторы на основе в основном европейского материала пришли к выводу, что при оптимальном снабжении водой ель – более экономная порода, но по сравнению с сосной слабо реагирует на резкое ухудшение водоснабжения [Лир и др., 1974]. Н.А. и И.В. Тихоновы [Тихонова, Тихонова, 2016] выявили у сосны существенную индивидуальную и популяционную изменчивость по времени и скорости дегидратации хвои. В популяциях из более засушливых условий произрастания скорость потери 50% воды была в 3–4 раза меньше, чем в популяции из более благоприятных условий, при этом в обеих популяциях имеются и более, и менее засухоустойчивые деревья.

Чтобы удовлетворить потребность ели во влаге, ей необходим влажный климат с равномерными на протяжении года осадками без продолжительных засух. В годы экстремальных засух первыми страдают ели на плакорах, вышедшие в первый ярус. При этом подпологовый подрост ели может вообще не проявлять признаков недостатка водоснабжения [Войтехов, 2013]. При дефиците влаги существенно снижается способность сопротивления ели инвазиям энтомофитов, прежде всего, короеда-типографа [Маслов, 2010]¹.

¹ В книге Ю. Одума об этом явлении (как примере «катастрофического, или циклического, климатса») написано так (Одум, 1975: 344): «еловый лес, в котором при периодических вспышках вредителей погибают крупные зрелые деревья, что способствует энергичному росту молодых деревьев, в значительной части избегающих повреждения. Макдональд (1965) полагает, что ель и вредители образуют естественную самоподдерживающуюся систему и что попытки бороться со вспыш-

В южнотаёжной подзоне устойчивые (стабильные) сообщества со своим доминированием ель формирует только в транзитных местообитаниях, что не укладывается в некоторые концепции сторонников парадигмы моноклимакса, рассматривавших в качестве коренных, прежде всего, сообщества на плакорах.

Как отмечали П.А. Цветков и В.В. Фуряев (2014): «Формирование лесов, размещение их по территории, восстановление и другие процессы протекают под непосредственным воздействием пожаров. Пожары являются одним из самых мощных экологических факторов, воздействующих на ход лесообразовательного процесса. При этом определяющее их воздействие проявляется прежде всего на начальном этапе лесообразования, когда наблюдается наибольшая зависимость растительных сообществ от факторов внешней среды. Естественное возобновление как начальный этап лесообразовательного процесса является биологической предпосылкой длительного существования лесов».

По данным А.Н. Громцева (2000), девственные леса северо-запада таёжной зоны России, за редким исключением, представляют собой различные стадии и варианты пирогенных сукцессионных рядов – повсеместно под подстилкой встречаются угли, различается лишь частота пожаров в разных типах леса. Например, в среднетаёжной подзоне – от 1–2 повальных пожаров в тысячелетие в ельниках на сырых суглинистых почвах до 1–2 в столетие в сосняках на песчаных почвах (беглые низовые пожары в сосняках случаются чаще). При отсутствии пожаров происходит трансформация структуры коренных таёжных лесов, накапливается грубая неразложившаяся подстилка, ухудшающая лесорастительные качества почвы. Снижается продуктивность и упрощается структура лесных массивов, в том числе уменьшается мозаичность лесного покрова.

ками вредителей при помощи инсектицидов оказались бесплодными, принося больше вреда, чем пользы».

По оценкам шведских авторов, лесные пожары в Швеции происходили с интервалом 50–150 лет на севере и до 20 лет на юге, и ежегодно сгорало около 1,7% общей площади лесов, что эквивалентно интервалу возврата огня 58 лет. Пожаротушение на большей части территории Швеции стало эффективным примерно в 1860–1880 годах, и отсутствие огня привело несколько сотен адаптированных к огню и требующих огня видов, преимущественно беспозвоночных, от обычного к редкому состоянию или даже вымиранию в стране, а белоспинный дятел *Dendrocopus leucotos* в настоящее время в Швеции находится на грани исчезновения, будучи приурочен к более старым лиственным лесам, как правило, пожарного происхождения. Всего сто лет назад эта птица была распространена по всей стране [Niklasson, Granstrom, 2004].

По данным Г.А. Ивановой и соавторов (2018), в Средней Сибири межпожарный интервал в средне- и южно-таежных сосняках варьирует от 25 до 40 лет. П.С. Арефьев и М.Н. Казанцева (2020) указывают, что в лиственных, сосново-лиственных и лиственно-сосновых редкостойных лесах и редколесьях Надымского района Ямало-Ненецкого автономного округа все биоценозы на протяжении жизни деревьев неоднократно подвергались действию пожаров, периодичность которых на разных участках составляет от одного до трех за столетие.

Подобные циклы оборота огня в разных типах таёжных экосистем ранее отмечали Ю.А. Исаков и соавторы (1986) и другие авторы.

Как подчёркивали Э.Н. Валендик и Г.А. Иванова (1996): «каждая лесорастительная формация имеет свой «пожарный режим, характеризующийся определенным видом и интенсивностью пожара, его максимальным размером, интервалами повторяемости, степенью повреждаемости растительных ресурсов и послепожарной динамикой лесовосстановительных процессов».

Как следует из данных А.Н. Громцева (2000), между пожарами в ельниках проходит несколько поколений деревьев, а в сосняках – менее одного поколения.

Через год после интенсивного низового пожара в сосняке наблюдается 3-кратное увеличение содержания в почвенном горизонте А железа, калия и фосфора, годичный прирост выживших сосен резко увеличивается. Даже через 70 лет после прохождения огня в почвенных горизонтах отмечается более высокое содержание кальция, калия и фосфора по сравнению с почвами коренных сосняков [Торлопова, Ильчуков, 2007] (см. также Дымов, 2018).

Различие пирогенных процессов, наблюдаемых в лесных массивах северо-запада Европейской части России – ельниках на сырых суглинистых почвах и сосняках на песчаных почвах, в целом соответствует сформулированному И.А. Соколовым (1993: 220) «закону максимальной литогенной дивергенции почвообразования в условиях гумидного климата – в гумидном климате основное разнообразие направлений почвообразования обусловлено различиями в почвообразующих породах; различия, обусловленные рельефом, менее контрастны и разнообразны». Однако действие указанного закона, верное в отношении разных типов леса, не распространяется на распределение лесов и болот, обусловленное несколькими факторами – сфагновые биогеоценозы более конкурентоспособны в понижениях рельефа, а также в местах разгрузки грунтовых вод (прежде всего, мягких грунтовых вод, в т.ч. площадной разгрузки на пологих склонах), и на бедных песчаных грунтах (см., напр.: Вомперский, Глухов, 1982).

В то же время достаточно резкие различия рельефа в широких географических масштабах могут оказывать серьёзное воздействие на распределение разных типов леса, определяемое их горимостью. По мнению Г.А. и А.В. Ивановых [Иванов, Иванов, 2015], на территории Сибири можно выделить два полярно раз-

личных пожарных режима в лесах Западной и Восточной Сибири. Редкая повторяемость пожаров определяет пожарный режим заболоченных темнохвойных лесов Западной Сибири. И наоборот, высокая горимость и частая повторяемость пожаров присущи низкогорным светлохвойным лесам Восточной Сибири. Сосновые леса в Сибири составляют до 30% всех хвойных лесов, и на них приходится до 60% общего количества лесных пожаров. При этом, как и А.Н. Громцев для Европейской части России, Г.А. и А.В. Ивановы отмечают, что в Сибири нет насаждений, которые не имели бы следов воздействия одного или нескольких пожаров. Бореальные леса несут на себе отпечаток длительных воздействий пожаров, которые сыграли значительную роль в формировании облика современной растительности. Каждая лесорастительная формация имеет свой пожарный режим, характеризующийся определённым видом и интенсивностью пожара, его размером, интервалом повторяемости и послепожарной динамикой лесовосстановления.

Именно с частотой пожаров в восточной Сибири М.Е. Ткаченко (1952) связывал сравнительно малое развитие еловых лесов.

О. Закриссон [Zackrisson, 1977], исследовав по пожарным шрамам на деревьях на севере Швеции частоту лесных пожаров за период 1300–1975 годов, пришёл к выводу, что межпожарные интервалы возрастают в ряду типов леса: лишайниково-вересковый → брусничный → черничный → голубично-аконитовый, и составляют от 45 лет в сосняках лишайниково-вересковых на плоских песчаных речных террасах до 160 лет в голубично-аконитовых лесах. «В прошлом лес находился в состоянии непрерывного изменения, и стадии климакса в классическом смысле (Clements, 1916) вряд ли могли существовать где угодно в пределах исследуемого участка» [Zackrisson, 1977: 31].

В Евразии к возобновлению преимущественно на горях приспособлены, прежде всего, светлохвойные (сосна, лиственница) и мелколиственные (берёза, осина) виды. Американские виды имеют более жёсткую адаптацию к пожарам. Семена обычных видов деревьев бореальных лесов Канады (и хвойных, и лиственных) нормально прорастают, и всходы хорошо приживаются только на голой выгоревшей поверхности [Van Wagner, 1983].

По данным Н.В. Лукиной и соавторов (2010: 52), в северной тайге «органогенные горизонты сосновых и кедровых парцелл, как правило, кислее и беднее элементами питания, чем еловых и пихтовых. ... При этом органогенные горизонты еловых парцелл менее кислые, чем межкроновых. ... Органогенные горизонты почв еловой и пихтовой парцелл, как правило, характеризуются высоким содержанием оснований, а также марганца, фосфора и серы. ... Органогенные горизонты кедровой и сосновой парцелл, напротив, отличаются довольно высоким содержанием алюминия и низким кальция». Данные Н.В. Лукиной и соавторов наглядно демонстрируют перераспределение элементов питания из минеральных горизонтов в органогенные, следствием которого является обеднение минерального горизонта: «Ель возраста более 100 лет не оказывает подкисляющего воздействия на органогенные горизонты почв, в них накапливаются основания благодаря высокой концентрации кальция в опадающей хвое и низкой плотной кроне ели, пропускающей незначительное количество осадков, тогда как ель возраста менее 50 лет, напротив, способствует подкислению органогенных горизонтов» [Лукина и др., 2010: 47].

К биогеоценозам, формирующимся на основе импульсной пирогенной стабильности, как и к сфагновым сообществам, справедлива приводившаяся выше цитата Б.А. Юрцева и И.Б. Кучерова (1995: 65): «Само понятие "нарушение" возникло применительно к некоторым исходным, более или менее стабильным ("корен-

ным") состояниям растительного покрова, биогеоценозов и экосистем. Между тем, в природе существуют эко- и геосистемы, подчас весьма протяжённые, которые характеризуются постоянной нестабильностью».

По мнению С.Н. Санникова, «действие выжиганий накладывается на сменяющиеся во времени подзолистый и дерновый процессы, регулируя их интенсивность, продолжительность и относительную роль в почвообразовании. Можно предполагать, что, резко изменяя химизм почвы и вызывая смену гипновых мхов травами, огонь способствует усилению дернового цикла новообразований, который по мере восстановления мохового покрова и "подкисления" почвенного раствора вновь уступает место подзолистому циклу» [Санников, 1981: 26–27]. А.Г. Дюкарев и Н.В. Климова (2020) отмечали более высокую продукцию опада и древесного, и травяного ярусов в раннесукцессионных лиственных, чем коренных хвойных фитоценозов в южной тайге. (На тесную связь верхних горизонтов почвы с современными им фитоценозами обращал внимание Л.О. Карпачевский (1981), подчёркивая при этом, что нижележащие иллювиальные горизонты накапливают воздействия всех элювиальных горизонтов, формировавшихся здесь на протяжении голоцена)¹.

При неполном сгорании (что характерно для живых деревьев, а не сухостоя или опада) снижается скорость разложения обожжённой коры ели и сосны и обожжённой древесины сосны [Капица, 2008]. В то же время кустарнички (*Ericaceae*, *Myrica gale*) обладают способностью самостоятельно направлять почвообразо-

¹ В приведённых Л.О. Карпачевским результатах экспериментов по внесению «чужеродного опада» в дубовые и еловые парцеллы на дерново-подзолистых почвах отмечалось изменение состава растений травяного яруса, количества и состава мезофауны, заметное изменение содержания обменных оснований в горизонте A_2 , соответствующее их соотношению под пологом фитоценозов, из которых была принесена подстилка. Также Л.О. Карпачевский отмечал, что очень часто мощная подстилка связана с залегающим под ней хорошо отбеленным от железа минеральным горизонтом.

вание к формированию гумуса типа мор (Bardgett, Wardle. 2010; Berendse, 1998; DeLuca et al., 2002; Miles, 1985; Northup et al., 1998; Park, 1972; Ponge et al., 1998; Ponge, 2003; Van Breemen, Finzi, 1998; Wardle et al., 1997, 2003, 2009).

Г.Ф. Морозов (1930: 222) в своё время отмечал: «Особыми свойствами, хотя, надо сказать, совершенно неизученными, отличается перегной, происшедший из вереска, черники и брусники», полагая, что это особый тип гумуса, не вполне соответствующий типу мор. Н. Бернье и Ж.Ф. Понж [Bernier, Ponge, 1994], описывая почвы ельников во Французских Альпах, только к формируемому опадом черники слою поверхностных отложений относили определение мор, в частности, потому, что в пятнах черники не проявлялась активность никаких видов дождевых червей, в отличие от имевших признаки модера органических слоёв ельников с фрагментарным покровом мхов и трав, где встречались эпигейные, а на стадиях распада древостоя даже норные (*Lumbricus terrestris*) и эндогейные (западноевропейские, не встречающиеся в таёжной зоне России) виды червей. Недавние исследования показали, что в формировании устойчивого к разложению гумуса под эрикоидными кустарничками может участвовать не только их собственный опад, но и устойчивые к разложению маленизированные стенки клеток эрикоидного мицелия [Adamczyk et al., 2016; Clemmensen et al., 2014; Fernandez, Kennedy, 2018; Vowles, Bjork, 2019], и под эрикоидными кустарничками ниже обилие червей энхитреид [Adamczyk et al., 2016; Vowles, Bjork, 2019].

Ю.А. Исаков и соавторы предлагали различать два понятия: стабильность и динамическую устойчивость экосистем.

«Первое качество наиболее хорошо развито у тех категорий экосистем, которые формировались в относительно постоянных условиях среды. Примерами их могут служить влажные тропические леса, темнохвойные леса и некоторые другие экосистемы преимущественно гумидного климата. Их стабильность обеспечи-

вадается сложностью структуры и обилием компенсаторных каналов обратной связи, строго ориентированных на достаточно постоянные условия среды. ... Она наиболее высока у вполне сформировавшихся ценозов, отличающихся наибольшим соответствием их со средой при определённых климатических условиях. Поэтому стабильность ценозов (а следовательно, и экосистем в целом) особенно велика у экосистем с наибольшей видовой насыщенностью и эволюционной сложностью биоты. В процессе эндозоогенеза менее устойчивые кратковременные ценозы сменяются долговременными, более полно использующими местные природные условия и более замкнутыми» [Исаков и др., 1980: 187].

«Динамическая устойчивость развивается лучше у экосистем, формирующихся под влиянием резких и непериодических изменений режимов среды, прежде всего влажности. ... Главная особенность составляющих их организмов – способность к быстрому восстановлению численности сразу же после того, как это допустят ограничивающие факторы среды. Благодаря этому не только отдельные компоненты биоты, но и вся структура её возвращается к своей исходной форме без помощи человека, иногда минуя длительные ряды демулационных сукцессий» [Исаков и др., 1980: 188].

Очевидно, «стабильность» в понимании Ю.А. Исакова и соавторов (1980) относится к климаксным ценозам, а «динамическая устойчивость», в частности, к «импульсно-пирогенно-стабильным» в понимании С.Н. Санникова. В более поздней работе Ю.А. Исаков и соавторы выделили тип сукцессий – «сукцессии циклические со сменой режима функционирования. Наиболее ярким примером последних могут служить экосистемы темнохвойных лесов на плакорных участках равнинной тайги, которые через некоторое время после достижения терминальной стадии возвращаются на одну из предшествовавших стадий развития и

вновь повторяют уже пройденный ими путь» [Исаков и др., 1986: 13].

Этот путь развития темнохвойных лесов соответствует точке зрения, высказанной в недавних обзорных работах, противоречащих парадигме Ф. Клементса о поступательном улучшении растительностью эдафотопы (или существенно дополняющей, корректирующей или развивающей данную парадигму): «После серьёзных экологических нарушений происходят первичные или вторичные сукцессии, включающие начальный период развитие экосистемы до фазы максимальной биомассы. Большинство исследований сукцессий сосредоточены на этой фазе развития, которая обычно включает разные сдвиги первичной продуктивности, в почвенных процессах и накоплении биомассы и органического вещества почвы (Odum, 1969; Walker, Del Moral 2003). Однако при длительном отсутствии катастрофических нарушений и старении почвы часто следует упадок или стадия регрессии, в которой происходит уменьшение биомассы растительности и продуктивности экосистем» [Wardle et al., 2009: 442–443]. Это отмечал более полувека назад М.Е. Ткаченко (1952: 402): «возникший под влиянием ели подзолообразовательный процесс может пойти так далеко, что ухудшит условия среды и для самой ели». С.В. Зонн (1954а) считал, что «ель относят к породам, наиболее оподзоливающим почвы». Подобных взглядов придерживался и А.К. Каяндер [Cajander, 1926].

«Стадия регрессии» Д.А. Уордла и соавторов [Wardle et al., 2009] (позже более подробно рассмотренная Д.А. Пельтцер и др. [Peltzer et al., 2010], Д.А. Уордлом и Р.Д. Барджеттом [Wardle, Bardgett, 2010]) соответствует «пост-устойчивому состоянию», ранее подробно описанному в работах Д.Н. Парка [Park, 1970, 1972].

В работах Х. Делин [Dehlin, 2006], Д.А. Уордла и соавторов [Wardle et al., 1997; 2003], Т. Де Люка и соавторов [DeLuca et al., 2002] А. Лагершторм и соавторов [Lagerstrom et al., 2013] проведён

подробный сравнительный анализ фитоценозов и почв на островах среди озёр на севере Швеции, на которых различные периоды (от нескольких десятилетий до 3250 лет) не было пожаров. По мнению указанных авторов, длительное отсутствие пожаров приводит к иммобилизации в опаде биогенных элементов, повышению кислотности, содержания фенольных соединений, снижающих способность почвенной микрофлоры разлагать субстраты и минерализовать элементы питания, в т.ч. органические азотосодержащие соединения, в результате снижается продуктивность и биоразнообразие экосистем (в т.ч. в ходе сукцессии увеличивается доля видов, производящих фенольные соединения). Оставшийся после пожара уголь поглощает и дезактивирует вторичные соединения, которые часто встречаются в высоких концентрациях в поздне-сукцессионных бореальных лесных почвах и являются ингибиторами поступления элементов питания и роста подроста, а также непосредственно иммобилизует фенольные соединения. Смена сосны елью сопровождается увеличением доли веточек в опаде, что служит дополнительным фактором, снижающим скорость его разложения¹.

Наблюдения Н.В. Дылиса и соавторов (1973) в подзоне хвойно-широколиственных лесов подтверждают, что и вблизи южного края ареала ель сильнее, чем сосна, оподзоливает почву (что сопровождается резким снижением обменных Са и Mg и возрастанием содержания подвижного Al и кислотности почвы), в чём определённую роль играет и плотный моховой покров под елью.

Части одного образца свежего опада в ходе экспериментов быстрее разлагаются в подстилке на островах, недавно подвергшихся пожарам, чем на островах, не горевших длительное время. С увеличением интервалов между пожарами скорости разложе-

¹ Согласно исследованиям Э.Ф. Ведровой и соавторов (2018), доля ветвей и коры возрастает в подстилке как хвойных (сосна, кедр, ель, лиственница), так и лиственных (берёза, осина) видов деревьев.

ния опада снижаются раньше, чем продуктивность экосистем. На островах, не подвергавшихся пожарам наиболее длительные сроки, запас углерода в гумусе может достигать 29 кг/м², а слой подстилки – 1 м [Wardle et al., 1997, 2003] (подобную величину накопления слоя подстилки в старовозрастных лесах дугласии (*Pseudotsuga menziesii*) в Канаде указывали Morris et al., 1997). Снижение плодородия почвы сопровождается усилением колонизации корней хвойных микоризными грибами [Dehlin, 2006].

В обзорной работе Д.А. Уордла и соавторов [Wardle et al., 2009] делается вывод о том, что снижение продуктивности фитоценозов и изменения свойств опада в большей мере связаны со сменой видов в ходе сукцессии в стадии регрессии, а не с внутривидовой фенотипической изменчивостью доминирующих видов. При регрессии виды, менее приспособленные к плохим условиям питания, сменяются видами, лучше приспособленными, но которые производят опад более низкого качества. При регрессии концентрации азота и фосфора в опаде снижаются, и отношение N:P возрастает. Фосфор становится всё более недоступным относительно азота. Азот на стадии регрессии может быть биологически добавлен биофиксацией из атмосферы (например, как показали А. Лагершторм и соавторы, фиксация азота цианобактериями, связанными с мхом *Pleurozium schreberi*, увеличивается по мере продолжения регрессии, в итоге поступление азота из этого источника превышает поступление с осадками [Lagerstrom et al., 2007]), а фосфор нет¹. Причём, как показывают конкретные экспериментальные данные по динамике разложения опада и высвобождения из него элементов питания, полученные в разных природно-климатических зонах Земного шара, в разных сукцес-

¹ А.К. Каяндер, сравнивая данные о содержании элементов питания в местообитаниях разной продуктивности, отмечал, что «количество фосфорной кислоты значительно меняется в направлении, противоположном направлению продуктивности почвы» [Cajander 1926: 51]

сионных рядах признаки стадии регрессии могут либо появляться, либо нет [Wardle et al., 2009].

Последнее замечание можно трактовать как косвенное подтверждение возможности существования и сообществ, «бесконечно» развивающихся по модели благоприятствования, и сообществ, для которых свойственна импульсная пирогенная стабильность (или иные циклические сукцессии).

Исследования показали медленное разложение опада хвойных не только в таёжной зоне. В зоне переменного-влажных листопадных тропических лесов (Ибадан, Нигерия) опад интродуцированной сосны карибской (*Pinus caribea*) накапливается на поверхности почвы (как и опад хвойных в более высоких широтах), в 10-летнем сосняке накопилось более 10 т/га подстилки. Для минерализации годового опада сосны здесь требуется от 3 до 4 лет. Это резко контрастирует с величиной от 0,2 до 0,5 лет (от 2 до 6 месяцев), в которые опад аборигенных покрытосеменных видов разлагается в подобных географических районах [Egunjobi, Onweluzo, 1979]. В регионе своего происхождения (Центральная Америка) карибская сосна является пирогеофилом и удерживает свои позиции в конкуренции с местными лиственными древесными породами при регулярных пожарах низкой интенсивности, а подавление пожаров приводит к вторжению в сосновые саванны лиственных пород. При длительном отсутствии пожаров под карибской сосной в саваннах Белиза накапливается до 40 см подстилки, а под лиственными древесными породами (преимущественно местными видами дуба) – всего 2,5 см [Binkley, Giardina, 1998; Kellman, 1984].

В полевом эксперименте с использованием лизиметров в 40-летних лесных культурах (кедровник, сосняк и лиственничник мертвопокровные, ельник зеленомошный, осинник и березняк разнотравные) интенсивность поступления в почву растворимых соединений углерода (в пересчёте на чистый углерод), распреде-

ляется в следующем порядке: сосна (11) > кедр (8) > берёза (6.5) > лиственница (6.4) > осина (4.7) > ель (4.0) г/м²/год. Основная часть органического вещества (93–98%), разлагаясь, минерализуется до СО₂ и возвращается в атмосферу. На гумификацию в сосняке приходится 3.4%, кедровнике 4% ельнике 0.4; лиственничнике 0.8%, осиннике и березняке – 1.5–1.6% высвободившегося в течение года органического вещества, [Ведрова и др., 2018].

Устойчивость к пожарам светлохвойных пород (сосна, лиственница), имеющих толстый корковый слой в комлевой части дерева, выше, чем у темнохвойных (ель, кедр, пихта), имеющих более тонкую кору [Валендик, Косов, 2007]. Адаптации к пирогенным циклам сосны и пирогеофобность ели проявляются также в морфологии хвои. Форма хвои сосны способствует образованию более рыхлого и легко воспламеняющегося опада, по сравнению с хвоей ели¹ [Арцыбашев, Ермоленко, 2007]. Это подкрепляется сходными пирологическими свойствами доминирующих видов нижних ярусов сосняков (кустистые кладони, вереск обыкновен-

¹ Некоторые источники (например: Лесная подстилка [Электронный ресурс]) связывают с этими свойствами хвои сосны и ели и замедление биогенной трансформации опада за счёт ухудшения аэрации в более плотной подстилке ели. Возможно, в определённых климатических или эдафических условиях этот фактор имеет значение, но, по нашим наблюдениям в центре Европейской части России, часто формирование более выраженных микроповышений под кронами ели, чем сосны (наиболее наглядно это в сосняках с единичными елями сходного размера), компенсирует это явление за счёт более быстрого стекания гравитационной воды (более выраженные микроповышения могут быть связаны с тем, что хвоя ели опадает вертикально, а брахиобласты сосны часто крутятся в воздухе и разносятся шире). Кроме того, в связи с характерной формой крон ели эти микроповышения обычно менее, чем межкрупные парцеллы, увлажняются осадками. В то же время в сходных почвенно-гидрологических условиях в более освещённом напочвенном покрове сосняков часто лучше, чем под елью, развит моховой ярус (подробно этот вопрос рассмотрели Е.И. Киричок и соавторы, 2008), способный оказать неоднозначное влияние. Плотный моховой опад под сосной может способствовать ухудшению аэрации подстилки, а под пятнами зелёных мхов (в отличие от мертвopoкpовных парцелл) иногда практически не выражен слой L еловой подстилки – хвоинки зависают в рыхлой моховой подушке, под которой практически сразу расположен слой F, плотно переплетённый мицелием грибов. Часть брахиобластов сосны также зависает на ветвях подлеска.

ный, багульник и др.), а также сравнительно быстрым отрывом их крон от нижних ярусов растительности, ажурностью (сквозистостью) верхнего яруса крон, затрудняющими переход низового пожара в верховой [Санников, 1985, 1992]. Различие адаптации сосны и ели к пожарам можно описать в терминах, предложенных М. Бигонем и соавторами [1989], различавшими бедствия (disaster) и катастрофы (catastrophe). Бедствия – нарушения, к встречам с которыми виды и их сообщества приобрели эволюционные приспособления, и которые не приводят к гибели популяций и экосистем (сосняки). Катастрофы – нарушения, к встречам с которыми виды не имеют эволюционных приспособлений, и которые приводят к гибели ценопопуляций и разрушению экосистем (ельники).

В целом, адаптация деревьев к пирогенным циклам с помощью толстого слоя коры, видимо, универсальна. Исследование в саванне на юге Бразилии, в котором сравнивались пары видов деревьев, принадлежащих к одним и тем же родам (все роды – представители разных семейств), один из которых характерен для саванны, в которой регулярно происходят пожары, а другой для приручейных влажных лесов, показало, что толщина коры деревьев саванны в среднем почти в три раза превышала толщину коры лесных видов (по отношению к диаметру ствола), что снижало риск гибели стволов во время пожара. Также деревья саванн достигают репродуктивного состояния при меньшей высоте, чем лесные деревья. Таким образом, пирогенофильные виды больше продуктов фотосинтеза вкладывают в защиту от огня, а лесные виды – в рост в высоту, что необходимо в условиях жёсткой конкуренции за свет [Hoffmann et al., 2003].

Однако сосняки устойчивы к пожарам только на сухих почвах, а на торфяниках и даже на сильно увлажнённых минеральных почвах (долгомошниковые и багульниковые типы) сосна формирует поверхностные «корневые лапы», между которыми

скапливается подстилка, при выгорании которой происходит летальное повреждение деревьев либо их существенное ослабление, приводящее к повреждениям энтомовредителями [Арцыбашев, 2006]¹.

Дж.Ф. Грайм и Дж.Г. Ходжсон отмечали, что в ходе вторичных сукцессий в лесах часто отмечаются переходы, в которых виды с высокими темпами захвата и потери минеральных элементов питания сменяются медленнее растущими видами с большей способностью противостоять воздействию вредителей и сохранить элементы питания [Grime, Hodgson, 1987].

Косвенным признаком замедления биологического круговорота в подстилках хвойных с увеличением возраста древостоев является снижение участия в этом процессе бактерий и возрастание роли грибов, на что указывают, например, Л.М. Загуральская и С.С. Зябченко (1993), Н.Г. Федорец и О.Н. Бахмет (2003).

Степени монополизма ели соответствуют и тенденции почвообразования. Как замечал В.Н. Сукачëв (1938: 93): «Типичными почвами лесной зоны являются подзолистые с разной степенью выраженности подзолистого процесса и различного механического состава. В общем, степень подзоленности к северу падает, точно так же, как и к югу, поэтому наиболее резко выражены подзолистые процессы в средней полосе этой зоны».

¹ Отмечая подобные ограничения устойчивости к пожарам для лиственницы на заболоченных участках (где, кроме того, в связи с более низкой производительностью стволы имеют меньший диаметр и, соответственно, толщину коры, защищающей от огня) Центрально-Заангарского тунгусского плато, входящего в систему Среднесибирского плоскогорья, Е.О. Бакшеева (2001) указывала также на более высокий отпад лиственницы в результате пожаров на склонах теневых экспозиций, где корневые системы часто также имеют поверхностный характер, и большие запасы горючего материала ведут к большей продолжительности пожара (при этом после пожара древостои лиственницы Чекановского, произрастающие на склонах теневых экспозиций, возобновляются гораздо лучше, чем древостои, представленные лиственницей сибирской).

Анализ связанных с разными группами хвойных тенденций изменения среды их обитания любопытно провести с позиций концепции Р.Докинза, предлагавшего различать два явления [Dawkins, 2004]: **конструирование экологической ниши** (niche construction), когда среда изменяется адаптивным для инженерного организма образом – только к этому случаю применимо понятие расширенный фенотип, и **изменение ниши** (niche changing), когда изменения среды являются побочными продуктами образа жизни организмов без адаптации вида к биогенно изменённой им экологической ниши.

Накопление подстилки как пула элементов минерального питания, защищённого от выноса за пределы биогеоценоза в условиях промывного (таёжного) гидрорежима [по Роде, 1956], в сочетании с развитием эктомикориз, обеспечивающих доступ к этому пулу, безусловно, является проявлением расширенного фенотипа всех таёжных видов деревьев первого яруса.

Истощение эктомикоризами запасов элементов питания в подстилке и возрастание в ней доли наиболее устойчивых к разложению соединений следует расценить как изменение ниши совместной деятельностью растений и микоризных грибов.

Использование светлохвойными пирогенного фактора как инструмента конкуренции с темнохвойными является проявлением расширенного фенотипа сосны и лиственницы, которые, в случае низовых пожаров невысокой интенсивности в спелых древостоях, полностью сохраняют свои позиции в биогеоценозе, восстанавливают режим питания почв и устраняют конкурентов¹. Накопление пожароопасной подстилки елью и кедром в сочетании с пирогенофобностью и с монополистической тенденцией к исключению мелколиственных пород в ходе -сукцессии, -приво-

¹ М.Е.Ткаченко (1952) высказывал мнение, что лиственница более, чем сосна, устойчива к непосредственному воздействию огня, но более восприимчива к инфекциям в местах поранений пожаром, что может снизить её жизнеспособность после пожара.

дящее при пожарах почти любой интенсивности к длительной утрате позиций темнохвойных в биогеоценозе, также является изменением ниши. Оподзоливание почвы, сопровождающее аккумуляцию элементов питания в подстилке, также является изменением ниши.

2.7. Механизмы обеспечения оборота элементов питания в таёжной зоне без участия пирогенного фактора

Согласно исследованиям А.Г. Дюкарева (2005: 248–249) в Западной Сибири «с точки зрения эволюции взаимоотношений леса и почв темнохвойные и особенно кедровые леса в возрастном ряду можно рассматривать как деградирующую, а формирующиеся на их месте берёзовые и осиновые леса как "реабилитирующую" стадию изменения почв и лесорастительных условий». М.Е. Ткаченко отмечал, что ель считается «породой, образующей особо тяжёлые формы грубого гумуса» [Ткаченко, 1952: 145], и «из всех древесных пород северного полушария ель выделяется своей способностью оподзоливать почву в сравнительно короткий срок» [Ткаченко, 1952: 158], а берёзу также считал почвоулучшающей породой. К заключению о противоположном влиянии на почвы сосны и берёзы в Британии пришёл Дж. Майлс [Miles, 1985]. А.А. Дымов (2018) отмечал более высокое содержание основных биогенных элементов в опаде берёзы, осины, рябины, чем в опаде ели и пихты. Ранее Н.Н. Степанов (1940) на основании собственных экспериментов и литературных источников обратил внимание на различное влияние на почвы хвойных и лиственных древесных пород и подлесочных кустарников. Для среднетаёжной подзоны Карелии подробный сравнительный анализ Л.М. Загуральской и С.С. Зябченко (1993) оборота биогенов в опаде сосны и берёзы дал подобные результаты. По данным Н.П. Ремезова и соавторов (1959), ельники сложные характеризуются более высокой скоростью биологического круговорота веществ, чем ельники зеленомошные. Повышение богатства почвы

элементами питания и снижение кислотности при смене хвойных мелколиственными породами на вырубках, гарях и обратный процесс при возврате к доминированию хвойных подробно исследованы в диссертации А.А. Дымова (2018). М.Е. Ткаченко (1952) для превращения грубого гумуса в муль и связанного с этим повышения производительности лесов рекомендовал замену чистых хвойных древостоев смешанными, с участием лиственных пород, и введение почвоулучшающего подлеска.

Наглядно противоположное влияние ели и берёзы на почвообразовательные процессы описал Т.А. Работнов: «Примером резко выраженных сингенетических изменений может быть то, что произошло в дубовом лесу в Подольском районе Московской обл. вследствие внедрения в него ели из-за посадки большого числа (7000 на 1 га) молодых деревьев (...). Через 21 год ель образовала хорошо выраженный ярус высотой 7–8 м, что привело к исчезновению подлеска из лещины и травяного покрова, состоявшего до внедрения ели из обычных дубравных растений (осоки волосистой, звездчатки жестколистной, сныти, ландыша и др.). ... Резко возросла мощность опадогенного горизонта (подстилки): его масса в дубраве без ели была 2,9 т/га, а в дубраве с елью 10,9 т/га, где он в большей части (свыше 60%) состоял из полуразложившейся еловой хвои. Несмотря на короткий срок воздействия ели, в почве произошли заметные изменения в направлении от среднедерновой слабоподзолистой к слабодерновой среднеподзолистой. Возросло содержание гумуса в верхних горизонтах почвы, преимущественно за счет фульвокислот, увеличилась емкость поглощения. Существенные перемены произошли в численности и составе почвенных животных: резко (в 3,7 раза) снизилось количество дождевых червей, а также хищных членистоногих (жуужелиц в 3 раза, косянок в 3,5 раза, пауков в 2,5 раза). ... Большие изменения наблюдаются в Шотландии в верещатниках при зарастании их берёзами (повислой, пушистой) (...). По мере формиро-

вания древесного полога идет постепенное отмирание вереска, замена его луговиком извилистым (на минеральных почвах) и черникой (на более торфянистых почвах). Постепенно внедряются полевицы, душистый колосок, зверобой, кислица, а затем первоцвет обыкновенный, черноголовка и др. Значительные изменения произошли в почве: грубый гумус, сформировавшийся под вереском, постепенно превращался в гумус типа муть, очевидно, в результате деятельности дождевых червей, численность которых значительна возросла. Увеличилась интенсивность разрушения целлюлозы, снизилось содержание обменного водорода, возросли рН, обменный кальций и валовой фосфор. Снизились соотношения углерод/азот, углерод/фосфор, углерод/калий. Судя по результатам вегетационных опытов, возросло плодородие почвы. Таким образом, поселение берёзы в верещатники вызывает изменения, противоположные тому, что наблюдаются при внедрении ели в дубовые леса» [Работнов, 1992: 283–284].

Г. Иенни также считал, что «характер растительных покровов должен оказывать сильнейшее влияние как на направление, так и на скорость почвообразовательных процессов» [Иенни, 1948: 284–285], и «там, где лиственный лес сменяется хвойным лесом или верещатником, – что нередко происходит под влиянием деятельности человека, – бурая лесная почва подвергается деградации; она сильно оподзоливается, вплоть до образования даже типичных подзолов. Все характерные черты последних налицо, как, например: наличие грубого гумуса, высокая кислотность и пр.» [Иенни, 1948: 287]. «Этот процесс деградации с внедрением лиственных пород принимает обратное направление. Быстрое разложение лиственного опада увеличивает мощность темнубурого подповерхностного слоя» [Иенни, 1948: 289]. Повышение плодородия почв под берёзой, сравнимое с участками под разнотравьем, в северотаёжной подзоне отмечала и М.А. Орлова (2013). В то же время, по мнению Г. Иенни (1948), и М.Е. Ткаченко

(1952).на бесплодных песках сосна может увеличить плодородие. Ф. Берендз [Berendse, 1998] отмечал уменьшение сухости, но повышение кислотности песчаных дюн в результате воздействия опада сосны.

При сравнении кислотности почв произрастающих на морене ельника черничного и хвойно-лиственного насаждения (Ляльский стационар, республика Коми), К.С. Бобкова и соавторы (2014) отмечают более высокую кислотность подстилки ельника черничного, pH_{H_2O} которого составляет 4,0, и гидролитическая кислотность в два-пять раз превышает таковую в хвойно-лиственном насаждении (на глубине около 0,5 м реакция почвы повышается до нейтральной).

Возможно, реабилитирующие свойства берёзы связаны в т.ч. со способностью её корней (в отличие от корней сосны) при поселении на слое мор на выщелоченных почвах проникать сквозь железистый пэн, а также лучшее использование её микоризными корнями разлагающейся древесины, чем даже микоризными корнями вересковых кустарничков [Dimbleby, 1953]. Можно предположить, что именно со способностью корней берёзы проникать сквозь пэн (в терминологии Г. Димблби) связана высказывавшаяся М.Е. Ткаченко (1952) рекомендация использования её в качестве средства борьбы с оргштейном.

Циклические смены в южнотаёжной подзоне темнохвойных и мелколиственных (первые «более эффективны в конфликтах», вторые – в обеспечении апиrogenных циклов элементов питания) – один из наглядных примеров разнонаправленности сукцессий по разным факторам и неспособности хвойных сформировать устойчивое сообщество – климакс. Авторы концепции моделей сукцессий Коннел и Слейтер [Connell, Slatyer, 1977] не относили такие циклические сукцессии ни к одной из трёх предложенных ими моделей, а анализировали их в категориях устойчивость – неустойчивость сообществ.

На роль травяного яруса в обеспечении более замкнутого биогенного оборота элементов питания под древостоями среди цитируемых в данной книге авторов также обращали внимание М.В. Бобровский (2010), А.А. Дымов (2018), С.В. Зонн (1954а, 1963), Г. Иенни (1948), В.В. Пономарёва (1970, 1972), Ф. Берендз [Berendse, 1998], Дж. Майлс [Miles, 1985], Ж.-Ф. Понж [Ponge, 2003], Д.Н. Парк [Park, 1972] и др. А.А. Дымов (2018) отмечал длительное сохранение травяного покрова под ельниками на постагрогенных почвах, насыщенность основаниями которых за время сельскохозяйственного использования возросла выше фонового. Ещё более ярко влияние травяного яруса на постагрогенных почвах продемонстрировано в проведённой в Костромской области (южнотаёжная подзона) работе В.М. Телесниной (2018), показавшей, что почвы огородов, длительное время удобрявшиеся большими дозами навоза, где высокопродуктивный травостой из сорно-рудерального высокотравья блокирует восстановление древостоя, сохраняют нейтральную реакцию на протяжении более 35 лет, в то время как в ходе лесной сукцессии в почве пашни рН меняется от 5,7 до 4,0 в почве 100-летнего леса, наиболее существенный сдвиг в сторону подкисления соответствует стадии смыкания древостоя.

Сходные явления отмечены и в среднетаёжной подзоне в ходе исследований в южной части Кенозерского национального парка (Архангельская область). В данном исследовании проводилось изучение только древостоя, но не почв, но и здесь «бурьяники» задерживают появление древесных растений, и по мере удаления от населённого пункта продолжительность периода восстановления исходного облика лесов уменьшается [Карпин и др., 2017].

Приведённые примеры могут свидетельствовать о том, что богатство почв элементами минерального питания и наличие травяного покрова – взаимно поддерживающие факторы¹.

При исследованиях в среднетаёжной подзоне в Архангельской обл. и Карелии отмечено ещё одно явление: в процессе облесения земель, выбывших из-под сельхозпользования, на самых богатых в почвенном отношении участках ольха серая (*Alnus incana*) образует практически чистые по составу древостои, возобновление ольхи под пологом таких древостоев и в образующихся естественных прогалинах присутствует повсеместно, практически полностью путём образования корневых отпрысков. В подлеске, помимо подроста самой ольхи, обычны: смородина колосистая, волчье лыко, крушина ломкая, жимолость, можжевельник, ивы, а также нитрофильное разнотравье. В данных условиях смешанный хвойно-лиственный древостой в черничных местообитаниях к началу распада сероольхового древостоя (около 60 лет) набирает запас около 270 м³ в сравнении с 160 м³ у ольхи, а к возрасту рубки (100 лет) может достигать 400 м³. Однако возобновление хвойных под серой ольхой в таких местах практически отсутствует, в результате формируются устойчиво-производные сообщества невысокой продуктивности [Карпин, 2012, Карпин и др., 2017].

По данным, содержащимся в результатах экспериментов и литературном обзоре Н.Н. Степанова (1940), из опавшей листвы подлесочных кустарников и деревьев второго яруса леса (бузина красная, бересклет бородавчатый, крушина, калина, черемуха, рябина) уже в первую осень, т.е. ещё до её разложения, вымывается больше минеральных и органических соединений, чем из опада древесных видов, и за год эта листва разлагается с участи-

¹ Возможно, эта закономерность справедлива не только для таёжной зоны. Ж.-Ф. Понж и соавторы [Ponge et al., 1999] отмечали более высокое богатство почвы в старовозрастном буковом лесу с развитым травяным покровом, чем без такового.

ем только микрофлоры, а у лиственных пород, входящих в состав верхнего яруса (дуб обыкновенный, клён остролистный, берёза, липа, осина) после года разложения в изолированном от педофауны состоянии листва сохраняет свою структуру, однако из неё вымывается намного больше минеральных и органических соединений, чем из хвои ели и сосны. Сам Н.Н. Степанов среди причин более быстрого высвобождения различных веществ из листопадных видов называет такую: «В течение зимы, под влиянием мороза, в листьях идут, по-видимому, процессы механического разрыва стенок клеток и различных полостей в них с освобождением их содержимого, сравнительно богатого легкорастворимыми минеральными соединениями. Об этом можно судить по тому, что первые воды, образовавшиеся от таяния нанесённого на воронки снега и прошедшие сквозь листву, содержат очень большое количество минеральных веществ у всех пород. За осень и зиму у многих пород вымывается 40–50% всех выносимых за год солей, а у бузины даже около 70%» [Степанов, 1940: 27].

Подробное влияние непосредственно на почву основных леосообразующих деревьев – ели, дуба, бука, и сопутствующих видов – ольхи чёрной, берёзы повислой, ивы козьей и рябины исследовано в Бельгии. На обеднённой почве, где ранее было выращено два поколения монокультуры ели, за 11 лет рНН₂O лесной подстилки под берёзой и рябиной повысился на 0,4 единицы, а обменные Ca²⁺, Mg²⁺, K⁺ под рябиной увеличились примерно в три раза (под участками ели это не произошло) [Carnol, Bazgir, 2013].

По мнению Л.Г. Чертова (1981 149): «особо благоприятное воздействие на почвы даже в таёжной зоне оказывают широколиственные породы (дуб, липа, клён, лещина), а также ольха серая: увеличивается содержание гумуса и азота, мощность А₁ и производительность леса (...) и даже изменяется процесс почвообразования от подзолистого к буроземному как на тяжёлых (...), так и на

2.7. Механизмы обеспечения оборота элементов питания в таёжной зоне без участия пирогенного фактора

лёгких породах (...). Характер изменения лесных почв в процессе возрастной динамики древостоев при смене лиственных пород хвойными и молодняков средневозрастными и спелыми заключается в процессах, противоположных влиянию лиственных пород: с возрастом древостоев происходит увеличение мощности и запасов подстилки».

Зависимость между общим плодородием местообитания и типом гумуса сформулировал О.Г. Чертов (1981: 19–20): «Если дренаж, порода и рельеф характеризуют уровень потенциальной продуктивности лесных земель, то тип гумуса является выражением актуального плодородия, итогом совместного воздействия всех экологических факторов, растительности и деятельности человека. Именно поэтому типам гумуса отвечают определенные экологические группы растений и типы леса (...). Однако этот признак – динамичный показатель, реагирующий на изменение лесной растительности и антропогенные воздействия».

Выше, в § 2.6., приведено мнение Дж.Ф. Грайма и Дж.Г. Ходжсона [Grime, Hodgson, 1987] об изменении в ходе вторичных сукцессий в лесах потерь или сохранения минеральных элементов питания.

Возможно, низкая устойчивость верхнего яруса ели на плакорах к экстремальным засухам [Войтехов, 2013; Манько, Гладкова, 2001, Морозов, 1930; Сукачёв, 1938] и последующее поражение её ослабленных экземпляров мико- и энтомовредителями (Маслов, 2010) способствуют в южнотаёжной и хвойно-широколиственной подзонах периодической смене «климаксных» ельников мелколиственными породами и большему участию разнотравья и подлеска, что способствует реабилитации почв и лесорастительных условий без пожаров (для этих подзон характерно снижение доли подзолистых почв и смена их дерново-подзолистыми [Добровольский, Урусевская. 2004]).

Более высокую энергию роста мелколиственных пород и элиминацию ими подроста сосны на богатых местообитаниях [Dehlin, 2006] в сочетании со свойством предотвращать низовые пожары можно также рассматривать как проявление выявленной Дж. Граймом [Grime, 1998] **функции фильтра** – способности видов, присутствующих в климаксных ценозах в качестве подчинённых, действовать на ранних стадиях их возобновления как фильтр выбора между различными возможными доминантами. В данном случае мелколиственные отдают предпочтение возобновлению темнохвойных, исключая формирование типов леса со значительным участием более гелеофильных пирогеофильных светлохвойных. Сложные ельники и иные сочетания темнохвойных и мелколиственных пород, видимо, наиболее приближающиеся к устойчивому климаксу типы леса таёжной зоны вне подзоны хвойно-широколиственных лесов.

В то же время берёза, а также, возможно, неморальное разнотравье, потребляющее больше азота, чем злаки и кустарнички бореальной свиты, являются весьма эффективными конкурентами семян ели (как и семян широколиственных пород), приводя к появлению у них признаков дефицита азота, в т.ч. на сравнительно богатых дерново-подзолистых почвах [Карпов, 1969]. В этом случае берёза проявляет классические свойства ингибитора сукцессии в смысле Дж. Коннела и Р. Слейтера [Connell, Slatyer, 1977] – торможение сукцессии по Клементсу.

Преодолению ингибирования сукцессии берёзой и возвращению господства хвойных могут содействовать веткоядные копытные, питающиеся преимущественно видами с высококачественным опадом (мелколиственными), что способствует успеху видов с более устойчивым опадом (темнохвойных), замедляющих круговорот элементов питания, особенно если быстрорастущие раннесукцессионные виды не могут выдержать сильное объедание из-за низкой доступности азота. Хвойные мо-

гут создать питательный режим, не подходящий для мелколиственных пород [Hobbie, 1992].

Дж. Пастор и соавторы [Pastor et al., 1993] на основе детального изучения поведения лосей и анализов почвы в Нацпарке Остров Рояль (штат Мичиган, США) пришли к выводам, что выборочное питание лосей листовыми породами и избегание ими хвойных изменяет состав и структуру сообщества, что, в свою очередь, может влиять на циклы элементов питания и продуктивность леса. Лоси препятствуют переходу всходов и подростов листопадных деревьев в первый ярус, способствуя переходу к доминированию ели, что снижает химическое качество опада. Смещение к ели, вызванное объеданием, в связи с более низкой потребностью в азоте, чем у листопадных растений, снижает общее поглощение азота растениями, увеличивая потенциальное выщелачивание ниже корнеобитаемой зоны, если минерализация азота превышает его поглощение.

По мнению И.Л. Перссон и соавторов [Persson et al., 2000], крупные фитофаги ускоряют, прежде всего, смены средних и поздних (древесных) стадий сукцессии, но могут замедлять ранние (травяные) стадии. Это, на наш взгляд, также может способствовать выщелачиванию в связи с обычно высоким на ранних стадиях содержанием в почве подвижных соединений азота, повышающих подвижность двух- и поливалентных катионов.

Более эффективный оборот элементов питания в хвойно-мелколиственных лесах (по сравнению с хвойными) отмечали также С.Е. Прескотт и соавторы [Prescott et al., 2000]. Среди приводимых ими факторов, стимулирующих разложение опада (в т.ч. хвои), – содержащиеся в листе легкоразложимые углеводы и корневые экссудаты мелколиственных пород обеспечивают энергией лигниноразрушающие грибы (на этот фактор обращали внимание также В.М. Семёнов и Б.М. Когут (2015)).

Другой возможный фактор – более богатое население детритофагов, необходимых для разрушения кутина, в подстилке мелколиственных [Ronge, 2003]. Кутикулы, первый очень устойчивый к микробиологической деградации барьер, который должно пройти разложение – сложный воскоподобный материал, покрывающий поверхность листьев и хвои и придающий им герметичность и стойкость к нормальной деградации микробами [Goci, Hedges, 1989]. По мнению А. Гальярдо и Ж. Мерино [Gallardo, Merino, 1993], доступность остальных органических материалов к проникновению грибных гиф и воздействию ферментов облегчается деятельностью микродетритофагов, механически разрушающих кутикулярные оболочки (исследования указанных авторов проводились, однако, на опаде не хвойных, а жестколистных пород). Е.В. Тегелаар и соавторы [Tegelaar et al., 1991] показали, что состав кутикул даже может контролировать сохранность растительных остатков в геологической летописи, а в обзорной статье Т.Н. Тейлора и Дж.М. Осборна [Taylor, Osborn, 1996] показано, что до Мелового периода грибы не проникали в кутикулу на поверхности листьев, поскольку, возможно, тогда кутикулы растений были просто слишком толстыми для проникновения гиф, или химический состав мог значительно отличаться в некоторых ранних группах растений.

Возможно, мелколистные деревья, кустарники и травянистые растения (не только из числа более эволюционно продвинутых, цветковых, но и споровые – папоротники [Miles, 1985]) являются «спарринг-партнёрами» темнохвойных, стимулируя биогенный оборот элементов питания и приближающими сообщества к климаксу без пирогенных циклов. Особенно это заметно в подзонах северной и крайне северной тайги, где, по приведённому выше определению Дж.Ф. Грайма и Дж.Г. Ходжсона «монопалистические тенденции потенциальных доминантов сдерживаются низкой продуктивностью» (в данном случае связанной с недостатком тепла), что позволяет берёзе сохраняться в разре-

2.7. Механизмы обеспечения оборота элементов питания в таёжной зоне без участия пирогенного фактора

женном первом ярусе, а также повышается продукция нижних ярусов (как отмечал В.Г. Стороженко (2017), представительство лиственных пород, в основном берёзы пушистой и осины, в составе подроста увеличивается по мере продвижения от южной к северной подзоне тайги от 1.9 до 15.8 %, т.е. возрастает в 8.3 раза). По нашим наблюдениям, под пологом климаксных ельников-черничников в подзоне крайней северной тайги (Интинский район Республики Коми) нередки даже нитрофильные представители разнотравья – иван-чай (*Chamaenerion angustifolium*), чемерица (*Tinctura Veratri*). Возможно, тенденции деградации почв и елью и реабилитации берёзой и разнотравьем здесь могут компенсировать друг друга даже в условиях, характерных для северотаёжной подзоны глееподзолистых почв (где длительный даже в автоморфных условиях поверхностный застой влаги может способствовать формированию¹ непосредственно под грубогумусной подстилкой осветлённого подзолисто-элювиально-глеевого горизонта [Добровольский, Урусевская, 2004]). Длительно-сезонные мерзлотные явления здесь могут защищать элементы питания в слое подстилки от вымывания в период таяния снега.

Однако процессы разложения древесины (более бедной элементами питания, чем листовая опад) в северной тайге намного медленнее, чем в южной тайге (могут достигать многих сотен – до тысячи лет) [Кожина, Семиколенных, 2013], и более вероятна её естественная пирогенная деградация.

Кроме пожаров и непосредственной гибели от засух циклические смены темнохвойных мелколиственными или разнотравьем

¹ Как отмечалось в книге Дендрология ... (Сукачёв, 1938: 67): «чем далее к северу расположена местность, тем менее значительно сказывается на покрове влияние древесной породы. Это, вероятно, в первую очередь, зависит от того, что к северу густота древесного полога, даже у холодовыносливых пород, становится менее значительной, и поэтому тем больше нивелируется травяной покров, который, как давно уже было известно, зависит в сильной степени от освещения под пологом леса».

могут обеспечиваться также вспышками численности насекомых, на что обращалось внимание, например, в обзоре И. Бержерона и соавторов [Bergeron et al., 1998]. Поскольку приводимые ими примеры относятся в основном к хвойно-широколиственной и южнотаёжной подзонам и регионам Северной Америки с океаническим климатом, эти вспышки могут быть также связаны с экстремальными засухами.

Таким образом, в хвойно-широколиственной и южнотаёжной подзонах, где экстремальные засухи периодически приводят к снижению сомкнутости эдификаторного яруса ели и формированию под его пологом более выраженных ярусов трав, кустарников или подростов листопадных видов, влияние пирогенного фактора может быть заменено альтернативным механизмом, связанным с разной чувствительностью разных видов (групп) эдификаторов к экстремальным погодным факторам. То же можно сказать и о северотаёжных лесах с постоянным присутствием берёзы в ельниках низкой сомкнутости, в которых, по данным А.Н. Громцева (2000), частота пожаров ниже, чем в среднетаёжной подзоне, где аутоэкологические факторы менее ограничивают монополистические тенденции ели (для средней тайги характерно наименьшее присутствие и участие в почвообразовательных процессах мелколиственных деревьев, подлеска и разнотравья [Добровольский, Урусевская. 2004]).

На эдификаторные способности ели оказывают влияние следующие её свойства: А.И. Толмачёв, отмечая (1954: 34), что «тенденция к выходу в первый ярус безусловно свойственна всем елоподобным без исключения», в то же время признавал: «условия большей части таёжной зоны отнюдь не являются особо благоприятными для развития темнохвойной тайги» [Толмачёв, 1954: 79]. При этом ели (как и другим эдификаторам темнохвойной тайги) менее, чем листопадным деревьям, свойственны некоторые приведённые выше, отмеченные Дж.Ф. Граймом и Дж.Г. Ходж-

соном [Grime, Hodgson, 1987] особенности, отвечающие за высокую конкурентоспособность: высокая морфологическая пластичность при дифференциации листьев и корней и короткие периоды жизни отдельных листьев, способствующие плавной регулировке распределения в пространстве поглощающих поверхностей («активных фуражиров») выше и ниже уровня земли, в богатые ресурсами зоны в неравномерно изменяющейся среде, созданной деятельностью растения и его конкурирующих соседей.

2.8. Взаимодействие сфагновых и импульсно-пирогенных сообществ

Сфагновые сообщества, видимо, являются наиболее специализированным примером основанной на развитии по модели толерантности сукцессионной стратегии до-сосудистых наземных растений в таёжной зоне, способной эффективно конкурировать с сукцессиями древесных растений, где единственным эффективным эволюционно выработанным средством преодоления ингибирования мхами сукцессии лесных экосистем на бедных почвах является также примитивный механизм – адаптация к пирогенному климаксу (рецидивному субклимаксу по С.М. Разумовскому, 1981), который можно считать примером циклической, с переменным успехом, модели ингибирования. Авторы понятия «экосистемные инженеры» [Jones et al., 1994] относили к их числу растения, способные регулировать воздействие таких аллогенных (с биоценотической точки зрения) факторов, как огонь. Адаптацию сосны к пирогенным циклам необходимо рассматривать как проявление её «очень широко расширенного» фенотипа – эволюционно выработанной способности ингибирования сразу двух возможных её смен – и темнохвойными («более эффективными в конфликтах»), и мхами («более эффективными в эксплуатации ресурсов»). Иными словами, сосна выработала стратегию ингибитора сукцессий и благоприятствования, и толерантности.

В условиях океанического климата на юго-западе Аляски (осадки 2800 мм в год), существенно снижающего вероятность пожаров и усиливающего промывной режим и оподзоливание почв, сфагновые болота являются финальной стадией сукцессии, сменяющей темнохвойные породы на прибрежных террасах Тихого океана через несколько тысячелетий после их поднятия в результате тектонических явлений над уровнем моря [Ugolini, Mann, 1979].

Исследования в подзоне крайней северной тайги Центральной Аляски в лесах с доминированием чёрной ели (*Picea mariana*) показали, что плотные кочки сфагновых мхов (*Sphagnum fuscum*, *S. rubellum*, *S. capillifolium*) могут оставаться влажными в периоды засух и низкого уровня грунтовых вод и не выгорать во время пожаров, в отличие от участков с доминированием перистых мхов (прежде всего, *Pleurozium schreberi*) и/или лишайников (а также более рыхлых ковров *Sphagnum angustifolium*). Например, при пожаре 2004 года сфагновые кочки потеряли около 20% органического вещества, а участки другой растительности наземного яруса, в т.ч. на более низких элементах микрорельефа – 45% [Shetler et al., 2008].

В условиях экстремальной олиготрофности болот Западной Сибири «главным лимитирующим фактором среды, почти полностью блокирующим начальную стадию возобновления сосны, являются фитоценоотические конкурентные отношения, а именно: тотальная "световая" конкуренция более быстро растущего, по сравнению со всходами сосны, сомкнутого сфагнового покрова» [Кочубей, 2017: 198–199].

Пирогенная стратегия эффективна, прежде всего, при преодолении ингибирования сукцессий сосудистых растений мхами или ухудшения плодородия почвы собственным опадом и в мезоили ксеросериях (некоторые ряды эдификаторов в пирогенно-циклических сукцессиях включают всего по одному виду деревьев

и мхов). Сфагны сформировали многовидовые ряды эдификаторов разной степени толерантности к бедности минерального питания в рамках гидросерии. В ряде случаев сфагны способствуют смене мезосерии на гидросерию (в бедных биогенами местообитаниях это происходит непосредственно, а на богатых – путём роста сфагновых болот вширь, – см., например, описание Ф.З. Глебова (1988)). Сукцессионная стратегия сфагновых мхов направлена на нарушение замкнутого круговорота биогенов путём блокирования и биогенного механизма утилизации фитомассы (и детритного, и пастбищного вариантов), и пирогенного. Пожары на сфагновых болотах (в т.ч. поверхностные, в ходе которых выгорают лишь ветошь кустарничков и кочки пушицы, аналогичные низовым пожарам в лесах) приводят к существенному улучшению продуктивности и древесного яруса на несколько десятилетий, и, в первые годы после пожара, сфагновых мхов – во втором случае это происходит в результате смены менее продуктивных олиготрофных видов на более продуктивные мезотрофные виды сфагнов [Войтехов, 2016]. В хвойных лесах в условиях умеренно-континентального климата следствием пожаров часто является заболачивание [Кощеев, 1955]. Но оба эти явления обратимы, спустя несколько десятилетий восстанавливаются допожарные биогеоценозы. Заболотившиеся гари на минеральном грунте обычно зарастают лесом [Кощеев, 1955], на гарях на сфагновых торфах торфогенез возобновляется по типу, близкому к исконному, что проявляется в накоплении видов торфа, предшествовавших пожару, причём достаточно быстро – в пределах жизни одного поколения леса [Ефремова, Ефремов, 2006].

Последние случаи можно охарактеризовать скорее как примеры неспецифического (не обусловленного эволюционно выработанными стратегиями эдификаторов) ингибирования сукцессий, либо как результат сложного взаимодействия многих потенциальных эдификаторов разнонаправленных сукцессий.

Однако при глубоком выгорании торфов, в т.ч. сфагновых, наряду с существенными потерями элементов питания может произойти радикальная смена биогеоценозов на более эвтрофные [Зайдельман и др., 2006], т.е. смена сукцессионного ряда и модели сукцессии.

2.9. Лишайниковые (беломошные) сосняки¹

Как особый случай следует рассматривать лишайниковые (беломошные) сосняки, которые, с одной стороны, обладают общей чертой с иными типами сосняков – регулярными низовыми пожарами [Санников, 1985, 1992; Кучеров, Зверев, 2012], с другой стороны – рядом собственных свойств.

Лишайниковые сосняки распространены от предлесотундры до южной степи [Санников, 1974], в северной части ареала свойственны наиболее сухим местообитаниям, где сосна наиболее конкурентоспособна из всех видов деревьев, однако сомкнутость древостоя обычно низкая, слой опада редко достигает 7 см. Сообщества особенно обычны в регионах с умеренно континентальным климатом, где сухая почва может сочетаться с высокой влажностью приземного воздуха, и в напочвенном покрове сухих песчаных либо скальных экотопов наиболее конкурентоспособными оказываются пойкилогидрические растения. Для лишайниковых сосняков (как и для некоторых вариантов брусничных) характерно подпологовое возобновление сосны [Кучеров, Зверев, 2012; Кучеров, 2015, 2018].

Геоботаниками описаны несколько ассоциаций, субассоциаций и вариантов лишайниковых сосняков, различающихся как продуктивностью древесного яруса, так и примесью иных древесных пород, присутствием в нижних ярусах разных видов лишай-

¹ Лишайникового типа бывают и лиственничники, и ельники, и иные леса, но информация по ним ещё более отрывочна, и они не включены в качестве объектов анализа.

ников, мхов, кустарничков, кустарников [Кучеров, Зверев, 2012; Кучеров, 2015, 2018], Материалов для широких обобщений о том, справедливы ли данные о влиянии лишайников на круговорот элементов питания, почвообразовательные и иные процессы в биогеоценозах для всех лишайниковых сосняков или только для некоторых их вариантов, связаны ли выявленные теми или иными авторами явления с влиянием лишайников, или лишайники просто занимают малопригодные для иных организмов ниши, сформировавшиеся под воздействием иных факторов (являются ли лишайники создателями или фитоиндикаторами), – недостаточно.

В частности, сообщалось, что лишайниковый покров стимулирует разложение опада (достоверно – сосновой хвои, статистически недостоверно, но заметна тенденция в этом направлении – других компонентов опада: шишек и веточек). Авторы данного исследования [Бакаева, Галанин, 1985] связывают данную тенденцию с выявленным ими увеличением равномерности водного и температурного режимов почвы под лишайниковым покровом, что обеспечивает лучшее развитие и более интенсивную деятельность грибов. По мнению указанных авторов, «лишайниковый покров в борах беломошных является очень важным компонентом экосистемы, регулирующим водный и температурный режимы почвы, препятствующим вымыванию минеральных элементов, способствующим более быстрому разложению опада и ускоряющим биологический круговорот. Накопление опада в борах с разрушенным лишайниковым покровом соответствует принципу Ле Шателье, который несомненно применим к экосистемам. В этом случае водорегулирующую функцию начинает выполнять мёртвый покров. Однако приближение к геохимическому равновесию при такой замене регулятора водного режима сопряжено с замедлением биологического круговорота и резким снижением продуктивности экосистемы. Мы наблюдали, что после разру-

шения ковра лишайников взрослые деревья и 3–4-летние особи сосны резко замедляют прирост, начинают усыхать и постепенно погибают» [Бакаева, Галанин, 1985: 29–30].

На снижение контрастов температуры и влажности под покровом лишайников обращали внимание и финские авторы, сравнивавшие в Лапландии северотаёжные лишайниковые сосняки, подвергшиеся экстремальной пастбищной нагрузке северных оленей, и лишайниковые сосняки, защищённые ограждениями от пастбы оленей [Vägre et al., 1996]. В то же время, по данным исследований в северной тайге Западной Сибири, поверхность почвы под лишайниково-кустарничковыми сосняками прогревается быстрее за счёт непосредственного солнечного прогрева в условиях редколесий, чем под более сомкнутыми темнохвойно-лиственничными и темнохвойно берёзовыми лесами [Махатков, Ермолов, 2019].

В.Ю. Нешатаев (2017) рассмотрел представления разных авторов о положении лишайниковых сосняков в сукцессионных системах (что они являются заключительной стадией сукцессии, временной послепожарной стадией сукцессии сосняков-зеленомошников, и что обе точки зрения могут быть верны применительно к тем или иным конкретным объектам) и поддержал первую из перечисленных точек зрения, однако нам более верной представляется последняя версия.

А.А. Листов (1974) на основании результатов своих исследований пришёл к выводу, что в сосняках лишайниковых условия освещения и режим влажности почвы не являются ведущими факторами резкого замедления ростовых процессов подроста сосны под пологом материнских древостоев, а значительное угнетение роста сосны обуславливает напряжённая корневая конкуренция за азот и другие элементы питания в связи с их острым дефицитом в почве, и в подзоне северной тайги дефицит элементов питания в песчаных почвах лишайниковых сосняков должен

быть более значительным, чем в южной. Косвенно этот вывод подтверждается исследованиями И.Н. Кутявина и А.В. Манова (2019), отметившими значительное увеличение прироста молодняка сосны при исключении конкуренции – после ветровала, по сравнению с фоновым (не нарушенным ветровалом).

По данным Т.Ю. Толпышевой (2005), лишайники выделяют целлюлозолитические ферменты, принимают непосредственное участие в первичных процессах деструкции коры и древесины, учитывая массовый характер произрастания лишайников, это воздействие имеет биоценотическое значение. Однако разные виды лишайников могут создавать среду, благоприятную для развития одних видов грибов и подавлять или сдерживать развитие других, следовательно, опосредовано, через микобиоту, лишайники могут также затормозить или ускорить процесс разложения опада. Лишайниковые кислоты оказывают аллелопатическое воздействие на прорастание семян сосны и спор мхов.

Также высказывалось мнение о противодействии лишайников развитию микоризных грибов на корнях сосны, и что уменьшение покрова лишайников из-за пастбы северных оленей может увеличить степень микоризной колонизации [Helle, Aspi, 1983].

В условиях северной тайги (Мурманская обл.) разложение опада в лишайниковых сосняках в два раза медленнее, чем в сосняках бруснично-зеленомошных, что может объясняться характерной для них общей бедностью и сухостью условий. При этом накопление подстилки в лишайниковых сосняках происходит медленнее в связи с общей низкой продуктивностью сосны (по сравнению с брусничными и черничными в 2–4 раза) [Никонов, 1986].

Также есть указания на отличия процессов оподзоливания между участками с хорошо развитым и участками с разрушенным лишайниковым покровом: «Ковер лишайников заметно влияет на содержание калия и фосфора, а именно: приводит к накоплению

этих элементов в почве, увеличивает кислотность, содержание гумуса. Под лишайниками изменяется и механический состав почвы – накапливается мелкая фракция, что несомненно связано с изменением водного режима» [Бакаева, Галанин, 1985: 26].

При изучении формирования почвенного профиля подзола иллювиально-железистого маломощного песчаного в сосняке брусничном и поверхностно-подзолистой песчаной почвы в сосняке лишайниковом, авторы другого исследования пришли к выводу, что образование двух видов подзолистых почв происходит в результате различной интенсивности процессов обмена веществ в исследуемых биогеоценозах, и наиболее существенные различия в обеих почвах прослеживаются в количестве органического вещества, мигрирующего по почвенному профилю. В подзоле иллювиально-железистом воздействие органического вещества на минеральную часть почвы значительно интенсивней, чем в поверхностно-подзолистой почве [Стрелкова, Морозова, 1979]. Однако вывод о том, связаны ли указанные различия в почвообразовательных процессах с непосредственным влиянием лишайников или, например, различиями в продуктивности древесного яруса или исходными геоморфологическими различиями изучаемых объектов, требуют дополнительных подтверждений (по данным обзора Т.Ю. Толпышевой (2005), в сосновых лесах эпигейные лишайники являются индикаторами литологического состава поверхностных отложений и механического состава почв). Таким образом, имеются точки зрения, позволяющие считать эпигейные лишайники ещё одной группой экосистемных инженеров (создификаторов), пытающиеся придать циклам биогенных элементов на наиболее бедных сухих местообитаниях отдельные черты (тенденции), свойственные модели благоприятствования – замкнутый оборот элементов питания без участия пирогенного фактора, снижение оподзоливания, но для окончательных выводов на этот счёт недостаточно полевых данных.

2.10. Иные модели

В литературе предлагался ещё ряд моделей сукцессии. Наиболее известна **«модель нейтральности»** (*neutrality model*), предложенная Д. Боткиным [Botkin, 1981], трактуемая как популяционный процесс смены видов, различающихся своими жизненными циклами, но не оказывающими заметного воздействия на среду и внедрение новых видов. Как справедливо замечает Б.М. Миркин (1985), «хотя Боткин иллюстрировал свою модель лесной сукцессией, но в целом такого рода сукцессии, видимо, наиболее характерны для злаковников и пустынных сообществ, где отсутствуют сильные средообразователи-конкуренты, относящиеся к К-стратегам».

О.В. Смирнова и Н.А. Торопова (2008) предложили – **«модель насыщения»** (*saturation model*), «основной механизм которой – спонтанная средопреобразующая деятельность ключевых видов разных трофических групп». В более поздней работе с участием указанных авторов [Смирнова и др., 2010: 30] сказано: «Модель благоприятствования можно рассматривать как упрощённый вариант модели насыщения. Упрощение состоит в том, что в ней не учитывается возрастание гетерогенности среды. В результате основным типом взаимоотношений считается конкуренция за ресурс, приводящая к резкому снижению видового разнообразия в климаксовом сообществе».

Не отрицая заслуг данных авторов в развитии популяционно-го подхода к изучению сукцессий и их стремление учесть в сукцессионной модели участие гетеротрофов и животных, механически перемещающих фрагменты компонентов среды, нельзя согласиться с их утверждением [Смирнова и др., 2010: 30]: «Модели толерантности и ингибирования объясняют лишь отдельные этапы развития фитоценоза (растительного сообщества, т.е. образованной растениями подсистемы в составе биогеоценоза), анализируемые в отрыве от экосистемных процессов в целом».

Использование этих представлений для объяснения хода аутогенной сукцессии в экосистемах нецелесообразно, поскольку при этом неправомерно переносят понятия, разработанные для одного класса объектов (фитоценозов) на другой класс (экосистемы)».

С этих позиций сукцессии сфагнов и их взаимоотношения с лесными экосистемами – «внеэкосистемные» процессы.

В этой связи стоит напомнить мнение П. Джиллера (1988: 109): «Область с более широким спектром доступных ресурсов ... может содержать больше ниш, а следовательно, обеспечивать существование большего числа видов, чем область с более узким спектром ресурсов», а адаптация к экстремальности условий по одному фактору сопровождается увеличением широты экологических амплитуд по другим факторам. Ю. Одум (1975) указывал, что регулирующая роль в сообществах с экстремальными условиями распределена между меньшим числом видов.

Р.Г. Уиттекер призывал к осторожности в отождествлении разнообразия наземных растительных сообществ с их продуктивностью, поскольку продуктивность отражает степень использования ресурсов (приводя примеры, иллюстрирующие сформулированные позже Дж.Ф. Граймом и Дж.Г. Ходжсоном [Grime, Hodgson, 1987] и М. Бигоном и соавторами (1989) закономерности, что биоразнообразие достигает максимума в коридоре промежуточных значений, выше которых при доминировании небольшого числа устойчивых видов обычно падает, либо в условиях нестабильной среды (см. § 2.1)), но при этом указывал: «широколиственные листопадные леса в среднем заметно богаче видами, чем вечнозелёные хвойные леса в сходных условиях среды. Тип доминантных видов, определяющих характер листового опада и химический состав органического вещества почвы, значительно влияет на видовое разнообразие наземных растительных сообществ» [Уиттекер, 1980: 115].

На наш взгляд, увеличение гетеротрофности среды и био-разнообразия в многоярусных сообществах – следствие эффективности эдификаторов и свит их консортов сукцессии по модели благоприятствования в регионах с оптимальным соотношением тепла и влаги. О.В. Смирнова и Н.А. Торопова прямо указывают (2008: 130), что модель благоприятствования ведёт к «постоянно-му увеличению экологической ёмкости экосистемы и, как следствие, к возрастанию экологического и таксономического разнообразия», и именуют модель насыщения «модификацией модели» благоприятствования. Речь идёт не о конструировании новой модели, а о переименовании уже известной ранее на основе частного (популяционного), подхода к её изучению, применительно к наиболее эффективному её варианту.

Возможно однако, что большее разнообразие древесного яруса в ряде случаев связано с явлением, выявленным Дж.А. Беннеттом и соавторами [Bennett et al., 2017]: поскольку в любых биоценозах накапливаются видоспецифические патогены, а эктомикоризы лучше способствуют защите корней всходов от патогенов, чем арбускулярные микоризы, это затрудняет возобновление арбускулярно-микоризных деревьев под пологом своего вида, что, в свою очередь, способствует большему видовому разнообразию в древостоях, а укоренение всходов эктомикоризных растений под пологом своего вида происходит более успешно. Это явление можно рассматривать как частный случай выявленной Дж.Ф. Граймом и Дж.Г. Ходжсоном [Grime, Hodgson, 1987] тенденции, связанной с ограничением физическим ущербом монополистических тенденций эдификаторов, связанных с арбускулярными микоризами (в целом, данная тенденция, видимо, не характерна для таёжной зоны, в которой арбускулярно-микоризные виды деревьев если и присутствуют, но не занимают эдификаторные позиции, и их монополистические тенденции сдерживаются низкой конкурентоспособностью в условиях бореальной зоны).

Более целесообразным видится выстраивание континуума моделей сукцессий, направляемых сильными эдификаторами – благоприятствования, ингибирования, толерантности – с переходными подтипами в зависимости от эффективности «работы» эдификаторов (и свит их консортов), которая определяется как их эволюционно выработанными средопреобразовательными способностями, так и условиями абиотической среды.

2.11. Континуальный ряд типичных сообществ таёжной зоны, направляемых сильными эдификаторами

В качестве попытки создания системы моделей можно привести предложенную Б.М. Миркиным и Л.Г. Наумовой (2014) **полимодельную концепцию растительного сообщества**, отражающую влияние комплекса факторов на состояние растительности (хотя и не охватывающую всё разнообразие таких факторов и моделей): «*Абиотическая S-модель* представляет растительные сообщества пациентов ... экстремальных условий». ... «*Биотическая S-модель* соответствует сообществам верховых болот, где крайняя олиготрофность и низкие значения реакции среды ("почвенного раствора") связаны с деятельностью главного *эдификатора*-ценообразователя – сфагновых мхов». ... «*C-S-модель* – это лесные сообщества, в которых сочетаются виоленты – деревья и пациенты – травы, мхи или лишайники». ... «*G-B-модель* – это сообщества степей и саванн, где особенно важную роль играют крупные животные-фитофаги (она названа по первым буквам слов "graser" и "brouser", соответственно травоядных и веткоядных животных). При уменьшении влияния фитофагов эти сообщества деградируют: саванна замещается ксерофильным редколесьем, а степи – сообществами степных кустарников». «*C-R-S-модель* – это сообщества вторичных злаковников, для которых умеренное нарушение (выпас, сенокосение) является обязательным фактором поддержания стабильности». «*R-модель* – сообщества, обязательным условием

существования которых являются нарушения» (сегетальные, рудеральные группировки и первые фазы колонистов).

Три модели данной концепции рассматривают роль нарушений в поддержании травяных сообществ. В то же время не уделяется внимания локальным нарушениям и различным формам мутуализма как для поддержания климаксных разновозрастных лесов в рамках С-S-модели (на чём делают акцент О.В. Смирнова и её соавторы (2008, 2010), да и правомерно ли вообще объединять все леса в одну модель?), так и в иных типах сообществ.

Характерные для таёжной зоны эдификаторы по способностям и механизмам повышения или снижения богатства энтопия доступными элементами-биогенами можно разделить на три группы: 1) снижающие богатство энтопия – сфагновые мхи; 2) активно перемещающие биогенные элементы на поверхность субстрата, но формирующие трудноразложимый гетеротрофами опад и нуждающиеся в пирогенных циклах либо циклических сукцессиях с участием мелколиственных древесных пород либо увеличения роли травяного яруса для высвобождения содержащихся в нём элементов – хвойные (возможно, за некоторыми исключениями, см. ниже), а также являющиеся эдификаторами начальных стадий некоторых сукцессий – кустарнички (вересковые и представители ряда других семейств); 3) активно перемещающие биогенные элементы на поверхность субстрата и формирующие легкоразложимый гетеротрофами опад – листовенные. Только к господству последних в полной мере применимо понятие климакс, который формируется только за пределами таёжной зоны.

По тенденциям повышения или снижения богатства местообитаний элементами питания и эффективности обеспечения или нарушения их замкнутого оборота широко распространённые биогеоценозы плакоров таёжной зоны Европейской части России, управляемые сильными эдификаторами, можно выстроить в следующий ряд:

1.	дистрофные сфагновые болота, подчинённые элементы дополнительных систем которых представлены ультрапатентами	<i>Толерантность</i> ↑
2.	олиготрофные сфагновые болота, подчинённые элементы которых представлены цветковыми, замедляющими их переход в дистрофную стадию	
3.	переходные болота	<i>Взаимное ингибирование тенденций благоприятствования и толерантности</i>
4.	сосняки с пирогенным оборотом биогенов не реже одного раза в одно поколение эдификатора	
5.	простые ельники с эпизодическим пирогенным оборотом биогенов	<i>Благоприятствование</i> ↓
6.	сложные ельники и иные темнохвойно-листопадные леса	

В той или иной мере могут быть редуцированы в условиях морского климата пирогенные варианты, а при континентальном климате – 6-й вариант этого ряда.

2.12. Сравнительная характеристика эдификаторной роли разных видов хвойных

Выше мы рассматривали ель в качестве эдификатора заключительных стадий сукцессии в таёжной зоне как наиболее изученного, в т.ч. с участием зарубежных авторов.

Положение в данном ряду других видов из числа хвойных, в т.ч. эдификаторов, имеющих не столь широкие как сосна и ель ареалы, образующие значительные по площади сплошные древостои в основном в горных или резко континентальных условиях, либо на отдельных элементах рельефа, заслуживает отдельного внимания.

Например, по данным, содержащимся в обзоре Дж. Майлса [Miles, 1985], подкисление и оподзоливание почвы не происходят под пихтой (*Abies alba*), опад лиственницы европейской (*Larix decidua*) оказывает «небольшое по сравнению с елью обыкновенной», а можжевельника (*Juniperus communis*) – «нейтральное воздействие по сравнению с сосной», не создаёт ни сильно развитые слои мор, ни подкисление поверхности почвы.

Возможно, нейтральное воздействие можжевельника по сравнению с сосной, связано с тем, что в отличие от большинства хвойных таёжной зоны, можжевельник образует не эктомикоризы, а арбускулярные микоризы, и, в целом, его микоризно-ассоциированная экономика элементов питания соответствует «неорганическому» варианту (см. §3.2).

Характерные для таёжной зоны можжевельник обыкновенный и можжевельник сибирский не формируют сомкнутых зарослей на больших площадях, и по воздействию на почву их опада имеются лишь отрывочные сведения, не дающие оснований для серьёзных обобщений. Наши исследования в микрокосме свидетельствуют о более быстром разложении опада можжевельника по сравнению с опадом других хвойных, что сопровождается подкислением минерального слоя [Войтехов. 2018b,c].

Мнение А.Г. Дюкарева (2005) о воздействии на почвы кедра сибирского приведено выше. Оценки воздействия на почву опада пихты и лиственницы оценки зачастую противоречивы.

В качестве начала обзора аутоэкологических характеристик хвойных Евразии приведём характеристики ареалов этих видов в пределах таёжной зоны России, отмеченные Т.К. Юрковской (2008). Она замечает, что в Европейской части России в составе древостоя еловых и берёзово-еловых предтундровых редколесий и еловых лесов, расположенных в крайнесеверной тайге представлена елью сибирской (*Picea obovata*) либо гибридом ели европейской и ели сибирской (*P. × fennica*), что связывается с

большей морозоустойчивостью ели сибирской. «Но на севере средней и юге северной тайги Карелии, где господствующей породой в ельниках является *Picea abies*, *P. obovata* и даже *P. x fennica* встречаются преимущественно в заболоченных типах леса, там, где экологические позиции у *Picea abies* слабы» [Юрковская, 2008: 355].

Согласно нашим исследованиям (Войтехов, 2018b;c), опад хвои ели сибирской менее предпочтителен, чем хвои ели европейской, для одного из наиболее далеко проникающих в таёжную зону подстилочно-почвенных видов червей *Lumbricus rubellus* (подробнее см. § 3.3), и смена господства ели европейской елью сибирской приблизительно совпадает с ареалом сибирского вида дождевого червя *Eisenia nordenskioldi*, что может свидетельствовать о разных свитах консортов разных форм ели.

«Секторная (долготная) дифференциация подчёркивается и появлением на востоке европейской части России бидоминантных еловых лесов, с участием пихты, местами кедра, а за Уралом чистые ельники практически выклиниваются на северо-западе Западной Сибири. Далее в пределах Западной Сибири распространены бидоминантные насаждения – пихтово-еловые и кедрово-еловые. В континентальных регионах Сибири ... господство переходит к светлохвойным лиственничным лесам. Помимо континентальности восточная граница еловых лесов связана с распространением вечной мерзлоты. Лиственничные редколесья образуют уже в Западной Сибири северную границу леса, еловые редколесья формируют границу только на севере Русской равнины, уступая свои позиции берёзовым предтундровым редколесьям на западе России (Кольско-Карельский регион). ... Еловые леса Дальнего Востока полностью изолированы от западных ельников.

Дальневосточные еловые леса с *Picea ajanensis*, как правило, олигодоминантные: пихтово-еловые и пихтово-кедрово-еловые

(*Picea ajanensis*, *Abies nephrolepis*, *Pinus koraiensis*) встречаются как на равнинах в южной тайге и подтайге, так и в горах.

Пихтовые леса в России сосредоточены преимущественно в центре страны – в южной тайге Западной Сибири и западе Центральной Сибири, а также в горах Южной Сибири. Доминирующим видом в этих лесах является *Abies sibirica*. Если ареал ели и еловых лесов на территории России практически почти идентичны, то пихта появляется на Русской равнине задолго до того как начинает играть заметную роль в древостое лесных сообществ. ...

... массивы пихтовых, елово-пихтовых и кедрово-пихтовых лесов на равнине сосредоточены в южной тайге Западной Сибири и в Средней Сибири, где они расположены на равнине южнее нижнего течения Ангары. ... Леса с доминированием *Abies sibirica* или её участием в олигодоминантных лесных сообществах особенно характерны для гор Южной Сибири (Алтае-Саянская горная область).

... На Дальнем Востоке елово-пихтовые леса с участием корейского кедра (*Abies nephrolepis*, *Picea ajanensis*, *Pinus koraiensis*) встречаются на равнинах и в горах. На равнинах они представлены южнотаёжными и подтаёжными типами лесов, в горах формируют растительный покров горно-таёжного пояса.

Кедровые леса России обычно связывают с доминированием сибирского кедра (*Pinus sibirica*). ... Фитоценотический оптимум этих лесов очень близок к пихтовым лесам, сформированным пихтой сибирской, часто они ... образуют олигодоминантные насаждения. Но сибирский кедр экологически гораздо более пластичный вид, он переносит повышенное увлажнение, растёт и на вечномерзлых грунтах. Так, он часто встречается на верховых и бугристых болотах Западной Сибири и таким образом в сравнении с пихтой идёт значительно дальше на север. И долготный диапазон кедра и кедровых лесов иной. Западная граница его ареала проходит значительно восточнее пихты. Крайние запад-

ные пределы распространения кедра связывают с Притиманьем (Республика Коми). В Предуралье он уже образует насаждения, но сначала встречается только в заболоченных типах леса. В отличие от пихты он приурочен на западе своего ареала не только к средней, но и к северной тайге. Максимальное сосредоточие кедровых лесов находится в Западной Сибири и горах Южной Сибири. В отличие от пихты, крупные массивы редкостойных олигодоминантных лесов с участием ели и лиственницы сибирский кедр образует в северной тайге на западе и востоке Западной Сибири. В средней тайге встречаются то елово-кедровые, то кедрово-еловые леса. И только в южной тайге он обычно уступает доминирующую роль пихте в кедрово-елово-пихтовых лесах» [Юрковская, 2008: 355–356].

Лиственница, систематика форм которой, как и ели, довольно запутана, занимает большие площади в условиях континентального климата, участки с очень различными по обеспеченности элементами питания и увлажнения условиями, формирует фитоценозы (типы леса) от лишайниковых до богатых травяных [Рысин, 2013]. И.Б.Кучеров (2015) также относил лиственницу к видам с широкой амплитудой по градиенту механического состава (а значит, и богатства – *М.В.*) почвы. Основным фактором, определяющим успех лиственницы в сравнении с другими хвойными, можно назвать климат: лиственничники названы как наиболее толерантные к экстремально холодным условиям зимнего времени, критическим условиям дефицита влаги в зоне вечной мерзлоты и, в целом, континентальности климата среди лесных сообществ Северной Евразии [Крестов, Омелько, 2008], на крайней северной границе ареала лиственница представлена стланниковыми формами [Николин, Якшина, 2019].

Как явствует из описаний Н.В. Дылиса (1981), встречающиеся в России формы лиственниц сочетают признаки эксплерентов благоприятных условий и эдафопатентов (по Т.А. Работнову

(1985)), образуют коренные чистые (или почти чистые) древостои только в местах, непригодных для развития других древесных растений (где говорить о ценовиолентности или ценопатентности не имеет смысла), местами уступая даже сосне (разные формы лиственниц адаптировались к разным экстремальным условиям: мерзлоте – лиственница даурская, в меньшей степени – другие формы; заболачиванию – лиственницы камчатская, даурская, амурская, сибирская; сухости воздуха и неустойчивому увлажнению почв лесостепи, высокогорий и крутых склонов речных долин – лиственницы Сукачёва, сибирская). Однако, в этих рефугиумах (кроме лесостепи) лиственница не достигает высокой продуктивности, формируя в других регионах наиболее производительные древостои в первом поколении после пожаров, сменяя темнохвойные породы. В то же время некоторые формы лиственниц в благоприятных условиях водно-минерального питания (в культурах) превосходят по росту в высоту и по диаметру как сосну, так и ель. Например, лиственница Сукачева в 30–40 лет превосходит ель почти в 2 раза, сосну в 1,4 раза.

Нижние ярусы под пологом лиственницы формируются широким спектром экологических групп – от боровых и олиготрофных до елово-кисличной, неморальных и сорно-залежной карбонатной (свит, по классификации А.А. Ниценко, 1969). Также широк и диапазон почв, на которых, по описаниям Н.В. Дылиса, встречаются коренные лиственничники: от олиготрофных торфяных и подзолистых, в т.ч. огленных, до карбонатных черноземовидных.

По мнению Н.В. Дылиса: «Влиянием на среду обитания лиственница сибирская резко отличается от других хвойных Сибири и в некотором отношении сближается с лиственными породами тайги. В сравнении с кедром, елью, пихтой и сосной древостои лиственницы сибирской гораздо слабее трансформируют световой поток, проникновение осадков, силу ветра, влажность и тепло

воздуха. Если вечнозеленые хвойные трансформируют свою внутреннюю среду равномерно в течение всего года, лиственница благодаря листопадности воздействует по-разному летом и зимой. Лиственничные древостои почти не задерживают снег на кронах и к весне запас снеговой воды в них на 20% выше, чем в соседних сосняках, не говоря уже о древостоях темнохвойных пород. Жидкие осадки задерживаются кронами лиственницы также в меньшей степени. Суммарно за сезон в хорошо сомкнутых древостоях количество задержанных осадков в лиственничниках редко превышает 15%, тогда как в еловых лесах при той же массе осадков задерживается до 40%. Соответственно этому почвы в лиственничниках лучше увлажняются как от снеговых вод, так и от летних осадков.

Своеобразно проявляется влияние лиственницы на биохимию почвы через опад и корневые выделения. Подстилка в лиственничных лесах, основу которой образует ежегодно опадающая хвоя, в отличие от высокофитонцидных подстилок еловых и сосновых лесов имеет невысокую токсичность и слабо подавляет бактериальную активность, особенно в нижних слоях подстилки. Поэтому она интенсивно заселена сапрофитными микроорганизмами, количество которых в 4–6 раз превышает количество их в подстилках ельников и сосняков в сходных условиях местобитания и способствует более энергичному разложению органических веществ и возврату в почву ряда минеральных веществ. В этом отношении лиственница сибирская опять-таки ближе примыкает к лиственным породам, чем к хвойным лесам» [Дылис, 1981: 37–38].

«В неповрежденных пожарами лиственничниках в горнолесном поясе лесная подстилка мощная и запасы её достигают многих десятков тонн на 1 га (в районе исследований до 160 т/га). Она обычно многослойная, в нижней части полуотторфованная, очень влагоемкая и, поглощая значительную часть осадков, гасит

поверхностный сток, переводит поступающую воду постепенно в глубь почвы, во внутриводосборный сток. На вырубках с полуразрушенной подстилкой даже при слабых дождях поверхностный сток хорошо выражен и заметно превышает сток под пологом леса. Вместе с водой с поверхности почвы выносятся в 8–12 раз больше твердых частиц, чем за то же время с поверхности почти нетронутого леса. Почвозащитные свойства лиственничного леса особенно ярко проявляются на водосборах концентрированных рубок. В таких местах твердых частиц выносятся в реки в 40–90 раз больше, чем на хорошо облесенных бассейнах» [Дылис, 1981: 39].

В этом описании Н.В. Дылис не говорит об участии в формировании фитоценоза других древесных растений, кустарников, трав, кустарничков, опад которых может существенно влиять на накопление подстилки и её разложение. Сама лиственница, подобно другим хвойным, формирует микоризу. По наблюдениям на Урале, чем сильнее микориза развита на корнях лиственницы, тем лучше растёт она как в высоту, так и по диаметру [Возяков, 1967, Дылис, 1981].

Разнообразие влияния лиственницы на почвы, подпологовую растительность и её сукцессии иллюстрируют довольно подробные сравнительные исследования, проведённые в искусственном, созданном несколькими столетиями ранее насаждении лиственницы – в Линдуловской роще на границе средне- и южнотаёжной подзон в Карелии (вне её современного природного ареала).

Согласно описаниям Линдуловской рощи А.А. Ниценко (1959), в травяном ярусе под пологом лиственницы резко преобладали мезофиты, прежде всего дубравные и «полудубравные» виды (растения, утратившие в условиях севера прямую связь с широколиственными ассоциациями, но являющиеся показателями богатых

почв – вейник лесной, костяника, ветреница, ландыш, орляк)¹. При этом с возрастанiem участка ели во втором подъярусе древостоя роль дубравных элементов в фитоценозе уменьшается. Под лиственницей, по данным А.А. Ниценко (1959: 1255), «произошло интенсивное расподзоливание почвы и превращение её из сильно оподзоленной в дерновую».

Ельники, примыкающие к Линдуловской роще, представляли собой однообразные черничники, где черника покрывала 50–70% площади, из остальных видов довольно обилён луговик извилистый. Моховой ковёр покрывал до 90% поверхности почвы и состоял из типичных мхов елового леса с пятнами кукушкиного льна, иногда сфагнума. Почвы, в отличие от лиственничников, сильно оподзоленные – мощность гумусового горизонта 7–8 см, а подзолистого 12–13 см, причём он почти белого цвета и резко выделяется. Горизонт вымывания тоже ярко выражен и отличается интенсивной ржавой окраской (в лиственничнике он палевый) [Ниценко, 1959].

Сравнительное исследование по воздействию на круговорот элементов питания 240-летнего на тот момент насаждения лиственницы Линдуловской рощи и сосняка зеленомошно-черничного со вторым ярусом из ели на морене, перекрытой водно-ледниковыми песчаными наносами, мощностью свыше 1,5 м, было проведено примерно 10 годами позже Б.Ф. Говоренковым (1972, 1973). Его данные свидетельствуют, что лиственница сибирская возвращает в почву элементов минерального питания значительно больше, чем ель и сосна в тех же условиях, т.е. имеет высокую почвоулучшающую способность². «Азота в хвое лиственницы со-

¹ Сходный состав напочвенного покрова в массиве с преобладанием лиственницы Сукачёва в резервате на западном пределе её современного естественного ареала (Верховажский район Вологодской области) описан С.Е. Грибовым (2015).

² М.Е. Ткаченко (1952: 159) также считал, что «лиственница среди хвойных занимает особое место и относится к породам почвоулучшающим».

держится больше, чем в хвое и листьях основных лесобразующих пород таёжной зоны, зоны смешанных и широколиственных лесов, больше, чем в большинстве травянистых растений напочвенного покрова в этих лесах» [Гворенков, 1972: 107]. Отношение подстилки к опаду, характеризующее скорость разложения подстилки, равно 3 в лиственничнике и 25 в сосняке. Для почв и сосняка, и лиственничника характерно наличие под подстилкой подзолистого горизонта мощностью 2–3 см. Почвы лиственничника менее кислы в верхней части профиля, сильнее насыщены основаниями и морфологически менее оподзолены, чем почвы сосняка. Интенсивность обмена зольных элементов в годичном цикле круговорота в лиственничнике вдвое выше, чем в сосняке. Основным аккумулятором зольных элементов и азота, извлеченных из почвы растительностью и связанных с органическим веществом, в лиственничнике является фитомасса. В сосняке большая часть этих элементов, особенно азота, фосфора, сосредоточена в подстилке. Лизиметрические исследования и построенный на их основании с учётом поступления из атмосферы ориентировочный баланс элементов в годичном цикле круговорота по подстилке показывают, что естественное насаждение сосны гораздо лучше противостоит выносу элементов в результате водной миграции в нижележащие менее корнеобитаемые горизонты почвенного профиля, чем искусственный лиственничник. По классификации Л.Е. Родина и Н.И. Базилевич (1965) круговорот элементов в сосняке может быть отнесен к группе кальциево-азотных низкозольных малопродуктивных застойных ($B_5O_3In_2Z_2$). Круговорот элементов в искусственном лиственничнике может быть охарактеризован как кальциево-азотный среднезольный среднепродуктивный заторможенный ($B_{10}O_5In_6Z_{4-5}$). Под пологом лиственничника развился покров из ветреницы дубравной. В сосняке ветреница отсутствует, а имеется напочвенный покров из зелёных мхов, черники, луговика [Гворенков, 1972, 1973].

Ранее Д.И. Товстолес [1907, цит. по А.А. Ниценко, 1959], описывая Линдуловскую рощу, отмечал господство черники, брусники и злаков; из чего можно заключить, что в то время процесс вытеснения таёжных элементов ещё далеко не закончился, хотя мезофильные злаки уже появились в роще и достигли заметного обилия.

На другом – крайне северо-восточном краю ареала лиственниц (Магаданская область) после сильных нарушений (в рассматриваемом случае – рубок) быстрее других восстанавливаются наиболее продуктивные лиственничники травяные. Самый длительный период восстановления – у лиственничников лишайниковых, развивающихся в экстремальных эдафических условиях. При этом позиции разнотравья в ходе сукцессии сохраняются, прежде всего, в более увлажнённых припойменных биотопах, а в более сухих на фоне разнотравья усиливаются позиции зелёных мхов. Наиболее заметны эдификаторные позиции лиственницы в наиболее сухих местообитаниях, где происходит самоизреживание древостоя, на фоне которого под пологом наблюдаются усиление позиций создэдификатора – кедрового стланника, а также кустарниковых видов берёз, а в самых сухих участках – лишайников, что свидетельствует об иссушении почвы эдификаторным ярусом. В лиственничниках сфагновых после пирогенных нарушений по мере сукцессии возрастает эдификаторная роль сфагнума. В более богатых элементами минерального питания лиственничнике осоково-кустарничково-сфагновом эдификаторные позиции лиственницы сохраняются дольше [Москалюк, 2008].

По мнению Б. Ульриха [Ulrich, 1987] и Ж.Ф. Понжа [Ponge, 1998], в Альпах горные леса лиственницы европейской производят трудноразложимый опад, по способности оподзоливания почвы близкий к опадку сосны и ели. Оподзоливание почвы под культурами лиственницы отмечал и Н.П. Ремезов (1953).

По данным исследований в Приамурье, в лиственничной тайге после пожаров в напочвенном покрове биомасса брусники в 2,6 раза превышает биомассу трав, а в контрольном лиственничнике биомасса трав превышала биомассу брусники примерно в 1,5 раза, при этом содержание азота в хвое самой лиственницы через 10 лет после низового пожара выше в 1,5 раза, а в опаде травяно-кустарничкового яруса снижено, и суммарное поступление азота в пройденном пожаром лиственничнике в 1,4 раза ниже, чем в контрольном (общее поступление опада после пожара, с учетом опада сопутствующих листопадных пород и части самой лиственницы, снижается более, чем в 2 раза) [см.: Брянин, Абрамова, 2017 и ссылки в этой статье]. Возможно, оподзоливание почв под лиственницей вызывается не её собственным опадом, а возрастанием роли кустарничков в фитоценозе.

По несоответствию сукцессии и климакса классическим моделям Ф.Е. Клементса лиственничники можно сравнить с сообществами американского пионерного (темнохвойного) вида — дугласии, (*Pseudotsuga menziesii*) в древостоях которой, по выражению Т.А. Спайса и соавторов [Spies et al., 1990] имеет место доминирование серийных видов над теневыносливыми (по долгожительству светолюбивые пионерные виды превосходят развивающиеся под их пологом теневыносливые). При этом, как и в лесах дугласии, где под её пологом теневыносливый вид тсуга канадская (*Tsuga canadensis*) способна (в отличие от пионерных видов) возобновляться на гниющем валеже, в лиственничниках подобным образом ведёт себя ель обыкновенная (во влажных местообитаниях лиственница также возобновляется под пологом леса на валеже).

Обладая высокой пластичностью корневой системы, лиственница в пределах её естественного ареала способна развиваться в очень широком по богатству элементами питания и влажности спектре эдафотопов — от суглинистых плакоров до сухих

дюн и сплавинных болот. На бедных почвах лиственничники могут представлять классические примеры импульсно-пирогенной модели (более подробно описанной для сосняков), а в условиях относительно богатого минерального питания лиственница, производящая наиболее богатый из хвойных таёжной зоны опад, способна формировать биогеоценозы, аналогичные характерным для модели благоприятствования. Возможно, травяные лиственничники представляют собой серийную стадию сукцессии, и распадзоливание почвы на этой стадии является не только следствием воздействия опада самой лиственницы, но и развития под её довольно прозрачным пологом травяного яруса¹, т.е. классического дернового процесса (которому опад лиственницы, в отличие от других хвойных, не препятствует), прерываемого при формировании второго подъяруса ели. Не исключено, что почвообразовательные процессы под лиственницей в значительной степени определяются составом подчинённых ярусов.

В сочетании со свойствами пионера-долгожителя, эти особенности позволяют лиственничникам в разных эдафических условиях и на разных возрастных стадиях соответствовать биогеоценозам с доминированием сосны и ели, включая хвойно-широколиственные леса (строки 2–6 приведённой в данном параграфе таблицы)². Как

¹ М.Е. Ткаченко (1952: 163) считал несостоятельным «аргумент, что главную роль в улучшении почвы играет не сама лиственница, а травянистая растительность, заселяющаяся под ней из-за наличия света», на том основании, что под культурами лиственницы растёт известный нитрофил крапива, а под соседним сосняком крапива не растёт, и что лиственница увеличивает подвижность азота, фосфора и калия по сравнению с дубом и ясенем. Однако, по данным Э.Ф.Ведровой и соавторов (2018), в мертвопокровных сосняках многократно большая, чем в мертвопокровных лиственничниках, доля содержащегося в опаде углерода гумифицируется, а не минерализуется до CO₂. Это диалектическое противоречие, считать ли быстрое вовлечение элементов питания в оборот, не сопровождающееся накоплением в почве гумуса, однозначно почвоулучшающим явлением.

² В экстроконтинентальных климатических условиях Восточной Сибири в лиственничной тайге формируются не подзолистые почвы, характерные для таёжной

подчёркивал в своё время М.Е.Ткаченко (1852: 219–220): «Громадный ареал, занимаемый лиственницей, который захватывает столь различные географические и климатические условия, свидетельствует о большой пластичности лиственницы и её приспособляемости к различным условиям местообитания». Подтверждением разнообразия воздействий лиственницы на почвенные процессы является мнение Л.Г. Богатырёва и соавторов (2013) о том, что под лиственничниками наблюдается наибольшее разнообразие типов детритопрофилей.

В целом, можно предположить, что в регионах, где ареалы лиственницы и ели (и других темнохвойных) совпадают, лиственницу можно рассматривать как породу, благоприятствующую повышению доступности биогенных элементов, а в регионах с наиболее выраженным континентальным климатом, где лиственница среди древесных видов является монополистом, сукцессии под пологом лиственницы и почвообразовательные процессы развиваются по импульсно-пирогенной модели.

По пихтарникам, как указано выше, сведения также довольно противоречивы и, как отмечает Л.П. Рысин (2013) мало обобщающих работ.

Г.Ф. Морозов (1930) писал, что требовательность пихты к почве выше, а корневая система глубже и устойчивость к засухам выше, чем ели. М.Е.Ткаченко (1952) считал, что пихта к почвенным условиям роста более требовательна, чем ель, и оподзоливает почву меньше, чем ель, имеет более глубокую корневую систему и является самым теневыносливым деревом таёжной зоны. По мнению В.Н. Сукачёва (1938), пихта не только более тре-

зоны Русской и Западно-Сибирской равнин, а своеобразные мерзлотно-таежные почвы [Добровольский, Урусевская. 2004]. При накоплении на поверхности мерзлотных почв мха, обладающего термоизоляционными свойствами, уровень мерзлоты повышается, что сокращает доступный конребитаемый слой лиственницы, и только низовой пожар способен понизить уровень мерзлоты [Харук, Пономарёв, 2020].

бовательна к богатству почвы по минеральному составу, но и менее устойчива к оподзоливанию.

Согласно исследованиям, проведённым в южнотаёжной и хвойно-широколиственной подзонах Среднего Поволжья, более обогащены азотом, обменными катионами Ca^{2+} и Mg^{2+} подстилки пихтовых биогеоценозов, чем еловых. Подстилки пихтовых биогеоценозов характеризуются более высокой водопроницаемостью, близкой к нейтральной (слабокислой) реакцией, а под еловыми насаждениями подстилки более кислые. Подстилке еловых биогеоценозов присуще относительно высокое содержание Si, нежели подстилке пихтовых лесов. В еловых лесах накопление растительных остатков на поверхности почвы более выражено, чем в пихтовых [Сабиров, Газизуллин, 2001]. По данным сравнительных исследований в том же регионе других авторов, по содержанию азота и основных биогенных катионов (K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+}) хвоя пихты беднее, чем еловая, но пихтовая несколько богаче фосфором [Винокурова и др., 2002]. М.А. Орлова (2013), наоборот, указывает (без уточнения региона проведения исследований и типа леса), что в опаде пихты, по сравнению с опадом ели, больше K, Mg, Al, Fe, и Mn, и меньше Ca. При сравнении А.А. Дымовым (2018) содержания элементов в опаде хвои ели и пихты на разных стадиях послерубочной сукцессии, хвоя пихты на всех стадиях богаче N, а по Ca, K, Mg на ранних стадиях возобновления (в молодняке первого класса возраста) беднее еловой, но на средневозрастной хвойно-лиственной стадии и в коренном ельнике хвоя пихты богаче этими элементами, чем хвоя ели.

Авторы, изучавшие в последние десятилетия почвы пихтово-еловых лесов (Бутовец, 2002, Винокурова и др., 2002, Сабиров, Газизуллин, 2001 и др.) отмечают более высокое богатство почв пихтарников по сравнению с ельниками, но для выводов о том, является ли это результатом почвоулучшающих свойств опада пихты или большей конкурентоспособностью пихты на богатых

почвах, данных недостаточно. При этом в почвах под елово-пихтовыми лесами обнаруживаются угли [Бутовец, 2002], что свидетельствует об участии пирогенных циклов в функционировании сообществ. А.И. Толмачёв (1954), также отмечая, что участие пихты в образовании елово-пихтовых древостоев становится более значительным на более богатых почвах, высказывал предположение, что некоторые географические формы пихты (например, сахалинская) могут не отличаться от местных елей по требовательности к минеральному питанию.

В то же время Р.В. Ковалёв и соавторы (1981), исследуя почвы Салаира (плоскогорье в Алтае-Саянском регионе, более увлажнённое, чем окружающая лесостепь) отмечали более явное оподзоливание и более кислую реакцию среды под мертвopокровными пихтарниками по сравнению с высокотравными осиново-пихтовыми массивами (данные формации, по описанию в указанной работе, циклически переходят друг в друга), что сопровождается обеднением почв под пихтарниками гумусом, азотом и обменными основаниями. Общее содержание зольных элементов в опаде пихтового леса со слабо развитым травостоем ниже, чем в опаде осиново-пихтового высокотравного леса (в частности, соответственно, кальция, 30,14 кг/га и 88,80 кг/га, кремния 7,88 и 13,82 кг/га, калия 6,10 и 12,28 кг/га, алюминия 2,51 и 5,41 кг/га, железа 2,39 и 4,36 кг/га). Несмотря на значительно меньшее содержание зольных элементов в опаде пихтового леса со слабо развитым травостоем, их содержание в подстилке больше, чем в подстилке осиново-пихтового высокотравного леса.

Элементы, характеризующиеся наименьшей интенсивностью выноса, более всего накапливаются в подстилке, например алюминий, занимающий последнее место в ряду выщелачивания. Его содержание в подстилке пихтового мертвopокровного леса со слабо развитым травостоем достигает 238,5 кг/га, и он является преобладающим в ней химическим элементом.

Учитывая отмечавшееся А.И. Толмачёвым (1954) более южное расположение ареалов географически замещающих форм пихты, чем ели, в сочетании с отмеченной Ю.И. Манько и Г.А. Гладковой [2001] большей устойчивостью пихты к засухам, чем ели, можно выдвинуть предположение о том, что в сравнении с елью пихта приблизительно в той же мере менее способствует оподзоливанию почвы, в какой является более южным и засухоустойчивым видом.

Заключение к главе 2

Эдификаторы различных биогеоценозов могут быть разделены по положению, с одной стороны, на предложенной Дж.Ф. Граймом и соавторами [Grime et al. 1997] оси поглощающих и консервативных типов, первые из которых характеризуются быстрым ростом и быстро разлагающейся листвой, что способствует ускорению *биогенного* оборота элементов минерального питания и соответствует направлению сукцессии по модели благоприятствования, для вторых характерна устойчивость тканей к вовлечению в *биогенный* оборот и в пастбищном, и в детритном циклах.

В качестве другой оси следует обратить внимание на степень адаптации эдификаторов к наиболее эффективному *абиогенному* механизму оборота зольных элементов питания – пирогенному. Для наиболее толерантных к пирогенному фактору древесных видов Евразии – сосны обыкновенной и разных форм лиственницы характерна широкая амплитуда по отношению к эдафическим условиям, и в благоприятных условиях они превосходят или успешно конкурируют по продуктивности с типичными представителями поглощающего типа, но способны существовать и в неблагоприятных эдафических условиях (на только по общему богатству элементами питания, но и в сухих, переувлажнённых, мерзлотных условиях), уступая, однако, сфагновым мхам в адаптации к переувлажнению.

Иными словами, светлохвойные породы сочетают стратегии эдификаторов ранних стадий сукцессии в благоприятных по эдафическим условиям биотопах и эдификаторов неблагоприятных условий на всех стадиях сукцессии (нередко в форме относительно частых пирогенных циклов, не сопровождающихся сукцессионными сменами – за исключением условий переувлажнения). Темнохвойные породы обладают высокой, по сравнению со светлохвойными, толерантностью к низкой освещённости, что даёт им преимущества в ходе сукцессионных смен в благоприятных эдафических условиях, но неустойчивы к пирогенным воздействиям, приводящим обычно к возврату к ранним стадиям сукцессии. В ходе сукцессии в благоприятных условиях, завершающейся доминированием темнохвойных пород, происходит прогрессивное накопление подстилки, обогащённой элементами минерального питания, возврат которых в *биогеновый* оборот осуществляется преимущественно с участием микоризных партнёров, что будет более подробно рассмотрено в следующей главе.

Сфагновые мхи, как отмечалось выше, можно рассматривать как наиболее эффективных стратегов модели толерантности, использующих в качестве средства конкуренции с представителями других моделей эффективные механизмы поддержания высокой влажности среды, что противостоит воздействию и *биогенового*, и, в определённых пределах, *абиогенового* – пирогенного оборота элементов питания.

Глава 3

Связи моделей сукцессий и некоторых почвообразовательных процессов

3.1. Модели, связывающие развитие растительности и почвообразование

Ж.Д. Филлипс рассматривал почвы как расширенные составные фенотипы (*extended composite phenotypes*): «Несколько последних теорий и концептуальных основ в области педологии, экологии, геоморфологии и эволюционной биологии, взятые вместе, предполагают, что почвы Земли не только сильно зависят от биоты, но и представляют давление отбора. Эти идеи показывают, что многие аспекты почв являются выражением воздействия генов через воздействие организмов (т.е. расширенных фенотипов). Кумулятивные, взаимодействующие, перекрывающиеся эффекты этих расширенных фенотипов, проявляющиеся в почве, представляют собой расширенный составной фенотип. Если это так, то мы должны ожидать, что основные изменения биологической эволюции будут отражены в основных изменениях типов почв» [Phillips, 2009: 143]. «Если почвы действительно являются расширенными составными фенотипами, то это приводит к гипотезе о том, что такие значительные биологические изменения, как состав лесной растительности, должны быть отражены значительными качественными изменениями почв (в дополнение к количественным изменениям свойств почв). То есть давление отбора на организмы (в данном случае деревья) должно в итоге отражаться на нестационарных изменениях почв, таких как морфология почвы и стратиграфия» [Phillips, 2009: 147]. Рассматривая почвы как «педологический эквивалент биологической эволюции» и отмечая, что понятие «расширенный фенотип» подразумевает, что изменения почв полезны для организма-инженера, но почвы подвержены влиянию нескольких организмов. Ж.Д. Филипс, ссылаюсь на моно-

графию Ф.Ж. Одлинг-Сми и соавторов [Odling-Smee et al., 2003] приводит пример: дождевые черви анатомически плохо приспособлены к жизни на суше, однако, изменения почвы червями изменяют окружающую среду для того, чтобы отвечать их потребностям. Также в статье Филлипса приводятся примеры различного воздействия на почвообразовательные процессы сосен и лиственных деревьев, как в связи с различиями повторения пожаров, так и с большей склонностью сосен вываливаться ветром, что приводит к «фитотурбациям» (вывалам грунта), в отличие от листопадных деревьев, которые чаще обламываются, и происходит засыпка мелкодёрмом полости, формирующейся при сгнивании пня.

Ж.Ф. Понж [Ponge, 2003] развивал гипотезу о различных путях стабилизации подземных составляющих экосистем и параллельном развитии форм гумуса и наземных экосистем и рассматривал разнообразие наземных форм гумуса (мор, модер и муль) в качестве шагов в эволюции наземных компонентов экосистем, объясняя их существование разными моделями (стратегиями) захвата и использования ресурсов экосистем в порядке возрастания биоразнообразия и биологической доступности и в то же время снижения эффективности использования ресурсов.

Согласно этой гипотезе Ж.Ф. Понжа, рост разнообразия наземных форм жизни в истории Земли, одновременно с улучшением доступности ресурсов в связи с развитием осадочных слоёв на поверхности континентов, можно объяснить последовательным появлением более активных форм гумуса, позволяющих сосуществовать растущему числу организмов¹.

¹ Косвенно гипотезу Ж.Ф. Понжа подтверждает гипотеза Дж.М. Робинсона [Robinson, 1990], согласно которой содержание лигнина в древесных растениях в ходе эволюции снижалось – от палеозойских папоротников и плаунов к мезозойским голосеменным и далее к современным покрытосеменным. Однако Т.Н. Тейлор и Дж.М. Осборн [Taylor, Osborn, 1996] отмечали, что «карманы» гнили в стволах деревьев верхнего Триаса в Северной Америке, идентичные «карманам» в

По мнению Ж.Ф. Понжа, «мор был доминирующей формой гумуса в каменноугольное время (360–300 млн лет назад) до появления первых семенных, а после этого модер, по крайней мере, в примитивных лесах. Это согласуется с современными знаниями о развитии членистоногих, основное распространение которых происходит в эпоху девона, т.е. от 410 до 360 млн лет назад (...). Ископаемые записи ходов орибатид в сосудистых растениях (типичный процесс модера) известны только из карбона (...). Учитывая то, что мы знаем о нынешних условиях колонизации лишайников, мхов, папоротников и голосеменных растений, мы можем видеть палеозойские наземные местообитания в качестве кислого мира». «Гумус формы муль появился, вероятно, после распространения цветковых растений в течение мелового периода (135–65 млн лет назад), т.е. когда опад достиг лучшего питательного качества и был способен выдержать многочисленные и разнообразные популяции крупных беспозвоночных. Это совпало с массовым появлением известняка после соединения континентальных плит в мезозойское время (...). Ходы дождевых червей не были известны с первичной эры, самые старые сообщения датируются с начала второй эры (...). Данные об остатках дождевых червей отсутствуют, что не позволяет интенсивно проследивать их развитие, но географическое разделение между европейскими Lumbricidae (всё ещё заселяющими Северную Америку от первых поселений европейцев) и более развитыми тихоокеанскими и пантропическими семействами типа Megascolecidae и другими (...) – в пользу позднего присоединения дождевых червей к уже высоко разнообразной фауне наземных беспозвоночных. Эти животные, вероятно, играют решающую роль в появлении муля (...), поэтому можно обсуждать, что муль (с мезозойскими моллюсками, кольчатými червями и ракообразными) появился, вероятно,

современных деревьях, дают основание предположить, что скорости диффузии ферментов грибов через целлюлозу и лигнин также идентичны.

позже, чем модер (с палеозойскими членистоногими), и модер позже, чем мор (без фауны)» [Ponge, 2003: 940]¹.

При этом между организмами, живущими в разных формах гумуса, существуют взаимоисключения [Ponge, 2003].

Организмы муля имеют низкую эффективность – используют больше углерода на единицу поглощённых элементов питания [Vitousek 1982], поскольку имеют высокие энергетические затраты для захвата пространства и элементов питания при высоком уровне конкуренции [Grime и Hodgson, 1987].

Стабильность мульт-экосистем основана на высоком уровне избыточности функций, это положительная сторона конкуренции.

¹ Ссылаясь на те же источники, что и Ж.Ф. Понж, А.Г. Пономаренко (2013) высказывал предположение о формировании почв современного типа при участии зоопедотурбаций уже с Кембрийского периода, отмечая при этом: «на этом этапе наземные экосистемы имели смешанную организацию: их продукционная часть оставалась в сущности той же, что и в конце протерозоя, а консументы и в пастбищной, и в детритной цепях были уже совершенно новыми». Возможно, в эпоху, пока основными продуцентами органического вещества были водоросли (неустойчивые к разложению), это явление действительно имело место, однако, когда водорослевые сообщества были вытеснены с суши мхами и первичными сосудистыми растениями с более устойчивыми к разложению тканями (экосистемы суши, первичными продуцентами которых являлись поверхностные плёнки водорослей, очевидно, по типу метаболизма соответствовали водным экосистемам, а метаболизм экосистем на основе мхов и первичных сосудистых растений вполне соответствовал сухопутному типу, описанному Дж.Б. Шуриным и соавторами [Shurin et al., 2006]), стали развиваться явления, описанные Ж.Ф. Понжем.

*Гл. 3. Связи моделей сукцессий и некоторых
почвообразовательных процессов*

Главные биологические особенности трёх основных форм гумуса на уровне экосистем (Ponge, 2003: 936)

	<i>Муль</i>	<i>Модер</i>	<i>Мор</i>
Экосистемы	Травяные, листопадные леса с богатым травяным ярусом, кустарники Средиземноморья	Листопадные и хвойные леса с бедным травяным ярусом	Пустоши, хвойные леса, сфагновые болота, альпийские луга
Биоразнообразие	Высокое	Среднее	Низкое
Продуктивность	Высокая	Средняя	Низкая
Горизонты опада	OL, OF	OL, OF, OH	OL, OM
Типы почв	Бурые почвы	Серо-бурые подзолистые почвы	Подзолы
Содержание фенолов в опаде	Низкое	Среднее	Высокое
Гумификация	Быстрая	Медленная	Очень медленная
Гумифицированное органическое вещество	Органо-минеральные агрегаты с глинисто-гумусовыми комплексами	Цельноорганические гранулы кала	Медленно окисляемые растительные остатки
Обменные участки	Минеральные	Органические (богатые)	Органические (бедные)

*3.1. Модели, связывающие развитие растительности
и почвообразование*

Выветривание минералов	Высокое	Среднее	Плохое
Тип минерального буфера	диапазон карбонатов	диапазон силикатов	диапазон железа /алюминия
Воздействие огня ¹	Низкое (кроме экосистем кустарников Средиземноморья)	Среднее	Высокое
Возобновление деревьев	Лёгкое (постоянное)	Бедное (циклические процессы)	Отсутствует (необходимы пожары)
Преобладающий тип микоризы ²	Везикулярно-арбускулярная микориза	Эктомикориза	Эрикоидная и арбускулярная микориза
Микоризные партнёры	Зигомицеты	Базидиомицеты	Аскомицеты
Формы азота	Протеин, аммоний, нитраты	Протеин, аммоний	Протеин

¹ У.Дж. Бонд и Дж.Э. Кили [Bond, Keeley, 2005], показав сходное воздействие на экосистемы фитофагов и пожаров, отметили, что растения, несъедобные для фитофагов, способствуют развитию пожаров [Прим. авт.]

² Представленные в таблице Ж.Ф. Понжа связи разных типов микориз с эдификаторами и типами гумуса не во всём совпадают с представлениями микологов, изучающих микоризные грибы и их функции. См. таблицу в § 3.2.

*Гл. 3. Связи моделей сукцессий и некоторых
почвообразовательных процессов*

Доступность питания для растений	Непосредственная (через корневые волоски)	Непрямая (через покровный мицелий)	Плохая
Эффективность использования питания	Низкая	Средняя	Высокая
Фауна	Мегафауна, макрофауна, мезофауна, микрофауна	Макрофауна (бедная), мезофауна (богатая), микрофауна	Мезофауна (бедная), микрофауна (бедная)
В биомассе доминируют фаунистические группы	Дождевые черви	Энхитреиды	Нет
В биомассе доминируют группы микроорганизмов	Бактерии	Грибы	Нет
Сродство к условиям загрязнения	Низкое	Среднее	Высокое

Наоборот, недостаток ресурсов питания и суровые условия, в которых формируются мор-экосистемы, требуют экономного использования энергии и элементов питания. Присутствует меньше видов, и функции, выполняемые самыми взыскательными организмами (например, захоронение органического вещества) отсутствуют [Ponge, 2003]. Мор-растения интенсивно вырабатывают устойчивые, а иногда и токсичные вторичные метаболиты [Northup et al., 1998], которые уменьшают биоразнообразие [Wardle et al., 1997, 2003]. Низкая продуктивность мор-экосистем и отсутствие внутренних нарушений (в связи с низким числом конкурентов) позволяет более эффективно использовать питание, чем в случае муля [Northup et al., 1998]. Стабильность таких экосистем обеспечивается не конкурентоспособностью по Грайму [Grime, 1979], а адаптацией к долговечности условий среды, созданных и поддерживаемых несколькими формирующими мор организмами, в особенности за счёт накопления устойчивого органического вещества, которое изолирует экосистему от внешних суровых и неблагоприятных условий среды [Nasholm et al., 1998]. Хотя требуется хорошее соответствие мор-растительности и создаваемых ею условий среды [Northup et al., 1998], видится более реалистичным, что в длительной устойчивости относительно продуктивных мор-экосистем участвуют резко нарушающие явления, такие как пожары и/или циклические сукцессии [Ponge, 2003].

Утверждение об адаптации к долговечности условий среды справедливо не только по отношению к растениям, но и к микро-организмам. При сравнительном анализе кинетики роста микробных ассоциаций автоморфных почв (чернозёма выщелоченного, агроторфяной почвы, дерново-подзолистой почвы, горизонта листовенной подстилки) и очёса мха сфагнума в селективных условиях на жидких питательных средах обнаружено, что ассоциации бактерий верховых торфов даже в благоприятных условиях не способны к быстрому росту (меньше значения максимальной

удельной скорости роста), медленнее реагируют на появление пищевых субстратов, но у них более эффективный метаболизм (больше «урожай» на питательных средах) [Якушев и др., 2015].

В литературе предлагались также классификации типов подстилки, именуемых муль, модер, мор, основанные на её общем богатстве элементами минерального питания, обеспечивавшем различную продуктивность лесных фитоценозов, но не имеющие явной связи с деятельностью педофауны (О.Г. Чертов, 1981; Чертов, Надпорожская, 2018; Чертов и др., 2018; Chertov, Nadporozhskaya, 2018; Z. Prusinkiewicz). Например, в классификации З. Прусинкевича в подстилке модер может отсутствовать горизонт Н, а сама классификация подстилок по существу представляет модификацию классификации почвенных условий П.С. Погребняка (1968). Ниже классификация типов подстилок З. Прусинкевича цитируется по монографии Л.О. Карпачевского (1981: 101) (в которой вследствие, видимо, типографского брака отсутствует страница со ссылкой на первоисточник).

Условия увлажнения (гигротоп)	Условия плодородия (трофотоп)		
	Олиготрофные А	мезотрофные В – С	эутрофные D
Сухие	Ксеромор	Ксеромодер	Ксеромуль
Свежие	Ортомор	Ортомодер	Ортомуль
Влажные	Гигромор	Гигромодер	Гигромуль
Мокрые	Гидромор	Гидромодер	Гидромуль
Заболоченные	Верховой торф	Переходный торф	Низинный троф

Однако строгое соответствие типов гумуса с богатством элементами минерального питания поддерживалось не всеми авторами. Например, Ф. Дюшафур (1970: 128) писал: «Мы можем разделить лесные мюллеревые типы гумуса на три категории по их

механическому составу, обычно отражаемому в достаточной мере степенью насыщенности: слабокислый эутрофный мюллер, богатый основаниями, мезотрофный мюллер со средней степенью насыщенности (50%) и очень кислый, сильно ненасыщенный (15–25%) олиготрофный мюллер, развивающийся в бедной, с этой точки зрения, среде».

На наш взгляд, предложенное в работах З. Прусинкевича и О.Г. Чертова с соавторами отождествление типов гумуса с общим богатством почвы элементами питания является подменой понятий и лишь вносит путаницу в используемый в почвоведении понятийный аппарат, в лучшем случае представляя адаптацию для таёжной зоны классификации почвенных условий П.С. Погребняка (изначально разработанную для лесостепной и неморальной зон), но с использованием терминов, отражающих иные закономерности.

Помимо развитой Ж.Ф. Понжем классификации форм гумуса (на основе ранее описанных П. Мюллером [Müller, 1887]), лесоводы XIX века выделяли ещё ряд типов и по существу имели несколько более дробную их классификацию. Г.Ф. Морозов в своё время писал:

«Кроме указанных типов, в природе существует еще целый ряд других, которые давно отмечены лесоводами, но для которых отсутствует пока объективная научная характеристика, подобная вышеприведенной для двух основных типов, кислого и сладкого гумуса. Сюда относятся следующие виды:

- 1) Волокнистый перегной, или Faserhumus немецких лесоводов, который отличается сухостью, представляет собой плотные сухие корки по поверхности почвы, препятствующие проникновению влаги, воздуха в почву и прорастанию, достижению, по крайней мере, корнями всходов почвенного слоя. Он образуется из мхов.

2) На бедных, сухих песчаных почвах встречается, кроме коркообразного перегноя, еще пылевидный перегной. Его образованию способствуют большей частью лишайники.

3) Особыми свойствами, хотя, надо сказать, совершенно неизученными, отличается перегной, происшедший из вереска, черники и брусники.

Подобный список можно бы продолжить, но этим наши знания не выиграли бы, потому что для характеристики разнообразных форм гумуса не существует еще объективных данных, а субъективное описание несколько не разъясняет дело» [Морозов, 1930: 222].

Перечисленные Г.Ф. Морозовым типы гумуса, видимо, наиболее характерны для таёжной зоны.

Ф. Дюшофур упоминал типы гумуса, характерные для более сухих регионов со средиземноморским климатом: «Некоторые типы грубого гумуса и гумуса модер (тангель-гумус, кальциевый мор), развитые на известняках, достаточно богаты основаниями, чтобы обеспечить питание требовательных к кальцию растений (*Mercurialis*). Одновременно на них произрастают ацидофильные виды (*Vaccinium myrtillus*)» [Дюшафур, 1970: 128–129].

«Криptomюль. Гумусовый горизонт, быстро минерализующийся, маломощный и бледно окрашенный, что связано с очень слабой гумификацией, объясняющейся незначительными колебаниями микроклимата. Подобный подтип гумуса часто наблюдается в постоянно влажном атлантическом климате; он характерен также для некоторых теплых и влажных климатических условий: отсутствие полимеризации растворимых продуктов гумусообразования связано с отсутствием сухого сезона (Юго-Запад США).

Олиготрофный, или кислый, мюль. Это очень кислый гумус (pH = 4,5), часто плохо оструктуренный (в этом случае он развивается в сторону модера (мюль-модер). Он характерен для высо-

кобонитетных лесов, произрастающих на бедных основаниями породах. Флокулированный глинисто-гумусовый комплекс находится в предельных условиях своего существования; насыщенность очень низкая – 15–25%, вследствие этого гумификация слабая, за исключением горных условий, где наблюдаются значительные микроклиматические колебания, в определенной степени компенсирующие недостаток оснований.

Гидромюллер. Гумус, формирующийся в зоне капиллярной каймы над уровнем грунтовой воды. Достаточная аэрация благоприятствует активной биологической деятельности. В некоторые сухие периоды (при опускании уровня грунтовых вод) может развиваться процесс гумификации: образуется мощный горизонт A_1 , очень гумусный, хорошо оструктуренный. При достаточно длительном иссушении характер гумификации сходен с гумификацией черноземов. При опускании уровня грунтовых вод гидромюллер эволюционирует в сторону черноземного гумуса. В этом случае фаза насыщения водой и фаза пересыхания должны быть отчетливо разграничены во времени» [Дюшафур, 1970: 159–160].

Подобные подтипы Ф. Дюшафур приводит и для типов модер и мор, а также упоминает «Анмоор – образование, которое не следует смешивать с мором, – характеризует некоторые глеевые почвы, то есть, следовательно, почвы с близким уровнем грунтовых вод, который, однако, заметно понижается в сухой сезон; анмоор, оставаясь почти всегда насыщенным водой, все же в некоторые периоды высыхает.

В отличие от торфа – органического вещества в чистом виде – анмоор представляет собой тесную смесь глины и гумифицированного органического вещества (по крайней мере в карбонатной среде). Процент органического вещества не превышает 30. Структура плотная, пластичная, клеящая. Мощность горизонта может достигать 20, иногда 30 см.

Анмоор заметно отличается от биологически малоактивного торфа; для него характерно последовательное развитие двух типов фауны в зависимости от сезона; в период насыщения водой развивается водная фауна, а в период пересыхания – аэробная. Организмы инцистируются и переживают неблагоприятные для них сезоны в состоянии анабиоза. Подобная относительно интенсивная биологическая активность может объяснить хорошее перемешивание органического и минерального веществ и довольно развитую гумификацию анмоора» [Дюшафур, 1970: 168–169]. Ф. Дюшафур выделяет два подтипа анмоора: «кислый (олиготрофный)» и «кальциевый (мезотрофный)».

Современные европейские авторы совместно с американскими включили наземные формы гумуса тангел (Tangel) и амфи (Amphi – Ф. Дюшафур приводит этот термин в качестве синонима модера, не уточняя, является ли он подтипом или полным синонимом в его понимании), характерные для меловых горных и средиземноморских условий [Ponge et al., 2010, Zanella et al. 2011, 2018], не характерные для таёжной зоны, а также более подробно классифицировали полугидроморфные гумусы [Zanella et al. 2011]. По мнению О.В. Бахмет (2014: 21), «недостатком существующей в настоящее время европейской классификации является отсутствие детальной проработки форм гумуса северной Европы, основное внимание сосредоточено на почвах центральной и южной Европы. Кроме того, в европейской системе рассматривается органическое вещество только верхней части профиля почвы, хотя ... в некоторых почвах его значительная часть находится глубже – в середине почвенной толщи».

Ранее Л.Я. Богатырёв (1990: 120) высказывал мнение, что «основная концепция разделения лесных почв по типам гумуса создавалась и разрабатывалась для западноевропейских территорий, тогда как для СССР и других стран характерен более широкий диапазон почвенно-экологических условий». На необхо-

димось описание большей изменчивости форм грубого гумуса «в условиях северного и бореального климата» обращали в своё время и французские авторы западноевропейской классификации форм гумуса [Brethes et al., 1995].

На наш взгляд, генезис форм гумуса традиционно выделяемого экологического ряда: мор → модер → муль – связан с возрастом участия в их формировании педофауны, а севернее возрастает влияние факторов промывного (таёжного) режима почв [Роде, 1956] и водной миграции органики, и можно выделить ещё один факторальный ряд, но авторы классификаций форм органического вещества почвы не всегда уделяют достаточное внимание выделению ведущих факторов их генезиса (на необходимость выделения ведущих факторов в биологических моделях обращал внимание в приведённой в § 2.1 цитате Д. Тильман [Tilman, 1990]). Промывной режим в значительной мере определяется водопроницаемостью почвенной толщи (с чем связан и вынос элементов питания) и микроклиматическими факторами. Как замечали К. Рампел и И. Когел-Кнабнер [Rumpel, Kogel-Knabner, 2011: 144]: «можно ожидать высокого поступления растворенного органического вещества [в подпочвы] в условиях влажного климата и когда основным процессом формирования почвы является оподзоливание». М.Е. Ткаченко (1952: 137) писал: «При холодном климате муль образуется в более тёплых местоположениях, в особенности на материнских породах, богатых известью, при усиленной деятельности бактерий и ослабленной жизнедеятельности грибов. Он присущ по преимуществу смешанным лиственно-хвойным или лиственным лесам».

Б. Ульрих [Ulrich, 1987] связывает подкисление и оподзоливание почвы с характерным для грубого гумуса подавлением нитрификации и пространственным разобщением (по вертикали – в разных слоях почвы) аммонификации и поглощения азота, когда разложение органики происходит поверх минеральной почвы.

Для поддержания стабильного в микромасштабе состояния минерализация органического вещества и поглощение корнями биогенов должны происходить в одном и том же блоке почвы («сочетание первичных и вторичных продуцентов таким образом, что воздействие на окружающую среду (в идеальном случае) компенсируется в системе»). В этом отношении почвенные роющие животные, такие как дождевые черви (а также связанные с ними животные (кроты, землеройки и мелкие грызуны)), имеют в экосистеме очень важную функцию, приближая её к устойчивому состоянию. Смешивая листовый опад с минеральной почвой, они создают предпосылки для тесного перемешивания, поглощения и высвобождения ионов в почвенном растворе.

Также можно провести аналогию между тремя моделями сукцессий и тремя группами почвообразовательных процессов, выделенных Д.А. Ялоном [Yaalon, 1971] для засушливых территорий. С позиции обратимости и необратимости почвообразовательных процессов Д.А. Ялон подразделяет их на: 1) обратимые саморегулирующиеся (*reversible, self-regulating*), 2) околоравновесные или метастабильные (*near-equilibrium, or metastability*) и 3) необратимые самозаканчивающиеся (*irreversible, self-terminating*) процессы¹. Под обратимыми процессами (образование молликовых и солевых горизонтов) понимаются быстро текущие процессы, всегда соответствующие природной обстановке и быстро меняющиеся при её изменении (о замкнутом цикле превращения и миграции веществ не говорится). Выделяя группу метастабильных процессов, Д.А. Ялон, как и Д.Н. Парк [Park, 1970, 1972], употребляет термин «квазиравновесие» для так называемых зрелых почв, характерных для климатической модели благоприятства-

¹ Предложенная Д.А. Ялоном система групп почвообразовательных процессов позже была доработана другими авторами, например, В.О. Таргульяном и П.В. Красильниковым [Targulian, Krasilnikov, 2007], но в рассматриваемом аспекте развитие данной системы представляется не принципиальным. Подробнее взгляды В.О. Таргульяна и П.В. Красильникова рассмотрены в § 4.5.

ния. К самозаканчивающимся процессам отнесены, в частности, процессы выветривания и процессы, при действии которых образующиеся продукты изменяют внутреннюю среду, бывшую причиной возникновения этих процессов (например, иллювиирование глины и создание водонепроницаемого горизонта в профиле). В этой же группе Д.А. Яалон рассматривает и аккумулятивные корообразующие процессы. Можно заключить, что третью группу составляют процессы, сопровождающиеся значительной потерей, аккумуляцией или перераспределением вещества в почвенном профиле.

Н.А. Караваева (1982) провела параллель между самозаканчивающимися и болотообразовательными процессами: «Торфонакопление относится к числу типичных "самозаканчивающихся" процессов (self-terminating, Yaalon (1971)), среди которых выделяются необратимые несбалансированные процессы, развивающиеся даже при неизменных факторах среды и изменяющие её, протекающие как с потерей, так и с аккумуляцией значительного количества вещества. В областях с умеренным гумидным климатом торфонакопление является наиболее ярким примером подобных процессов, так как аккумуляция органического вещества происходит при таком климате, по-видимому, значительно быстрее многих необратимых процессов, связанных с трансформацией минерального вещества» [Караваева, 1982: 251].

Продолжая аналогию, можно провести параллели между обратимыми саморегулирующимися процессами Д.А. Яалона и отмеченной С.Н. Санниковым (1992) периодической сменой подзолистого и дернового почвенных процессов, сопровождающими импульсную пирогенную стабильность как вариант модели ингибирования в нашей трактовке. Но эта краткосрочная обратимость относится в основном к верхним почвенным горизонтам. В то же время в гумидных регионах оподзоливание в дли-

тельной перспективе соответствует необратимым самозаканчивающимся процессам.

В целом можно заключить, что, по терминологии Д.А. Яалона, для таёжной зоны характерны необратимые самозаканчивающиеся процессы в долгосрочном масштабе времени (элювиирование минеральных горизонтов почв) и развивающиеся на их фоне краткосрочные обратимые (саморегулирующиеся) процессы, связанные с пирогенно-циклическими сукцессиями.

О.Г. Чертов и М.А. Надпорожская (2018: 1210) обратили внимание на то, что: «Современные классификации почв не акцентируют динамическую природу процесса почвообразования, несмотря на вполне развитое учение о “почве-памяти” и “почве-моменте” Таргульяна [...]. Если в фитоценологии существует понятие сукцессии – смены сообществ в процессе развития растительного покрова, то в почвоведении этот динамический аспект – ряды почв от молодых к полнопрофильным “зональным, региональным, ландшафтно- или литогенно-специфичным” в связи с формированием экосистем ясно не выражен. “Эволюция почв” как компонент “генезиса” имеется, но она не систематизирована и соотносится преимущественно с абиотическими факторами Более того, различия однонаправленного развития почв при экогенетических (первичных) сукцессиях и циклической динамике при демулационных (вторичных) сменах растительности и ее антропогенных нарушениях даже не обсуждаются».

В специфических географических условиях могут локально формироваться и специфические формы гумуса. Например, Й. Иверсен [1964] описал в Дании на минеральных островах среди болот на кислых (рН 3,1–3,7) оглеенных песках или выщелоченных суглинках слои до 72 см «копрогенного мор» (coprogenous mor), состоящие в основном из остатков пыльцы дуба, бука и их свит (упоминается мор дуба, содержащий заметно меньше грибных гиф, чем мор бука или мор вересковой пустоши – последний

сформировался после преобразования дубового леса в пастбище), начавшие формироваться по крайней мере с Атлантической эпохи Голоцена. Видимо, в условиях высокой влажности климата (осадки 750 мм) и высокой кислотности деятельность роющих червей оказалась нарушена, что предотвратило перемешивание органического слоя с подстилающей минеральной породой (отмечены лишь локальные педотурбации в местах вывала деревьев). Иверсен также упоминает (не давая подробных описаний) и мульт-глеевые (mull-gley) почвы на менее выщелоченной валунной глине (рН в верхнем слое 4,3, но ниже быстро повышается), где в древостое, кроме дуба и бука, встречающихся на наиболее закисленных участках, присутствует также липа.

Ж.Ф. Понж также рассматривал гниющую древесину как особый вид гумуса, сходный по биологическим характеристикам с мулем, несмотря на структурные и химические отличия: оба сильно адсорбируют воду и элементы питания и имеют высокую емкость полимеризации фенольных соединений и других органических метаболитов из-за высокой площади их поверхности и электроотрицательности. Косвенное свидетельство общих свойств гниющей древесины и гумуса муль – то, что широко распространённый на ранней стадии укоренения деревьев микоризный гриб *Thelephora terrestris* встречается и как микоризный симбионт на гумусе муль (например, в питомниках), и как свободноживущий сапрофит в гниющей древесине. Только на гниющей древесине способна возобновляться ель, когда сформировался слой гумуса мор [Ponge et al., 1998]¹.

В пределах таёжной зоны встречаются и иные пути динамики органического вещества почв, не укладываемые ни в традиционную европейскую (муль – модер – мор) (Ponge, 2003), ни в ев-

¹ По данным А. Спайса и соавторов [Spies et al., 1990], возобновление тсуги западной (*Tsuga heterophylla*) в лесах дугласии (*Pseudotsuga menziesii*) наиболее успешное на гниющих стволах.

ро-американскую (Zanella et al., 2011) классификации типов гумуса. Например, на юге Дальневосточного региона, не подвергавшемся покровным четвертичным оледенениям, при муссонном климате на незначительно метаморфизированных вулканических почвообразующих породах (базальтоидах) под подстилкой пихтово-еловых лесов «отдельным слоем или фрагментарно встречается горизонт, состоящий из разросшегося грибного мицелия грязно-серого или белесовато-серого цвета. Он образует упругую творожистую массу мощностью до 10 см (при морфологическом описании индексирован, как $A_{орг}$)» [Бутовец, 2002: 7]. «Микогоризонт ... состоит из слоя разросшихся гифов, залегающих на органо-аккумулятивных горизонтах, имеющих пирогенное происхождение (время прохождения пожара около 180–200 лет). Он представляет собой упругий сложно переплетенный слой, внутри которого встречается пятнами бурая органическая масса переработанной подстилки, и редко тонкая порошистая белая присыпка. ... Микогоризонт обнаруживается под сплошным моховым покровом и рыхлой подстилкой в лесу или на вырубках под задернованной подстилкой» [Бутовец, Гладкова, 2013: 32]. Мицелий двух типов: 1 – гриб из класса Базидиомицетов (мицелий с пряжками); 2 – гриб из класса Фикомицетов (неклеточный мицелий). Преобладают гифы гриба первого типа. На участках пихтово-еловых лесов, пройденных недавними пожарами, микогоризонт не обнаружен [Бутовец, Гладкова, 2013].

В обзорной монографии Р.А. Барджета и Д.А. Уордла [Bardgett, Wardle, 2010] описываемые в европейской и евроамериканской классификациях типы гумуса рассматриваются с точки зрения дихотомии «энергетических каналов пищевой сети» (food web energy channels), среди которых выделяются бактериальные и грибные энергетические каналы, представляющие «быстрые» и «медленные» циклы доступности элементов питания, соответственно. Экосистемы с преобладанием бактериальных

каналов характеризуются высокой доступностью элементов питания и небольшим количеством богатого элементами питания органического вещества (близкое отношение углерода к азоту), часто с высокой биологической активностью, а при доминировании грибных каналов почвы часто кислые с высоким содержанием органического вещества и низкой доступностью и качеством ресурсов. По приводимым указанными авторами данным, почвы хвойных лесов имеют наибольшее, а почвы пустынь и лугов – самое низкое соотношение грибов к бактериям. Считается, что энергетический канал на основе бактерий повышает скорость минерализации органического вещества и доступность элементов питания растений, а грибной канал способствует «медленному» и высоко консервативному их круговороту. Увеличение обилия грибов относительно бактерий в микробном сообществе связывают со снижением скорости минерализации элементов питания, и наоборот. Грибной канал энергии более эффективен в содействии сохранению элементов питания, чем бактериальный, и это влияет на баланс элементов питания почвы.

О величине бактериального канала свидетельствуют данные, приводимые П. Лавелем: потребление бактерий только почвенными нематодами может составлять 800 кг/га/год, а количество азота в диапазоне 20–130 кг [Lavelle, 1997].

Также Р.А. Барджетт и Д.А. Уордл [Bardgett, Wardle, 2010] считают, что в богатых азотом почвах преобладают процессы быстрой нитрификации при малой иммобилизации азота растениями и микрофлорой, а в бедных азотом почвах большая его часть иммобилизована и растениями, и микроорганизмами. Однако среди травянистых растений, названных Г.Н. Бутовец (2002) как характерных для исследуемых елово-пихтовых лесов с микрогризонтном, приведены линнея северная, майник двулистный и кислица, последние из них по шкалам Д.Н. Цыганова (1983) относятся к нитрофилам, а сами почвы охарактеризованы как буроземы

кислые грубогумусовые. Видимо, описанные Г.Н. Бутовец почвы с явным преобладанием грибного энергетического канала, но богатые доступным азотом, представляют собой исключение из правил, приводимых Р.А. Барджетом и Д.А. Уордлом (возможно, это связано с отсутствием (недостатком) в данных почвах вторичных консументов-микофагов).

П. Лавель и соавторы [Lavelle et al., 1995] рассматривали гипотезу, ранее выдвинутую и обсуждавшуюся многими авторами, согласно которой между представителями почвенной макрофауны (применительно к таёжной зоне это, прежде всего, дождевые черви) и макрофитами, с одной стороны, и с другой стороны – почвенной микрофлорой складываются сходные мутуалистические взаимодействия, основанные на том, что комплекс микрофлоры способен разлагать практически любые природные органические соединения¹, но ограничен низкой собственной подвижностью. Макроорганизмы, наоборот, обладают более высокой подвижностью (животные механически перемещаются, а корни растений удлиняются), но существенно уступают микрофлоре в способности переваривать сложные органические субстраты. Оценки времени оборота микробной биомассы в полевых условиях в 1000–10 000 раз меньше, чем оценки, полученные в оптимальных лабораторных условиях. Это говорит о том, что почвенные микроорганизмы активны только в течение коротких промежутков времени в ограниченном количестве микроучастков. Макроорганизмы являются основными регуляторами мик-

¹ Среди населяющих Землю организмов встречаются способные переваривать субстраты, в т.ч. техногенного происхождения. Например, недавно открыты бактерии-симбионты личинок восковой моли, способные переваривать полиэтилен [Yang et al., 2014]. Среди насекомых некоторые группы двукрылых способны развиваться в условиях, не пригодных для обитания или смертельных для других животных, в т.ч. в формалине, в абсолютном спирте, в 5%-ом растворе серной кислоты при pH –1, в щелочных лужах на полу засолочных и убойных цехов, сточных водах свиноферм, в водоемах, загрязненных мазутом и бензином [Кривошеина, 2007] [Прим. авт.].

робной активности. Корни могут рассматриваться как функциональные эквиваленты макро-беспозвоночных в результате их способности двигаться (путем выращивания новых верхушек) и их ограниченной способности использовать почвенные ресурсы питания, кроме минеральных форм, если они не связаны с микоризными грибами или не стимулируют бактериальную активность в их ризосфере. В отличие от корней, макроорганизмы также измельчают, фракционируют и увлажняют проглоченный материал, тем самым повышая микробную активность. Аналогию функций червей и растений выразил Д.Г. Жанзен (Janzen, 1985) утверждая, что «растения выносят свои кишки наружу», производя экссудаты, смесь усваиваемых углеводов и белков, которые запускают микробную активность и последующую минерализацию элементов питания в ризосфере. В кишках дождевых червей кишечная слизь является функциональным эквивалентом корневых экссудатов.

П. Лавель и соавторы [Lavelle et al., 1995] предположили, что: «анизосимбиотический мутуализм¹ среди почвенных организмов кажется ключевой особенностью функционирования почвы. Два основных процесса, происходящих в почве, т.е. разложение и оборот органического вещества и поддержание структуры почвы, определяются характером и эффективностью этих мутуалистических ассоциаций. Такие ассоциации позволили макроорганизмам с низкой способностью пищеварения использовать ресурсы относительно низкого качества, такие как органическое вещество почвы или древесина. Приобретение такой способности в ходе эволюции, вероятно, внесло значительный вклад в увеличение биоразнообразия почв и надземных частей экосистемы».

Также в работе П. Лавеля и соавторов рассматривается вопрос о связи эффективности переработки растительных остатков в кишечниках червей с температурой: при увеличении средней

¹ Анизосимбиотический мутуализм – мутуализм между организмами контрастных размеров.

температуры сообщества обычно имеют более низкий удельный вес популяций, питающихся опадом (эпигейные) или смесью почвы и подстилки (норные), к преобладанию популяций эндогейных, питающиеся средними и низкими концентрациями органического вещества почвы; по мере повышения температуры вдоль термо-широтной оси дождевые черви способны использовать пищевые ресурсы всё более низкого качества. В хвойных лесах Северной Европы дождевые черви питаются только подстилкой. В районах с умеренным климатом часть сообщества дождевых червей также поглощает почву с высоким содержанием органических веществ или подстилку, смешанную с почвой. На более низких широтах мезогумусные и олигогумусные дождевые черви обитают на почвах с низким содержанием органики. При более высоких температурах, вероятно, мутуалистическая система пищеварения более эффективна [Lavelle et al., 1995].

Возможно, именно с этой зависимостью от температуры связаны отмеченные Н. Бернье и Ж.Ф. Понжем [Bernier, Ponge, 1994] в ельниках во Французских Альпах эндогейные и норные виды червей и упомянутое Б.Р. Стригановой [2006] обилие в некоторых ельниках в Германии норных дождевых червей, формирующих гумус типа муль. Очевидно, существуют температурные пороги, лимитирующие мутуалистическое пищеварение эндогейных и норных видов червей в таёжной зоне, но позволяющие таким видам переваривать устойчивые, богатые полифенолами типы опада в климатических поясах с более высокой среднегодовой или среднелетней температурой.

П.Б. Рейх и Я. Олексин [Reich, Oleksyn, 2004], рассмотрев ряд гипотез:

- гипотеза связи температуры и физиологии растений (поскольку температура непосредственно влияет на скорости практически всех физиологических процессов, более высокие концентрации азота и фосфора могут компенсировать снижение

температуры, что подтверждается лабораторными исследованиями);

- гипотеза связи температуры и биогеохимии (чем выше температура, тем быстрее идёт разложение опада и оборот элементов питания) – первые две гипотезы являются альтернативными;

- гипотеза возраста почвенного субстрата (тропические почвы считаются в среднем более старыми, более выщелоченными и менее плодородными, и плодородие почв, в среднем отрицательно коррелирует с температурой региона);

- гипотеза вечнозеленых или опадающих листьев (регулярное возобновление опадающей листвы требует большего за сезон потребления элементов питания, –

проанализировали корреляции содержания азота и фосфора в листьях 1280 видов растений (рассмотренных как совместно, так и по группам: хвойные деревья, разнотравье, злаки, покрытосеменные древесные растения и кустарники) на 452 участках и связанных с ними средних индексов климата, пришли к выводу, что во всех пяти группах содержание азота снижается вместе со средней температурой региона до +5°C, далее выходит на плато. Во всех пяти группах содержание фосфора снижается и соотношение N/P возрастает с повышением температуры. При этом переход от лимитирования фосфором к лимитированию азотом происходит при 25°C, 20°C, 15°C и 12°C у хвойных деревьев, разнотравья, злаков и покрытосеменных древесных растений, соответственно. Покрытосеменные деревья функционируют при большем лимитировании фосфором и большем соотношении N/P, чем хвойные. Если вечнозеленые листья эффективны во влажных тропиках и при коротком вегетационном периоде в высоких широтах, то листопадным видам благоприятны средние широты. Гипотеза связи температуры и физиологии растений не нашла подтверждения.

Дж.Ф. Грайм (Grime, 2001) на основе идей и экспериментальных работ (собственных и других авторов) обосновал модель трофической динамики, основанной на положении о том, что на противоположных краях градиента продуктивности функционирование растительных сообществ опирается на разные механизмы. С увеличением продуктивности происходит переход от самозащиты растений (низкая пищевая привлекательность – контроль экосистемы снизу вверх) к косвенной защите растений плотоядными (контроль сверху вниз).

Согласно данной модели, при крайне низкой продуктивности, когда растительность состоит исключительно из стресс-толерантных организмов, защита от универсальных фитофагов настолько эффективна, что набор фитофагов ограничен небольшой биомассой специалистов, и хищники также могут быть чрезвычайно редкими и специализированными. При низкой продуктивности масса подстилки в экосистеме велика по отношению к живому компоненту, но жёсткая, с высоким содержанием лигнина и низкой концентрацией элементов питания, что делает её устойчивой к гниению и способной поддержать лишь сравнительно небольшую биомассу редуцентов. Механизмы, защищающие живые листья стресс-толерантов от фитофагов, сохраняют эффективность от разлагающих организмов, ограничивая почвенную биоту специализированными организмами, способными эксплуатировать относительно трудноразложимые субстраты. Особенно важны здесь микоризные грибы, связанные с корневыми системами деревьев и эрикоидных кустарников, эксплуатирующих бесплодные почвы. При повышении продуктивности эффективность защиты за счёт низкой питательности тканей снижается, и универсальные фитофаги более обильны, но сначала их недостаточно для того, чтобы стать крупным и надёжным источником пищи для хищников. На этой стадии наблюдается наибольшее видовое богатство растительности. Однако продуктивность в большей мере обусловлена

присутствием конкретных видов, чем развитием более богатой их смеси. Присутствие стресс-толерантных доминантов, особенно хвойных и эрикоидных, может иметь регрессивный эффект, при котором продуктивность и видовое богатство снижаются вследствие отложения труднорастворимого опада и снижения доступности элементов минерального питания. При самых высоких уровнях продуктивности возможны высокие скорости роста популяций фитофагов, привлекающие постоянное внимание хищников, которые эффективно подавляют их численность и защищают вкусную растительность. На этой стадии возрастает конкуренция, и видовое богатство снижается за счёт монополии доминирующих видов растений с высокой биомассой.

Эксперименты по проверке модели трофической динамики, проводившиеся на травяных экосистемах (например, Fraser, Grime, 1997), подтвердили наибольшую активность фитофагов на участках промежуточной продуктивности (биомасса растений при удалении беспозвоночных с помощью пестицидов возрастает только при среднем плодородии почвы, а при низком или высоком плодородии отсутствует статистически достоверное увеличение, по сравнению с контролем, биомассы растений при удалении беспозвоночных; наибольшее потребление фитофагами вносимых листьев салата на контрольных участках) и наивысшую активность плотоядных в наиболее продуктивных сообществах (это говорит о том, что в середине градиента продуктивности количество вкусного растительного материала достаточно для поддержки универсальных фитофагов, но не достигало уровня, необходимого для поддержания достаточной сильной, для подавления фитофагов, плотности плотоядных). Полевые наблюдения, на которые ссылается в монографии Дж.Ф. Грайм (Grime, 2001), касаются только сравнительно простых луговых или водных (морских) экосистем.

3.2. Микоризы – консорты разных эдификаторов

В теории эволюции в последние годы внимание привлекает концепция голобионта как единицы отбора в эволюции – крупного организма-«хозяина» и его симбионтов-микроорганизмов. Теория рассматривает всю разнообразную микробиоту, связанную с животным или растением, как часть эволюционирующего генома голобионта. Каждый голобионт адаптируется к внешней среде, конкурируя как целое с другими голобионтами. Если окружающая среда изменяется относительно быстро, один только геном хозяина может приспособиться недостаточно быстро, и вид может потерять конкурентоспособность и вымереть из-за относительно долгого времени генерации и поскольку только изменения ДНК зародышевой линии передаются следующему поколению. В периоды быстрых изменений окружающей среды эволюция сообщества микробов-симбионтов (включая, возможно, смену видов и горизонтальный перенос генов) происходит быстрее и может помочь голобионту выжить, размножиться и выиграть время, необходимое для эволюции генома хозяина [Zilber-Rosenberg, Rosenberg, 2008]. Количественный и качественный состав микробиоты ризосферы растения контролируется и внешней средой, и растением-хозяином. В качестве важного и характерного примера, соответствующего концепции голобионта в царстве растений, приводят микоризный симбиоз [Vandenkoornhuysе et al., 2015].

Микоризные грибы играют ключевую роль в наземных экосистемах, регулируя циклы элементов питания и углерода и влияя на структуру почв и функционирование экосистем, могут способствовать сокращению потерь элементов питания – эффективное усвоение снижает риск их потери в результате вымывания и денитрификации [van der Heijden et al., 2015]. На основе морфологических признаков и функций описаны несколько типов микориз. В приведённой в § 3.1. таблице из работы Ж.Ф. Понжа обращается

внимание на то, что разные типы микориз сопутствуют разным типам гумуса, и, шире, разным типам экосистем, различающимся по скорости и путям оборота органических и минеральных веществ.

Согласно модели Д. Рида и соавторов [Read et al., 2004] растения с эрикоидной микоризой имеют наименьшие концентрации элементов питания, наименьшие относительные скорости роста, и их опад разлагается наиболее медленно. Растения с эктомикоризой имеют промежуточные концентрации элементов питания и скорости роста, и их опад тоже очень устойчив, а растения с арбускулярной микоризой (АМ)¹ имеют самый высокое содержание элементов питания и скорости роста, и их опад разлагается быстро². Примерно 74% всех видов растений формируют арбускулярные микоризы, и лишь около 2% видов растений образуют эктомикоризы. Однако к эктомикоризным относятся представители хвойных и, из цветковых, семейств берёзовых и ивовых – основных групп древесных растений таёжной зоны.

Большинство микоризных растений и грибов выражают верность одному типу микоризы. Однако хорошо известные исключения включают большую группу хозяев, образующих и эктомикоризы, и арбускулярные микоризы (например, некоторые виды *Fagaceae*, *Eucalyptus*, *Populus*, *Salix*); всходы этих хозяев часто образуют арбускулярные микоризы, но зрелые растения становятся преимущественно эктомикоризными [Molina, Horton, 2015].

¹ Кроме перечисленных, существует ещё ряд типов микориз, растения-хозяева которых не играют существенной эдификаторной роли в таёжной зоне.

² Эта тенденция справедлива для таёжной и неморальной зон, но, видимо, не имеет глобального значения – исследования О. Вальверде-Баррантеса и соавторов [Valverde-Barrantes et al., 2017] показали, что тип микориз не во всех таксономических (филогенетических) группах растений коррелирует с содержанием азота, полифенолов в листьях и корнях и другими признаками, определяющими скорость их разложения. Это ещё раз подчёркивает необходимость осторожного отношения к попыткам выявления глобальных тенденций в развитии экологических процессов и не меньшее значение выявления зональных закономерностей.

Для пионерных видов родов *Salix* и *Populus*, помимо мелких семян, увеличивающих активность распространения, пластичность, позволяющая формировать одновременно арбускулярные и эктомикоризы, может быть фактором, способствующим приживаемости в дёрне, где преобладают арбускулярно-микоризные травы, а связь с эктомикоризными грибами будет полезна, когда всё большая доля почвенного азота присутствует в виде аммония или в органической форме [van der Heijden et al., 2015]. Точно так же, многие виды грибов, формирующих эктомикоризы на корнях позднесукцессионных видов деревьев, способны переживать ранние стадии сукцессии на лесных видах трав и кустарничков [Molina, Horton, 2015]. Б.Д. Линдаль и А. Танлид [Lindahl, Tunlid, 2015: 1446] считают, что: «способность/стратегия разложения, по-видимому, не полностью следует дихотомии биотроф-сапротроф, но два функциональных параметра объединяются в более сложные схемы»¹.

По современным оценкам, 300–1600 таксонов грибов способны формировать арбускулярные микоризы, эктомикоризы ~ 20 000 таксонов (высказывалось предположение, что способность формировать эктомикоризы развивалась у разных групп грибов не менее 80 раз) и эрикоидные микоризы > 150 таксонов грибов [van der Heijden et al., 2015; Wurzburger et al., 2017]. При этом у разных таксонов растений эктомикоризы параллельно развились не менее 12 раз [Maherali et al., 2016; Wurzburger et al., 2017]. Несмотря на морфологическое единство структуры эктомикориз, формируемых разными партнёрами – растениями и грибами, – необходима осторожность в предположении о совпадении функций независимых эволюционных событий, так как каждая группа эктомикоризных растений и грибов может сохранять своеобразие

¹ По определению данных авторов, биотрофы – «гетеротрофные организмы, получающие основную долю своего метаболического углерода при симбиотическом взаимодействии с живыми клетками организма-хозяина».

свойств, полученных от их неэктоми-коризных предков [Wurzburger et al., 2017]. Лишь малая часть видов эктомикоризных грибов легко поддаётся культивированию и физиологическому описанию, поэтому возможные обобщения делаются на основе изучения небольшого числа видов, которыми можно легко манипулировать в лабораторных условиях [Read, Perez-Moreno, 2003].

Полифилетическое происхождение эктомикоризных грибов предполагает, что у них должно быть значительное разнообразие функций. Например, некоторые используют в основном неорганический азот, но большинство используют органические источники азота, другие эктомикоризные грибы способны растворять камни или получать элементы питания из других почвенных организмов (Brundrett, 2002).

Арбускулярно-микоризные симбиозы возникают между очень разнообразным набором видов растений, но одной группой грибов – *Glomeromycota*, эктомикоризный симбиоз происходит между ограниченным, но филогенетически широким набором растений и грибов (представляющим несколько эволюционных событий каждого партнёра), эрикоидный симбиоз возникает только у одной группы растений, но включает филогенетически разнообразные грибы (скорее всего, представляющие несколько эволюционных переходов грибов) [Brundrett. 2002; Wurzburger et al., 2017].

*Гл. 3. Связи моделей сукцессий и некоторых
почвообразовательных процессов*

Предполагаемые отношения глобального масштаба между распределением биомов
в Северном полушарии вдоль градиентов среды и роли доминирующих микоризных ассоциаций
в содействии захвата N и P характерными функциональными группами растений
(Read, Perez-Moreno, 2003)

Биомы	← Увеличение широты или высоты ←			
	Пустоши	Бореальные леса	Леса умеренного пояса	Луга
Почвы	Грубый органический гумус (мор) или торф	Поверхностная органика (мор или модер)	Буроземы (модер-муль)	Минеральные
Источники азота	мало минерализован- ные органо-протеины нет нитрификации	Органический-NH ₄ ограниченно минерализованный	NH ₄ – NO ₃ Минерализация	NO ₃ Преобладает нитрификация
Микоризы	Эрикоидная (иногда экто-)	Экто- (эрикоидная у нижних ярусов)	Экто- (AM у нижних ярусов)	AM- (редко экто-)

3.2. Микоризы – консорты разных эдификаторов

Активность грибных симбионтов	Широкие способности разлагать структурные и содержащие элементы питания полимеры	Значительные сапротрофные ¹ способности и эри- коидных, и эктоми- коризных грибов	Экто-грибы с низкими сапротрофными спо- собностями + много не сапротрофных АМ	АМ грибы с малыми или без сапро- трофных спо- собностей
	← Снижение рН почвы ←			
	→ Снижение доступности фосфора и соотношения P:N →			

¹ Понятие сапротрофности по-разному трактуется разными авторами, например, Б.Д. Линдаль и А. Танлид [Lindahl. Tunlid, 2015: 1444] дают такое определение сапротрофов: «Гетеротрофные организмы, получающие основную долю своего метаболического С из мертвого органического вещества, например свободноживущие разлагающие опад грибы». В приведённой выше таблице сапротрофность, очевидно, понимается как высокая способность разлагать устойчивые остатки растений, безотносительно того, используется ли углерод из продуктов их разложения в метаболизме данных грибов или нет.

Арбускулярные грибы – облигатные микоризообразователи¹, грибы эрикоидных микориз – повсеместные свободно живущие сапротрофы в кислых органических почвах [Read, 2001].

Арбускулярно-микоризные грибы связаны преимущественно с травяными, а эктомикоризы почти только с древесными жизненными формами растений, причем покрытосеменные составляют менее половины видов эктомикоризных деревьев, но подавляющее большинство арбускулярно-микоризных деревьев [Phillips et al., 2013]. При этом арбускулярно-микоризные виды деревьев в таёжной зоне обычно ограничены подлеском или ранними стадиями сукцессии [Phillips et al., 2013; Read, Perez-Moreno, 2003].

Симбионты арбускулярной микоризы могут принадлежать ко всем отделам растений: мохообразным, почти всем группам папоротникообразных, всем группам голосеменных и большинству семейств покрытосеменных. Представители отдела *Glomeromycota* могут быть ассоциированы и с цианобактериями, что предполагает наличие еще более древних, предковых форм симбиоза². Возможно, эти грибы появились более 1000 млн лет назад (ранее выхода растений на сушу согласно современным датировкам), и арбускулярно-микоризные симбиозы, таким обра-

¹ Анализ генома арбускулярно-микоризных грибов показал, что у них утрачены гены, кодирующие разложение лигноцеллюлозы, это означает, что большая часть перестройки клеточной стенки в процессе взаимодействия, межклеточного роста и внутриклеточного проникновения гифов гриба осуществляется растением-хозяином [Strullu-Derrien et al., 2018].

² Почвенные поверхностные микробные сообщества, содержащие грибы и водоросли, вероятно, были первыми наземными ассоциациями между грибами и фотосинтезирующими организмами [Дьяков, Сидорова, 2012; Brundrett, 2002]. Возможный пример древнего «лишайника» – «живое ископаемое» *Geosiphon pyriformis*. Молекулярными методами доказана его принадлежность к гломеромицетам. Его мицелий находится в глинистой влажной почве, а на поверхности выдвинуты небольшие (до 1 см высотой) грушеподобные пузыри, буквально набитые нитями цианобактерии *Nostoc*. Это единственный известный гломеромицет, формирующий не микоризу с корнями тканевых растений, а лишайниковую ассоциацию с цианобактерией [Дьяков, Сидорова, 2012; Gehrig et al., 1996].

зом, очень древние [Смит, Рид, 2012]. М.К. Брундретт [Brundrett, 2002] предполагает появление гломалевых грибов до 460–500 млн лет.

Ископаемые находки, напоминающие споры AM грибов, датируются силурийским и ордовикским периодами (440–410 млн лет назад), причём представители этой группы микоризных грибов являются партнёрами современных печёночных и антоцеротовых мхов, что даёт основание предполагать, что симбиозы растений и грибов сложились ещё до появления сосудистых растений (в то же время известно, что представители разных групп печёночников в ходе филогенеза приобретали, утрачивали и вновь приобретали способность к симбиозу с грибами) [Смит, Рид, 2012]¹. Возможно, однако, что первые симбиозы предков современных наземных растений с были сформированы не с Glomeromycota, а с более ранними формами, имеющими общих предков с другими линиями современных сапротрофных грибов [Strullu-Derrien et al., 2018].

Эктомикоризы могут формироваться базидиомицетами, реже зигомицетами и аскомицетами (среди последних есть близкие виды, формирующие эктомикоризы и эрикоидные микоризы). Появление микориз эрикоидного типа относят к раннему меловому периоду – около 140 млн лет назад, древнейшим известным найденным окаменелостям эрикоидных микориз около 80 млн лет [Смит, Рид, 2012; Brundrett, 2002; van der Heijden et al., 2015]. Р. Молина и Т.Р. Хортон [Molina, Horton, 2015] предполагают появление эктомикориз около 200 млн лет назад и связывают с подстилочными сапротрофными грибами. К. Струллу-Деррин и соавторы [Strullu-Derrien et al., 2018] приводят оценки появления эктомикориз у голосеменных (на основании предположительного срока расхождения их линий, формирующих эктомикоризы) в середине Пермского периода – около 270 млн лет, и у покрытосе-

¹ Г.А. Заварзин (2012) высказывал мнение, что в протерозое поверхность суши представляла собой сплошной ягельник.

менных – 100–109 млн лет назад, а эрикоидных микориз – в середине Мелового периода, 100–110 млн лет назад. Свободный мицелий арбускулярно-микоризных грибов играет значительную роль в увеличении объема почвы, в котором возможно эффективное поглощение элементов питания. Гифы распространяются в почве далеко за пределами поверхности корня или зоны корневых волосков, за пределы зон истощения элементов питания вокруг корней. Их малый диаметр позволяет проникать в почвенные поры, недоступные для корней, имеющих гораздо большую толщину, а также использовать наполненные раствором поры в почве при существенно более низких значениях водного потенциала, чем корни. Грибы арбускулярных микориз также могут эффективно конкурировать с почвенными микроорганизмами за недавно минерализованные элементы питания. Образование гиф требует меньших затрат углерода на единицу длины или площади поглощающей поверхности, чем развитие корней [Смит, Рид, 2012].

Эрикоидные микоризы в лесу ежегодно создают площадь поглощения до 70–112 м²/м² леса, а общая протяженность новых гиф микоризы, произведённых в год в 2,5 м² лесной подстилки, достаточна, чтобы простираться от полюса до полюса Земного шара [Leake et al., 2004].

Источники фосфора (и других элементов питания), доступные для арбускулярно-микоризных грибов, мало изучены. Пока нет доказательств образования АМ грибами как таковыми специфических агентов мобилизации нерастворимых фосфатов (хотя допускается вероятность локального повышения кислотности), и эффективность микориз обусловлена конкуренцией в эксплуатации почвы с резидентной микрофлорой в улавливании фосфатов, высвобождающихся при минерализации органики микроорганизмами, и предотвращении их иммобилизации в биомассе или сорбции на глинистых минералах. Свободный мицелий арбускулярно-микоризных грибов абсорбирует ортофосфаты из почвенного раствора и транспортирует фосфор к корням значительно

быстрее его свободной диффузии в почве. Имеются достоверные данные о том, что у АМ-растений повышается эффективность поглощения Zn и Cu, а также АМ-колонизация принимает участие в снижении накопления Zn и, следовательно, интоксикации растений в почвах с высоким содержанием этого элемента. Поглощение других микроэлементов через гифы свободного мицелия изучено в меньшей степени. Поглощение Mn у АМ-растений чаще всего снижается. Данные об участии арбускулярных микориз в питании растений азотом и калием противоречивы, что даёт основания для предположений о различиях способности разных видов грибов (и/или их сочетаний с разными видами растений) в этих процессах [Смит, Рид, 2012].

Не вызывает сомнений, что АМ-колонизация оказывает влияние на водный обмен растений, но этот эффект, возможно, обусловлен улучшением питания. АМ-колонизация может оказывать влияние на засухоустойчивость способами, не связанными напрямую с водным обменом растений. Доступность воды выше в хорошо структурированных почвах, поэтому могут быть весьма важны эффекты АМ-колонизации в отношении структуры почвы и стабильности агрегатов. Способность арбускулярно-микоризных грибов стабилизировать почвенные агрегаты даёт основания для предположений, что арбускулярные микоризы участвуют не только в питании растений, но и в формировании особенностей структуры почвы, характерной для гумуса муть [Смит, Рид, 2012].

Эктомикоризные и эрикоидно-микоризные грибы обеспечивают растениям до 80% азота и фосфора, рост и выживание многих видов растений зависят от этих симбионтов [Read, Perez-Moreno, 2003; Смит, Рид, 2012; van der Heijden et al., 2015]. По мнению Д. Рида и соавторов [Read et al., 2004], эрикоидные и эктомикоризы объединяет видимое сродство с характерными для таёжной зоны кислыми органическими почвами, имеющими низкую доступность основных элементов питания – азота и фосфора. Эти свойства непосредственно связаны с характером бедно-

го элементами питания устойчивого опада, производимого их растениями-хозяевами, и одним из определяющих признаков этих экосистем является совмещение признаков опада растений с адаптированными к ним микоризными ассоциациями.

Эктомикоризные грибы поглощают из растения больше углерода, чем арбускулярно-микоризные, затрата, которая, вероятно, компенсируется способностью этих грибов получать доступ к пулам элементов питания, недоступным для арбускулярно-микоризных грибов. Сравнение бореальных лесов с их аналогами в более умеренных и низких широтах показывает, что бореальные системы отличаются непропорционально большим годовым балансом направления к корням и населяющей их микоризе элементов питания и потока CO₂ из почвы [Read et al., 2004]. Выдвинута гипотеза, что в условиях малого поступления азота в области градиента с повышенной кислотностью автотрофы увеличивают долю продуктов фотосинтеза, направляемых в подземную часть (Högberg et al., 2003, 2006).

Работы Р.В. Рюсса и соавторов в лесах черной ели (*Picea mariana*) на почвах гумусового типа внутренней Аляски выявили, что 84% тонких корней развиваются в 20 см от поверхности вышележащего мохового покрова, почти 100% тонких корней первого порядка микоризные. Эти корни, срок жизни которых оценивается в 108 дней, даже без учёта обширных систем внекорневого мицелия, поглощают 56% общей продукции. Расчёты, основанные на оценках оборота корней, свидетельствуют о том, что объём цикла азота через опад тонких корней примерно в шесть раз больше, чем через опад хвои (Ruess et al., 2003).

Несмотря на значительную биомассу и связанный сток фиксированного углерода, фактическая «стоимость» микориз для растений может быть незначительна, потому что колонизация микоризными грибами снимает лимитирование побегов азотом и фосфором, ведёт к существенному увеличению площади листьев и может увеличить фотосинтез [Leake et al., 2004; Read, Perez-

Moreno, 2003]. О. Франклин и соавторы развивали теорию «экологического рынка», согласно которой растения увеличивают передачу продуктов фотосинтеза микоризным грибам при дефиците элементов питания и сокращают её при достатке питания, а грибы, соответственно, увеличивают передачу растениям элементов питания в ответ на увеличение поставок углеводов, т.е. в мутуалистических симбиозах действуют такие «рыночные механизмы», как «выбор оптимальных торговых партнёров» (растение-хозяин распределяет своих партнёров, чтобы минимизировать общие издержки в расчёте на единицу ресурса) и взаимные выгоды, то есть, взаимность благоприятного поведения по отношению к партнёру [Franklin et al., 2014]¹.

Косвенным подтверждением «рыночной» теории О. Франклина и соавторов могут послужить эксперименты О.Л. Нильсона и Х. Валландера [Nilsson, Wallander, 2003] по изучению реакции микориз на удобрение еловых лесов минеральными азотными удобрениями, показавшие существенное снижение образования эктомикоризными грибами внешнего мицелия и формирования плодовых тел, что дало авторам основания высказать предположение, что при обеспеченности азотом деревья стали передавать грибам меньше органических продуктов фотосинтеза. В исследовании Л.Ж. Россу и соавторов [Rossow et al., 1997] в Финляндии объедание зайцами и лосями побегов раннесукцессионных ив и тополей на речном аллювии привело к снижению доли тонких корней, колонизированных эктомикоризой, по сравнению с участками, огороженными от воздействия фитофагов, что авторы исследования связывают с уменьшением фотосинтеза объединёнными растениями. Эксперименты П.В. Фланагана и К. Ван Клива [Flanagan, Van Cleve, 1983] по удобрению бедных почв в центральной Аляске показали, что добавление азота и фосфора отдельно и в сочетании приводило к снижению скорости

¹ Теория «экологического рынка» в более общем виде рассматривалась и ранее. См., напр., обзорно-аналитическую статью: Schwartz, Hoeksema, 1998.

разложения подстилок хвойных и лиственных древостоев на 30–50%, что можно интерпретировать как результат снижения поступления продуктов фотосинтеза от растений к микоризным грибам и снижения ферментной активности грибов.

Филлипс и соавторы [Phillips et al., 2013] развивали гипотезу, что различные признаки арбускулярно-микоризных или эктомикоризных древостоев могут существовать в результате различий их «экономик питания» (т.е. первичных форм элементов питания, используемых растениями и микробами) и назвали эту структуру микоризно-ассоциированной экономикой элементов питания. В почвах, где преобладают арбускулярно-микоризные деревья, происходит «неорганическая» экономика элементов питания, обусловленная быстрой минерализацией соединений углерода благодаря высокому химическому качеству опада их листьев. Как следствие, азот быстро преобразуется из органических форм (белки, хитин, аминокислоты и т.д.) в неорганические формы (аммоний и нитрат) сообществом микробов, в котором доминируют свободноживущие бактерии и грибы. В экономике элементов питания неорганический азот является основным источником азота питания растений и основной формой потерь азота из-за вымывания. Основная роль гифов арбускулярно-микоризных грибов заключается в сборе неорганических питательных веществ, выделяемых сапротрофными микробами из подстилки и органического вещества почвы. В лесах с доминированием эктомикоризных деревьев происходит «органическая» экономика элементов питания. Медленное разложение подстилки в этих почвах приводит к большему накоплению органического вещества, а значительная часть элементов питания существует в органических формах. Большая доля выделенного под землю углерода используется эктомикоризными грибами для получения элементов питания из органического вещества почвы и, таким образом, эктомикоризные растения могут напрямую получать доступ к некоторым формам органического азота и фосфора. Из-за консерва-

тивного оборота азота по этому пути и подкисляющей природы опада большинства видов эктомикоризных деревьев, мало азота становится доступно для окислителей аммония, а скорости нитрификации и потери выщелачивания нитратов низки. Также Филлипс и соавторы [Phillips et al., 2013] приводят литературные данные, что в ответ на повышение осаждения азота из атмосферы арбускулярно-микоризные деревья повышают первичную продуктивность, а у эктомикоризных деревьев реакция менее однозначна¹.

М. Лу и Л.О. Хедин (Lu, Hedin, 2019) разработали модель, согласно которой растения в симбиозе с микроорганизмами развили функционально различные стратегии «торговли» фотосинтетически приобретённым углеродом, чтобы бороться за лимитированные элементы питания почвы: (1) стратегия мусорщика (scavenging strategy) – подбирания доступных для растений питательных веществ (например, нитраты, фосфаты и аминокислоты) в симбиозе с грибами арбускулярной микоризы; (2) стратегия добывания (mining strategy) – органически связанных элементов питания в симбиозе с экто- и эрикоидными микоризами; (3) приобретения атмосферного азота в симбиозе с азотфиксирующими бактериями/актиномицетами (fixer strategy).

Согласно классификации Е.Г. Ли [Leigh, 2010], микоризные симбиозы можно отнести к категории: долгосрочные мутуализмы с разделением труда, где каждый партнёр ведёт себя в пользу других партнёров; допускаются выбор партнёра и санкции в отношении неэффективных партнёров.

Для некоторых эрикоидно-микоризных грибов в лабораторных условиях доказана способность разлагать ряд фенольных кислот, в т.ч. танины, что может обеспечить им доступ к белковому азоту, связанному с фенольными соединениями. Исследова-

¹ По реакции эктомикоризных растений см, напр, обзор Н. Wallander, 2006.

ния прямого участия эрикоидно-микоризного симбиоза в мобилизации азота из растительных остатков самих вересковых показали, что только для растений, культивируемых в условиях эрикоидно-микоризного симбиоза, доступен азот, содержащийся в предложенных субстратах [Смит, Рид, 2012]. Однако эрикоидные микоризы уступают в способности расщеплять кольца ароматических компонентов лигнина древоразрушающим грибам «белой гнили», имеющим специфические ферменты, предполагается, что эрикоидные микоризы используют более примитивный и менее эффективный способ деструкции полифенолов, наблюдаемый у грибов «бурой гнили», – выделение перекиси водорода и гидроксильных радикалов [Read, Perez-Moreno, 2003]. Сравнение концентраций фосфора в тканях вересковых растений, выращенных в лаборатории при эрикоидно-микоризной колонизации или без нее, показало, что грибы способны увеличивать доступ к этому элементу так же, как и к азоту [Read et al., 2004; Смит, Рид, 2012].

Микоризованные корни имеют повышенную устойчивость к потенциальным почвенным патогенам. В частности, микоризные грибы индуцируют у растений синтез защитных фенолов – флавоноидов. Не исключено, что грибы не только активизируют фенольный метаболизм в зараженных растениях, но передали в растительный геном с помощью горизонтального переноса гены важнейших ферментов, контролирующих синтез фенолов. Это предположение было высказано после изучения эволюции структуры ключевого фермента метаболизма фенолов – фенилаланинаммониумлиазы у бактерий, растений и грибов [Дьяков, Сидорова, 2012; Emiliani et al., 2009].

Л.М. Богар и К.Г. Пей [Bogar, Peay, 2017] предположили, что среди грибов действуют те же закономерности, что и у растений, и более эффективные в мобилизации элементов питания из трудно разложимых субстратов вытесняют более требовательные к богатству питания виды, как это следует из модели Тильмана. При

этом сообщества эктомикоризных грибов в сходных средах обычно совпадают по схожим профилям использования ресурсов, несмотря на различия таксономического состава и явное разделение ресурсов между разными таксонами грибов.

Лабораторные исследования показали, что эктомикоризные грибы имеют низкую способность высвобождать азот и фосфор из комплексов протеин–танин, по сравнению с сапротрофами и коллегами по эрикоидной микоризе. Поэтому динамическое взаимодействие между микоризными и сапротрофными сообществами может иметь решающее значение в формировании каскадов биогенного круговорота элементов питания, приобретённых мицелием сапротрофного гриба и бактериальных клеток из более устойчивых источников, впоследствии могут стать доступны для эктомикориз из других погибших организмов. Лабораторные эксперименты дают основания для гипотез, что эктомикоризы используют в качестве источника азота останки почвенной микрофауны – нематод, коллембол и т.п., а также грибов [Смит, Рид, 2012]. Некоторые эктомикоризные грибы способны высвобождать фосфор, калий и кальций из горных пород [Read 2004; Смит, Рид, 2012].

В то же время ряд эктомикоризных грибов производит «артиллерию» необходимых типов ферментов, разрушающих такие физические барьеры, как клеточные стенки и кутикулы, и мобилизацию элементов питания, связанных с фенолокислотами, танинами и лигнином. Эктомикоризные грибы способны эффективно приобретать фосфор из всех основных органических и неорганических пулов в почве. Эктомикоризные грибы довольно неэффективны в качестве первичных разлагателей опада, но вносят большой вклад в круговорот элементов питания из частично ферментированного опада. Поглощение эктомикоризами азота и фосфора может снизить активность некоторых сапротрофов, например, древоразрушающих грибов, поскольку в древесине может быть недостаточно этих элементов, и для активизации раз-

ложения грибы переносят эти элементы по сетям своего мицелия в древесину из других источников. Взаимодействие между грибами не ограничивается прямой конкуренцией за элементы питания, но может также включать «активные боевые действия», приводящие к торможению роста и гибели мицелия конкурента. Во время таких взаимодействий может происходить обмен элементами питания, в т.ч. поглощение его из некромассы конкурента (и сапротрофные, и микоризные грибы содержат гораздо более высокие концентрации лимитирующих рост растений азота и фосфора, чем обычно встречаются в лесной подстилке). Исход взаимодействия между двумя группами грибов может быть тонко сбалансирован так, что микориза может сменить сапротроф в одном участке почвы и утратить позиции в других местах. Взаимодействия между мицелиями эктомикоризных и сапротрофных грибов очень динамичны как во времени, так и в пространстве [Leake et al., 2003].

Проанализировав данные публикаций о содержании углерода и азота и проценте глины в почвах лесов и лугов тропического, умеренного и бореального поясов на глубине до одного метра, К. Эверилл и соавторы [Averill et al., 2014] обосновали гипотезу, что растения через свои симбионты-грибы непосредственно конкурируют со свободноживущими редуцентами за азот почвы. За счёт лучшего снабжения доступным органическим веществом (от фотосинтезирующих симбионтов – зелёных растений), экто- и эрикоидно-микоризные грибы быстрее получают доступ к содержащемуся в устойчивых органических соединениях азоту и, обедняя этим элементом питания подстилку, усиливают лимитирование им свободноживущих сапротрофов, что приводит к замедлению разложения подстилки приблизительно в 1,7 раза по сравнению с участками, где экто- и эрикоидно-микоризные грибы отсутствуют; почва в экосистемах с доминированием эрикоидно- и эктомикоризных растений, содержит на 70% больше углерода на единицу азота, чем почва в экосистемах с доминированием

арбускулярно-микоризных растений, и эта зависимость справедлива для всех биомов. Подчёркивая, что конкуренция между микоризными грибами и свободноживущими сапротрофами не менее важна для контроля за разложением, чем химические свойства почвы, К. Эверилл и соавторы связывают скорость разложения либо накопления органического вещества в почве именно с типом микориз, ставя под сомнение непосредственное влияние на неё химического состава опада доминирующих экто- и арбускулярно-микоризных растений (считая это влияние косвенным), однако, на наш взгляд, противопоставлять связи данных явлений с типом микориз или составом опада нецелесообразно. Эти признаки – результат коэволюции голобионта растений и грибов.

Дж.М. Тальбот и соавторы [Talbot et al., 2013], на основании исследований сообществ эктомикориз и сапротрофов в лесу сосны Бишопа (*Pinus muricata*) выдвинули альтернативную гипотезу о том, что структура и активность сообщества эктомикориз влияет на разложение богатых элементами питания биополимеров в почвах, а сапротрофные сообщества в первую очередь регулируют разложение богатых углеродом биополимеров, и вклад эктомикориз в более крупномасштабные циклы углерода и элементов минерального питания почвы может происходить в основном через внешние гифы вне ризосферы.

Эта точка зрения подтверждается исследованиями Б.Д. Линдаля и соавторов [Lindahl et al., 2007], изучавших в центральной Швеции сообщества грибов в разных слоях подстилки соснового леса с подлеском из кустарничков (*Vaccinium vitis-idaea* и *Calluna vulgaris*) и мхов (*Pleurozium schreberi* и *Dicranum majus*). В этой работе показано, что в свежем опаде сосны (горизонт L) доминируют сапротрофные виды грибов, которые на 3–5-й год сменяются экто- и эрикоидно-микоризными видами (в горизонте F). При этом на стадии разложения свежего опада происходит заметное снижение соотношения содержания углерода к азоту, а при коло-

низации микоризными грибами наблюдается несколько меньшее, но достоверное уменьшение доли азота. В отмерших частях мхов отмечены и сапротрофные, и микоризные виды грибов.

По мнению С.Э. Смита и Д.Дж. Рида (2012), можно предполагать, что помимо совместного влияния факторов почвы и климата на состав автотрофного сообщества каждого биома, также происходил отбор микоризных симбионтов и микориз, подходящих для данного комплекса условий среды. Сочетание климатических и почвенных факторов в каждой области градиента широты или высоты способствует отбору типа микориз, имеющего функциональные атрибуты, необходимые для процветания обоих партнёров в данных условиях.

Эктомикоризный симбиоз доминирует в лесах, в которых сезонно холодный и сухой климат препятствует разложению, и является преобладающей формой симбиоза в высоких широтах и на больших высотах. В отличие от этого, арбускулярно микоризные деревья доминируют в асезонных теплых тропических лесах и встречаются с эктомикоризными деревьями в умеренных биомах, в которых сезонно теплый и влажный климат усиливает разложение. Переходы между лесами, в которых доминируют эктомикоризные или арбускулярно микоризные деревья, происходят относительно резко вдоль обусловленных климатом градиентов разложения; эти переходы, вероятно, вызваны положительной обратной связью между растениями и микроорганизмами. Управляемый климатом глобальный градиент симбиоза содержит чётко определенное количественное понимание микробных симбиозов в глобальном масштабе и демонстрирует критически важную роль микробных мутуализмов в формировании распределения видов растений [Steidinger et al., 2019].

А. Хагенбо и соавторы [Hagenbo et al., 2019] показали, что в хроносери (от 12 до 158 лет) сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) эффективность использования выделяемого растением-симбионтом углерода на рост эктомикоризных грибов сни-

жается с возрастом древостоя, связывая это с увеличением соотношения содержания углерода к азоту в опаде, сопровождаемым сменой в почвенном покрове злаков вересковыми кустарничками и сукцессией видового состава самих эктомикоризных грибов от иммобилизующих большое количество азота в собственной биомассе до синтезирующих более активные ферменты-деструкторы опада и вкладывающих больше углерода в производство ферментов (и связанное с этим дыхание) относительно собственного роста.

Эффективность мобилизации ресурсов минерального питания разными ассоциациями микоризных грибов и снабжения ими растений может сильно различаться. Иллюстрацией этого могут служить наблюдения Дж.У. Димблби – при возобновлении сосны и берёзы на вересковой пустоши в Англии (на песчанике, подстилаемом на глубине 0,5 м железным пэном) берёза образовывала микоризы только в гнилых пнях и старых корнях сосны, а также в «торфяных карманах» (ресурсы питания которых, видимо, недоступны эрикоидным микоризам), а у сосны формирование микориз вообще не было отмечено [Dimbleby, 1953] (возможно, это связано с подавлением эктомикориз сосны эрикоидными микоризами вереска).

В ходе работ по использованию состава микоценозов в качестве индикаторов изменения окружающей среды было выявлено, что многие почвенные грибы образуют тёмноокрашенный мицелий, синтезируя и аккумулируя меланиноподобные пигменты, которые после отмирания и лизиса мицелия накапливаются в почве в составе почвенного гумуса, и резистентность этих грибов к ряду экстремальных воздействий, в том числе и антропогенных, объясняется наличием в их клеточной стенке меланиновых пигментов [Терехова, 2007]. Эксперименты по сравнению биодеградации меланинов ряда видов грибов с гуминовыми кислотами почв и бурого угля показали, что меланины грибов легче разрушаются почвенной микрофлорой, но после ряда химических пре-

вращений стали больше походить на гуминовые кислоты и должны вносить значительный вклад в стабильную органическую фракцию почвы [Zavgorodnyaya et al., 2002].

Полевые исследования на севере Швеции показали, что в лесах ранней стадии сукцессии выше численность эктомикоризных грибов, связанных с быстрым оборотом биомассы и некромассы мицелия, эффективной мобилизацией азота, а в лесах поздней стадии сукцессии возрастает доля эрикоидных микориз, потенциально способствующих долгосрочному накоплению гумуса за счёт производства устойчивых к разложению меланизированных гиф [Clemmensen et al., 2013, 2014]. На основе результатов своих наблюдений их авторы поставили под сомнение «предыдущую догму о том, что накопление гумуса регулируется в первую очередь сапротрофным разложением надземной подстилки, и предусматривают альтернативный процесс, в котором органические слои растут снизу за счёт непрерывного добавления недавно фиксированного С к профилю органического вещества в виде остатков корней и связанного с ними мицелия» [Clemmensen et al., 2013: 1618]¹.

В эксперименте в южных Аппалачах (Северная Каролина, США) с использованием танинов, химически изолированных из эрикоидно- и эктомикоризных растений, соединённых *in vitro* с белком, меченным изотопом ¹⁵N, показано, что азот танино-белковых комплексов эрикоидно-микоризного вида *Rhododendron maximum* L. менее биодоступен (больше задерживается в

¹ Попытки О.Ж. Вальверде-Баррантеса и соавторов [Valverde-Barrantes et al., 2017] выявить глобальные связи признаков корней с процессами разложения листового и корневого опада показали слабые связи типа микориз с диаметром сосущих корней, содержанием в них азота и соотношением площади листьев к их массе. Сдвиги морфологии корней и листьев развились среди растений нескольких филогенетических линий, но не все они перешли к приобретению новых микоризных партнеров. Это ещё раз подчёркивает необходимость осторожного отношения к попыткам выявления глобальных взаимосвязей между разными факторами и признаками растений и необходимость выявления закономерностей, действующих в пределах отдельных природных зон или регионов.

органическом веществе почвы), чем танино-белковых комплексов местных берёз и дуба, и рододендрон больше поглощает меченый изотоп азота, чем арбускулярно- и эктомикоризные растения из танино-белковых комплексов любого происхождения [Wurzburger, Hendrick, (2009)¹].

В лабораторном сравнительном исследовании эрикоидно- и эктомикоризных растений (черники, вереска и сосны), проведённом финскими исследователями, показано, что корни эрикоидных растений содержат больше фенольных соединений и конденсированных танинов, чем корни сосны, и вересковые сильнее, чем сосна, снижают pH почвы; высказано предположение, что эрикоидные растения отличаются от сосны по стратегиям поглощения азота, более предпочитая органические его источники [Adamczyk et al., 2016].

Хвойные являются хозяевами широкого спектра грибов, но локальное разнообразие грибов в их местообитаниях обычно ниже, чем в лиственных лесах умеренного пояса. Это объясняют более кислым опадом хвойных, причем несколько недавно эволюционировавших линий эктомикоризных грибов ассоциируются только с хвойными, что может быть связано с их предпочтением кислых почв [Tedersoo, Brundrett, 2017]. Относительно простые структуры сообществ растений пустоши и бореальных лесов во многом могут быть объяснены с точки зрения конкурентного исключения других функциональных групп, эрикоидно- и эктомикоризными грибными симбионтами [Read et al., 2004].

Деревья требуют для эффективного роста несколько более глубокую аэрируемую зону, чем вересковые растения.

Анализ градиента условий среды, вдоль которого растения с микоризой эрикоидного типа постепенно становятся преобладающими, показал, что такие сообщества возникают в основном при очень низких концентрациях элементов питания. Их присутст-

¹ Также известно, что опад *Rhododendron maximum* угнетает активность дождевых червей [Van Breemen, Finzi, 1998].

вие в теплых средиземноморских областях в виде «сухих верещатников» или формаций «песчаных равнин», а также в субальпийских местообитаниях подчеркивает, что главную роль в определении распространения таких сообществ играет скорее обеспечение питанием, чем климатические факторы. Ответной реакцией на низкую доступность азота и фосфора является перевод большей доли фиксированного углерода в структурные компоненты лигнина и целлюлозы, а не в молекулы, содержащие фосфор, или в белки, т.е., процесс, непосредственно ведущий к склерофиллии и появлению остатков с высоким отношением C/N и значительной устойчивостью к разложению. Они накапливаются в поверхностных слоях почвы и обеспечивают среду, в которой развиваются эрикоидно-микоризные корни [Смит, Рид, 2012]. При этом имеются данные о неспособности эрикоидной микоризы эффективно ассимилировать нитрат; в то время как эктомикоризы способны переключаться с использования органических источников азота (аминокислот) на NH_4 [Read et al., 2004].

Эктомикоризный мицелий эффективен и в усвоении из почвы минерального азота. В ходе полевого эксперимента в Швеции в апреле в хвойном лесу с активными микоризными сетями содержалось 4,6 мкг NH_4 и 0,2 мкг NO_3 на грамм почвы, а на участках, изолированных от мицелия эктомикориз, этот показатель возрос до 68,7 мкг NH_4 и 0,8 мкг NO_3 на грамм почвы. Сокращение потока азота путём аммонизации и эффективное извлечение минеральных форм азота эктомикоризами позволяет практически полностью исключить потери азота из экосистемы при вымывании. Использование эктомикоризами органического азота не только сокращает обычный цикл азота и значительно снижает энергетические затраты при его усвоении грибами, но, получив монополию на азот, микоризные грибы могут оказать помощь их растениям-хозяевам в борьбе с другими гильдиями растений, такими как арбускулярно-микоризные травы и некоторые листовенные деревья [Leake et al., 2004].

В краткосрочных лабораторных экспериментах по добавлению минерального азота эктомикоризные грибы показали значительное увеличение дыхания, но реакции разных видов грибов различались пятикратно. В полевых экспериментах долгосрочное (>10 лет) удобрение лесных участков азотом снизило рост мицелия эктомикориз на 50%. Однако в сетчатых мешках с песком, смешанным с апатитом, удобрение лесных участков азотом не тормозило рост эктомикоризного мицелия при росте потребления фосфора [Leake et al., 2004].

В условиях улучшенного минерального питания в таёжной зоне наблюдается процесс конкурентного исключения эрикоидных и эктомикориз. На севере Швеции проведены исследования микробной биомассы, активности и структуры сообществ на склоне на песчаном подзоле вдоль градиента гидрохимии и продуктивности растений, охватывающего значительную часть изменчивости ландшафтов бореальных лесов. На расстоянии 90 м 130-летний редкий сосняк кустарничковый (продуктивность ствольной древесины 2,9 м³/га/год) ниже по склону сменился ельником низкотравным, а далее, в месте локальной разгрузки грунтовых вод, обогащенных Са и Mg, – всё более густым ельником высокотравным того же возраста (продуктивность 8,0 м³/га/год). Кислотность почвы снизилась по градиенту от экстремальной (рН 3.5) до близкой к нейтральной (рН 6.4). По всему градиенту слой подстилки до 7 см толщиной, в верхней части градиента в нём преобладает малоразложившийся опад, гумусированный подгоризонт очень тонкий, но последовательно увеличивается и на нижнем конце градиента преобладает. Соотношение C/N в слое мор почвы снизилось с 39 в сосняке кустарничковым до 17 в ельнике высокотравным, общий пул азота в слое мор повысился в 3,6 раза, со сменой преимущественно органических форм азота на неорганические с преобладанием нитратов. Химический анализ показал снижение доли характерных для грибов микробных жирных кислот, с 15% до 1%, при этом среди

них снизилось содержание жирных кислот, характерных для эрикоидных и эктомикориз, и удвоилось характерных для арбускулярной микоризы [Högberg et al., 2003, 2006].

На северных вересковых пустошах волосовидные корни таких растений-доминантов, как *Calluna vulgaris*, *Erica* spp. и *Vaccinium* spp., обычно расположены на глубине 10 или менее сантиметров почвенного профиля, где они тесно контактируют с подстилкой. Интересно, что когда травянистые растения, к примеру, *Molinia caerulea*, *Eriophorum vaginatum* и *Carex* spp. сосуществуют с вересковыми кустарниками, их корни концентрируются в почве на больших глубинах, так что две группы растений не конкурируют между собой за одни и те же ресурсы питания. К тому же травы могут быть колонизированы арбускулярно-микоризными грибами, что также представляет собой отдельную стратегию получения элементов питания. Д. Рид предложил модель, показывающую как отдельные мутуалистические взаимодействия, вместе с изменениями распространения и анатомии корней, могут способствовать сохранению видового разнообразия в сообществах северных верещатников посредством использования различных источников основного лимитирующего элемента, азота (Read, 1993). Согласно этим представлениям, сосуществование вересковых, бобовых и насекомоядных растений, обычно наблюдаемое в верещатниках с умеренной кислотностью, обусловлено способностью растений к использованию различных источников азота, из органического вещества почвы, атмосферы и поедаемых насекомых соответственно. Модификации структуры, особенно образование аэренхимы, помогают корням осоковых, таких как пушица влагалищная (*E. vaginatum*), проникать в заполненные водой горизонты и усваивать азот из источников, недоступных группам растений с поверхностными корневыми системами [Смит, Рид, 2012].

Одними из первых среди эктомикоризных грибов в верхней части профиля появляются виды, избирательно колонизирующие

отмершие мхи [Смит, Рид, 2012]. На песчаных подзолистых почвах в сосняках с ярусом вересковых кустарничков отмечено, что наличие кустарничков оказывает влияние на распространение эктомикоризных корней. Если деревья растут в отсутствие кустарничкового яруса, их тонкие корни в поверхностном органическом горизонте в основном сконцентрированы в слое опада и ферментативном горизонте. Однако на участках, где имеется кустарничковый ярус, распространение эктомикоризных корней подавляется в нескольких сантиметрах от переходной зоны гумус – минеральный горизонт [Persson, 1983; Смит, Рид, 2012].

А. Рослинг и соавторы, работая в сосново-еловом бореальном лесу, подтвердили полученные ранее данные о том, что поверхностные органические горизонты подзолистых почв наиболее интенсивно используются тонкими корнями. Однако, значительное количество эктомикоризных корневых окончаний встречается в минеральных горизонтах, и из-за большей толщины минеральных слоёв почти две трети (65%) общего числа кончиков корней были найдены в минеральной почве. Половина выявленных таксонов грибов связана именно с этими субстратами. Минеральные горизонты, наиболее заселённые эктомикоризными корнями, относились к элювиальным, располагающимся непосредственно под органическим горизонтом, и иллювиальным. Это зоны, из которых вымываются органические соединения, или зоны их осаждения. Видовой состав сообществ грибов, населяющих органические и минеральные горизонты, различается. Гифы могут формировать каналы и трещины в карбонатных минералах, например полированный мрамор за 4 месяца был колонизирован эктомикоризой сосны. Локализация некоторых грибов-симбионтов именно в минеральных горизонтах почвенного профиля привела к предположению об их непосредственном участии в растворении минералов и вкладе в процессы подзолообразования (Rosling et al., 2003).

Подробные исследования Н. Ван-Бримена и соавторов показали, что эктомикоризные грибы «сверлят» бесчисленные узкие цилиндрические поры (диаметром 3–10 мкм) в устойчивых к выветриванию минералах, что отмечено в каждом из 12 подзолистых горизонтов, изученных для этой цели по всей Европе. На резких границах подзолистого и иллювиального горизонтов особо заметно, что и гифы грибов резко сокращаются ниже этой границы. Это предполагает непосредственную роль «каменядных» микоризных грибов в оподзоливании, тесную связь между оподзоливанием и выветриванием минералов. Однако это явление нельзя считать повсеместным. Трубчатые поры были редкостью в кислых бурых лесных почвах под широколиственными лесами (дуб, бук) в Нидерландах и Дании [van Breemen et al., 2000].

Р.М.С. Торли и соавторы показали, что кальцит-содержащие гранулы под эктомикоризными видами деревьев выветриваются значительно быстрее, чем под арбускулярно-микоризными деревьями, и связывают этот эффект не только с большим подкислением почвы эктомикоризными деревьями, например с действием фермента карбоангидразы, катализирующей преобразование почвенного CO_2 в угольную кислоту, являющуюся основным абиотическим агентом выветривания минералов почвы, но и с активностью низкомолекулярных органических кислот, прежде всего щавелевой [Thorley et al., 2015]. Ж. Куирк и соавторы на основании экспериментов с изотопными метками $^{14}\text{CO}_2$ связывают активизацию выветривания минералов с продвижением от арбускулярных к эктомикоризным грибам с увеличением распределения продуктов фотосинтеза в сетях микоризного мицелия между этими типами микориз [Quirk et al., 2014].

Исследования на основе анализа ДНК фрагментов гиф из разных горизонтов почвы леса сосны смолистой (*Pinus resinosa*) в Пенсильвании, свидетельствуют о кластеризации групп микоризных грибов в определенных нишах в почвах хвойных лесов.

Выделены шесть различных групп: специалисты слоя опада, генералисты слоя опада, виды ферментативного слоя, слоя гумуса, иллювиального слоя, и межслойные генералисты (Dickie et al. 2002). Предполагается, что распределение видов грибов по слоям почвы в большей мере вызвано межвидовой конкуренцией, чем химическими свойствами почвы. Также предполагается разделение видов грибов на ранние, играющие важную роль в колонизации вновь возникших корней хозяев, особенно в нарушенных местообитаниях с небольшим количеством активного мицелия, колонизирующие корни всходов на нарушенных местообитаниях, и грибы поздних стадий, характерные для зрелых лесов. Ранние грибы уступают в конкурентоспособности поздним [Bogar, Peay, 2017].

Имеются данные о повышении устойчивости эктомикоризных растений к алюминию, кадмию, меди, свинцу, никелю и цинку [Смит, Рид, 2012], эрикоидно-микоризных – к алюминию, цинку, меди, мышьяку и железу (а также способности снабжать растение железом при его дефиците) [Смит, Рид, 2012; Read, 2001].

На основе исследований 55 североамериканских видов деревьев умеренного пояса (30 эктомикоризных и 25 арбускулярно-микоризных) из 550 географически различных популяций, расположенных в основном в смешанных лесах, Дж.А. Беннетт и соавторы [Bennett et al., 2017] пришли к выводу, что эктомикоризы способствуют защите корней растений (прежде всего, всходов) от различных патогенов, а арбускулярные микоризы не обладают такой способностью, и, поскольку в почве под разными видами деревьев накапливаются различные патогены, это затрудняет возобновление арбускулярно-микоризных деревьев под пологом своего вида, что, в свою очередь, способствует большему видовому разнообразию в древостоях, а укоренение всходов эктомикоризных растений под пологом своего вида происходит более успешно.

3.3. Связи массовых видов мезо- и макропедофауны с разными эдификаторами

П. Лавель [Lavelle, 2002, Lavelle et al., 1995] обратил внимание на то, что микроорганизмы являются основными редуцентами, ответственными за более чем 90% происходящей в почвах минерализации опада растений; они могут разлагать любой естественный субстрат, и виды, поддающиеся культивированию в лаборатории, размножаются и резко увеличивают свою биомассу в короткие периоды времени (порядка дней), однако время оборота микробной биомассы в полевых условиях обычно варьирует от 6 до 18 месяцев, что показывает, что в большинстве случаев она неактивна. Вероятной причиной этого бездействия является голодание в результате неспособности микроорганизмов двигаться к новым субстратам после того, как их непосредственное окружение исчерпано. В свою очередь, макроорганизмы, как известно, имеют ограниченные пищеварительные способности и в значительной степени полагаются на способность микроорганизмов переваривать для них широкий спектр субстратов. Макроорганизмы могут привести микроорганизмы в контакт с новыми субстратами для разложения. На этом основании П. Лавель высказал мнение о том, что в условиях не экстремального климата относительная важность регулирования экосистемными инженерами почвенных процессов выше, чем регулирование трофическими отношениями, из-за специфических экологических ограничений, наблюдаемых в почвенной среде по сравнению с наземными условиями.

Однако, как заметил А.В. Тиунов (2007: 37), «средообразующая деятельность почвенных животных, прежде всего дождевых червей, с одной стороны, относительно хорошо исследована, и постулируется, что она в значительной степени определяет динамику почвенных процессов. Это отражается в выделении среди почвенной биоты функционального блока средообразователей,

к которому сейчас принято относить всех крупных почвенных сапрофагов. С другой стороны, средообразующая деятельность почвенных животных неизменно выпадает из рассмотрения при построении количественных моделей ключевых почвенных процессов, например динамики деструкции органического вещества».

«Дождевые черви являются типичными представителями функциональной группы средообразователей или "экосистемных инженеров", прямой вклад которых в метаболизм (дыхание) почвенного сообщества относительно невелик ..., а основная экологическая роль состоит в модификации среды обитания других компонентов почвенной биоты Однако системное количественное описание закономерностей и механизмов влияния средообразующей деятельности дождевых червей и других крупных почвенных беспозвоночных на функционирование отдельных групп и всего комплекса почвенной биоты остается в зачаточном состоянии» [Тиунов, 2007: 1].

Питание, роющая деятельность и копролиты дождевых червей могут влиять на динамику роста и проникновения корней сквозь почву, агрегацию, пористость и количество подстилки на поверхности почвы. В кишечнике дождевых червей микробная активность повышается с помощью системы мутуалистического пищеварения между дождевыми червями и почвенными микроорганизмами, где оба формируют «общую эксплуатацию для общей цели», способствуя лучшему использованию перевариваемых ресурсов почвенной органики (Lavelle et al., 2007). Кроме кишечника важным средообразующим фактором дождевых червей является кожная слизь, при производстве которой черви могут потерять углерода, возможно, даже больше, чем при дыхании (некоторые виды до 2/3). Расходы червями углерода и азота на слизь могут составлять несколько тонн/га/год. В дополнение к секреции слизи, к стенкам нор и/или копролитов также добавляется экскреция азота из тела дождевых червей (в основном в виде

мочевины и аммиака). Корни растений следуют норам как преимущественно лёгким путям удлинения, и польза для них не только в улучшении аэрации и газообмена, но также в питательных настенных покровах, особенно если они проникают глубоко в почву, где разница между плодородием копролитов и почвой более резкая [Brown et al., 2000].

В лесах, где население почвы концентрируется преимущественно в подстилке, органический материал, принесенный на поверхность почвы с опадом, распределяется по профилю почвы иначе, чем там, где беспозвоночные глубоко проникают в минеральные слои почвы [Perel' et al., 1971; Tiunov et al., 2006]. Особенно в этом важны норные дождевые черви (такие как *Lumbricus terrestris*), роющие вертикальные норки. Основная функция этих организмов в удалении опада из системы подстилки и помещение его в почву [Brown et al., 2000]. На меньшую глубину перемещивает подстилку и подстилающую минеральную породу другой вид того же рода *Lumbricus rubellus*, активность которого направлена на вынос минеральных частиц в толщу или на поверхность слоя опада [Войтехов, 2018].

Отмечая, что при измельчении дождевыми червями органических остатков в сотни и тысячи раз увеличивается удельная поверхность субстрата, резко возрастает его доступность для микроорганизмов и, как следствие, возрастает скорость разложения, Б.А. Бызов (2005: 175) в то же время считал, что «прямая регулирующая роль микро- и мезофауны во много превосходит таковую у макрофауны и сводится к активизации или подавлению отдельных микробных популяций в почве». Однако, на наш взгляд, различие между биогеоценозами таёжной зоны, развивающимися по моделям благоприятствования и толерантности, заключается, прежде всего, в том, что в первой модели дождевые черви являются существенным фактором почвообразовательных процессов, а во второй они часто либо вообще отсутствуют, либо настолько малочисленны, что их воздействие пренебрежимо ма-

ло. Б.А. Бызов отмечал роль дождевых червей в разрушении подстилки именно в широколиственных лесах, подчёркивая их роль в образовании гумуса муль и формировании и стабилизации почвенных агрегатов¹. По данным И.Н. Безкоровайной (2009), в тех местообитаниях, где почвенно-климатические условия лимитируют развитие крупных беспозвоночных, максимального развития достигает микрофауна. П. Лавель и соавторы [Lavelle et al., 2016] считают, что наибольшее обилие и разнообразие дождевых червей наблюдается на молодых плодородных почвах с высокой продуктивностью.

Однако финские авторы [Räty, Huhta, 2004] обратили внимание на то, что в таёжной зоне, где на позднесукцессионной стадии преобладают хвойные леса, производящие малоприспособленный для питания червей и подкисляющий почвы опад, распространение многих видов дождевых червей ограничено сельхозугодьями. Смена хвойных лесов после рубок и пожаров мелколиственными повышает их пригодность для червей, но в связи с относительно низкой миграционной способностью, многие пригодные для их обитания раннесукцессионные берёзовые леса не заселяются ими при отсутствии близко расположенных сельхозземель. Однако на зарастающих берёзой заброшенных пахотных землях длительное время сохраняется характерный набор видов червей. Таким образом, состав вермифауны определяется не только непосредственной пригодностью для них конкретных местообитаний, но и историей землепользования.

Главной пищей почвенной фауны – и специализированных микробофагов, и сапрофагов, включая представителей крупной фауны – червей, являются микроорганизмы: грибы, простейшие и бактерии. По важности в питании дождевых червей микроорганизмы располагают в следующий ряд: грибы, простейшие, бакте-

¹ Ранее на связь дождевых червей с гумусом муль и лиственными лесами и подавление их жизнедеятельности под хвойными видами деревьев – в грубом гумусе обращал внимание лесовод М.Е. Ткаченко (1952).

рии¹ и актиномицеты. При прохождении через кишечник снижается обилие грибного мицелия и увеличивается обилие бактерий. Споры многих грибов при прохождении через кишечник дождевых червей не теряют жизнеспособность и могут прорасти, однако при прохождении через пищеварительный тракт червей общая численность колониеобразующих единиц микромицетов снижается в 10 и более раз. Значительная часть бактерий переваривается животными, но гибель части транзитных популяций бактерий в среднем отделе кишечника компенсируется размножением выживших клеток в заднем отделе. Устойчивые к перевариванию транзитные микроорганизмы размножаются, при этом время удвоения некоторых бактерий может происходить в дождевых червях за 1,5–2 часа. В копролитах червей численность бактерий может достигать до 10^{10} /г. Это приводит к возрастанию обилия микробоядной микрофауны, ещё более активизирующей биогенные циклы в почве [Бызов, 2005].

Дождевые черви могут влиять на плотность, разнообразие, структуру и активность почвенных сообществ микрофлоры и фауны по-разному и на различных уровнях. Они могут повышать или уменьшать обилие определённых организмов и видов в зависимости от их способности адаптироваться к структурам, созданным различными дождевыми червями. Другие организмы, особенно микрофлора и микрофауна, имеющие ограниченную способность перемещаться в почве, могут извлечь выгоду из (сравнительно) дальнего перемещения дождевыми червями. Множество факторов влияет на способность организмов выживать при прохожде-

¹ При этом наиболее съедобны быстрорастущие виды грибов, обычно связанные с ранними сукцессионными стадиями разложения (целлюлолитические виды грибов и потребляющие растворимые углеводы), а среди видов грибов, появляющиеся в сукцессии позже (деградаторы устойчивых полимеров) имеются съедобные и несъедобные виды. Разные виды червей могут быть способны или неспособны переваривать те или иные виды бактерий, и съедобные для одних видов червей виды бактерий способны вызвать гибель других видов дождевых червей [Brown, Doube, 2004].

нии через кишечник дождевого червя и их способность восстанавливаться и размножаться в копролитах дождевого червя. Выборочное питание грибами, простейшими, водорослями, миксомицетами, актиномицетами и бактериями может привести к временному сокращению их популяций. Питаясь ресурсами различного качества и в разных почвах, различные виды дождевых червей (или один и тот же вид) могут оказывать различное воздействие на микробные сообщества. Сезонная пространственно-временная изменчивость активности дождевых червей создаёт различные закономерности структуры и разнообразия сообществ в течение всего года. Микроучастки или «горячие точки» активности микрофлоры и фауны, такие как копролиты норных видов дождевых червей, могут приводить к мозаичному распределению некоторых организмов [Alien et al., 1995].

Наиболее интересные и подробные исследования роли дождевых червей в почвообразовании в таёжной зоне проводятся в Северной Америке, где в послеледниковое время не существовало собственных видов наземных дождевых червей, и их инвазии связывают с европейскими колонистами¹. В незаселённых дождевыми червями регионах таёжной зоны Северной Америки гумус в лесах формируется гумус только типов модер и мор, а после инвазии дождевых червей формируется муль, что иногда сопровождается повышением pH почвы с ~ 4,0 до ~ 7,0 [Addison, 2009].

Воздействие дождевых червей как экосистемных инженеров зависит от материнской породы почвы и состава вселяющихся видов червей. Дождевые черви уменьшают толщину слоёв органики, увеличивают объёмную плотность почв и включают материалы подстилки и гумуса в более глубокие горизонты почвенного профиля, тем самым влияя на всю пищевую сеть почвы и сообщества растений выше почвы. Смешивание органиче-

¹ Эксперименты по интродукции аборигенных американских видов дождевых червей из их природных ареалов в южных регионах в таёжную зону показали, что они способны существовать и размножаться там [James, 2004].

ских и минеральных веществ и превращение гумуса мор в муль существенно изменяет состав и распределение сообществ микрофлоры почвы и условий прорастания семян сосудистых растений. В некоторых лесах вселение червей приводит к снижению доступности и увеличению вымывания азота и фосфора из почвенных горизонтов, где сосредоточены наиболее тонкие корни. Степень возобновления растений после вселения червей сильно варьирует в зависимости от места и от сложных взаимодействий почвенных процессов и фитофагов. Эти изменения, вероятно, изменяют конкурентные отношения между видами растений [Frelich et al., 2006].

Дождевые черви при трансформации органического вещества почвы, включения потребляемого ими богатого органикой материала лесной подстилки в подстилающую минеральную почву переводят систему почвы от более медленных циклов с доминированием грибов к более быстрому циклу с доминированием бактерий, или, по крайней мере, меньшему доминированию грибов [Bohlen et al., 2004]. По данным И.Н. Безкорвайной (2009), в модельных экспериментах с дождевыми червями в Красноярском крае (экспозиция 2 года) в естественных условиях температуры и влажности, в опытных вариантах по сравнению с контрольными в 2–5 раз снижалось количество микромицетов, свидетельствуя о выедании этих микроорганизмов червями, изменился и фракционный состав подстилок за счёт предпочтительного использования червями листьев и травы. Стимулирующее и ингибирующее влияние дождевых червей на деятельность микрофлоры зависит от качественного состава растительных остатков. Минимальное влияние червей проявилось при разложении подстилок лиственницы и ели. Эдификаторная роль древесных пород проявляется в специфичности педокомплексов беспозвоночных, формирующихся под хвойными и лиственными культурами: коэффициенты количественного сходства между ними не превышают 13%.

Лесоразведение хвойных на плодородных почвах обычно сопровождается заметным обеднением фауны дождевых червей, отражающим плохое качество подстилки, снижение pH и ухудшение структуры почвы. В Ирландии засаживание вырубков в дубраве хвойными привело к сокращению биомассы червей с 40–60 г/м² в дубраве, до <10 г/м² в 40-летнем ельнике [Curry, 2004].

Изменяя физический контроль над биохимическими процессами, беспозвоночные могут регулировать гораздо большие потоки, чем их непосредственное воздействие на почвенные процессы. Механизмы часто включают образование прочных артефактов, таких как стабилизированные агрегаты, норки или погребенные органические вещества, которые продолжают функционировать в отсутствие создавших их организмов. Эффекты этих артефактов, в частности, большинство создаваемых дождевыми червями, аккумулятивные [Anderson, 1995; Wurst et al., 2018].

В смешанных лиственных лесах в Миннесоте отмечены потери углерода около 600 кг в год на гектар в течение 14 лет, и 28% всего углерода поверхности почвы лесов сахарного клёна (*Acer saccharum*) на северо-востоке США. Такие потери происходят из-за накопления устойчивых пулов углерода на поверхности почвы в отсутствие дождевых червей и большей скорости минерализации после их инвазии. Повышение минерализации – частично результат дыхания дождевых червей, но в основном за счёт стимуляции активности микроорганизмов в кишках и копролитах дождевого червя [Bohlen et al., 2004].

Однако влияние дождевых червей на запасы углерода в почве показывает временную изменчивость – сначала происходит их снижение, видимо, связанное с ускорением разложения органического вещества, но затем, спустя десятилетия, некоторое повышение в связи с более долгосрочной стабилизацией углерода в микроагрегатах [Six et al., 2004]. При сравнении участков в лесах с доминированием сахарного клёна на юге канадской провинции

Квебек, бедных червями (< 10 экз./м²) и с большой численностью (10–100 экз./м²) дождевых червей, на вторых количество суммарного углерода в подстилке и 30 см минерального слоя почвы было на 36% и азота на 33% больше, чем на первых [Wironen, Mooge, 2006].

В исследовании химических и микробиологических аспектов влияния дождевых червей на органическое вещество почвы В.В. Тихонов (2011) отмечал, что черви, с одной стороны, активно разрушают вещество гумуса, с другой стороны закрепляют его, делая менее водорастворимым; штаммы бактерий, обитающие в кишечнике дождевых червей, растут быстрее, чем выделенные из почвы; и обитающие в кишечнике дождевых червей бактерии, и стерилизованная кишечная жидкость дождевых червей уменьшает молекулярную массу изученных образцов гуминовых кислот.

Кислые почвы под хвойными лесами неблагоприятны для большинства дождевых червей, за исключением толерантных к закислению видов, таких как *Dendrobaena octaedra*, *Dendrodrilus rubidus* и *Eisenia nordenskioldi* [Тихонов, 2006]. Бореальные леса, состоящие из сосны и ели на песчаных и/или кислых почвах, вероятно, более устойчивы к инвазии, как на севере Скандинавии, несмотря на наличие там люмбрицид тысячи лет. Присутствие лиственных пород деревьев с низким отношением в опаде C:N, таких как осина и берёза, в смеси с сосной и елью, вероятно, позволит дождевым червям заселить участок, особенно таким терпимо относящимся к низкому качеству подстилки видам как *D. octaedra*, [Frelich, 2006].

При исследовании Н.В. Дылиса и соавторов (1973) населения дождевых червей в культурах сосны и ели в подзоне хвойно-широколиственных лесов отмечена более высокая их численность под сосняком с травяным напочвенным покровом, чем под ельником с моховым покровом, причём в ельнике оказалась выше и общая численность, и доля в общем населении червей эпигейного

(подстилочного) вида *D. octaedra*, а в сосняке выше обилие эндогейных (почвенных) видов.

П. Лавель [Lavelle, 1983, 1995, Trigo, Lavelle, 1992] показал, что мутуалистическая система пищеварения дождевых червей становится все более эффективной с повышением температуры, и при низких температурах эта система способна переваривать только наиболее легкоусвояемые субстраты. По мере повышения температуры вдоль термо-широтной оси дождевые черви способны использовать пищевые ресурсы более низкого качества. В хвойных лесах Северной Европы дождевые черви питаются только подстилкой. В регионах с умеренным климатом часть сообщества дождевых червей также поглощает почву с высоким содержанием органических веществ (из ризосферы или опада) или подстилку, смешанную с почвой. На более низких широтах дождевые черви обитают на почвах с низким содержанием органики. Дождевые черви из холодных почв обычно глотают органические ресурсы более высокого качества и производят большее количество слизи в передней части кишечника, чтобы способствовать более быстрой реакции проглоченной микрофлоры¹.

Возможно, именно с этой закономерностью связано то, что (по сообщению Н. Бернье и Ж.Ф. Понжа [Bernier, Ponge, 1994]) в ельниках Французских Альп обитают (и на некоторых стадиях развития древостоя – обильны) не только эпигейные, но и норные (*Lumbricus terrestris*), и эндогейные (западноевропейские, не встречающиеся в России) виды дождевых червей.

Как показывают исследования А.П. Гераськиной [Geraskina, 2019], изучавшей колонизацию червями территорий песчаных карьеров в подзоне хвойно-широколиственных лесов (Смолен-

¹ Известен и другой связанный с температурой фактор, лимитирующий распространение дождевых червей – устойчивость к низким температурам и промерзанию почвы, проанализированный в диссертации Е.Н. Мещеряков (2011), но он не имеет прямого отношения к влиянию червей на циклы элементов питания в биогеоценозах, и мы не рассматриваем его подробно.

ская обл.), наибольшего обилия по числу особей и биомассы на единицу площади после искусственной интродукции на злаково-луговой (ранней) стадии сукцессии растительности достиг эндогейный вид *Aporrectodea caliginosa*, причём, как и использовавшиеся в эксперименте эпигейный *Lumbricus castaneus* и эпиэндогейный *L. rubellus*, после интродукции *A. caliginosa* был обнаружен только в верхнем слое почвы среди корней травянистых растений. Можно предположить, что эндогейный вид *A. caliginosa* обладает более эффективной системой пищеварения, позволяя формировать большую биомассу, питаясь тем же бедным субстратом, что и представители других экологических групп. Интродукция норного вида *L. terrestris* оказалась успешной только на лесной (мелколиственные деревья) стадии сукцессии (с наиболее высококачественным опадом), что даёт основания для вывода, что его система пищеварения наименее эффективна среди использовавшихся в эксперименте видов (при этом на участке успешной интродукции он быстро набрал большую биомассу).

Исследования С.Эммер и соавторов позволяют предположить, что среди червей действует механизм конкурентного исключения, подобный описанному для растений. Например, известный своей морозостойкостью вид *D. octaedra* способен достичь чрезвычайно высокой плотности на богатых участках с усвояемыми пищевыми ресурсами и отсутствии каких-либо других люмбрицид, выступающих в качестве конкурентов, а присутствие *L. rubellus* может сильно влиять на обилие *D. octaedra* [Ammer et al., 2006]. К таким же выводам относительно распространения *D. octaedra* в широколиственных лесах пришли и М. Вайронен и Т.Р. Мур [Wironen, Moore, 2006], относившие к вероятным пищевым конкурентам не только *L. rubellus*, но и *L. terrestris*.

В зональных лесах сосны и ели вдоль реки Онеги *D. octaedra* и *D. rubidus* малочисленны, с общей суммарной плотностью

1–7 экз./м².¹ Во вторичных осиновых лесах той же территории гораздо более крупные и разнообразные популяции дождевых червей, в том числе *D. octaedra*, *L. rubellus* и *Octolasion tyrtaeum* с общей плотностью до 80 экз./м², а на пойменных и суходольных лугах плотность дождевых червей достигает 42–104 экз./м², включая более широкий набор видов Tiunov (2006).

Дж.А. Эддисон в своём обзоре приводит гипотезу, согласно которой беззольный сухой вес дождевых червей 0,01 г/м² является порогом, ниже которого влияние червей на почвенные процессы отсутствует, а выше проявляются пропорциональные изменения характеристик лесных почв [Addison, 2009].

Видимо, в сосновых и еловых, без примеси мелколиственных, лесах средней тайги обилие дождевых червей не превышает этот порог, и низкое их количество недостаточно для заметного влияния на почвообразовательные процессы и преобразования гумуса мор в гумус модер. В то же время, по данным И.Н. Безкоровайной (2009), в лиственничниках зеленомошных северной тайги (как и в лесах южной тайги) наиболее активными потребителями фитодетрита являются дождевые черви, на них приходится 79–96% всего потока деструкции. Различия между лесными экосистемами на зональном уровне в вовлечении беспозвоночными органического вещества в деструкционные процессы обусловлены присутствием (отсутствием) в комплексе дождевых червей. В местообитаниях, где на них приходится больше половины потребляемого животными фитодетрита, отмечен максимальный вклад пищевой активности сапрофагов в деструкционные процессы.

В экспериментах, где червям предлагался выбор разных видов опада таёжных растений (сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*), кедра (*P. sibirica*), ели европейской (*Picea abies*), брусники (*Vaccinium vitis-idaea*), сфагнума (*Sphagnum centrale*), пихты

¹ Такое же обилие для средней тайги Западной Сибири (1–7 экз./м²) приводят Б.Р. Стриганова и Н.М. Порядина (2005).

(*Abies* sp.), можжевельника (*Juniperus communis*), берёзы (*Betula* sp.) и подстилок ряда природных биотопов, на фоне нейтральной (московская карбонатная морена, pH 6,9–7,0) или кислой (pH 5,1–5,2) минеральной подпочвы, и исследовались их предпочтения и выживаемость, *L. rubellus* без вреда для себя контактировал со свежим опадом хвойных, брусники и сфагнома при нейтральной реакции подстилающего минерального слоя, погибал в опаде этих растений на кислых подпочвах (подобная тенденция сохраняется и в гумусированном опаде ели), но выживал на кислых почвах при значительном участии опада листопадных видов (в т.ч. когда гумифицированный опад имел слабокислую реакцию – pH 4,8), а на нейтральной морене питались в опаде ели, пихты, можжевельника, брусники, сфагнома и игнорировали опад сосны и кедра. Педотурбации *L. rubellus* отмечены только при нейтральной реакции подстилающего минерального слоя, где черви переносили минеральные частицы в подстилку по крайней мере с глубины 4 см минерального горизонта. Но, в отличие от широко описанной активности имеющего более южный ареал *Lumbriscus terrestris*, направленной на перемещение органических остатков с поверхности вглубь минерального слоя, *L. rubellus* в основном перемещают минеральные частицы в/на подстилку. При кислой реакции минерального слоя в пригодной для жизни подстилке *L. rubellus* ведёт себя как чисто эпигейный вид. Для *D. octaedra*, не участвующего в перемешивании минеральных и органических слоёв почвы, лимитирующие факторы среди исследованного набора сочетаний свойств минеральной подпочвы и опада не выявлены [Войтехов, 2018]. При предложении двум видам дождевых червей на выбор опада трёх видов ели: европейской, сибирской и американской голубой (*Picea abies*, *P. abovata* и *P. pungens*) и тсуги канадской на нейтральной по кислотности почве, *L. rubellus* однозначно предпочитали тсугу, проявляли «слабый интерес» к опаду европейской ели, ещё меньше к сибирской ели и полностью игнорировали опад голубой ели, а у *Aprectodea caliginosa* не отме-

чено различий в предпочтениях между предложенными видами опада¹. В другом эксперименте, где *L. rubellus* были предложены на выбор опад ели европейской из Московской обл. и ели сибирской из двух экстремальных по климатическим условиям подзон её естественного ареала – лесостепи (Новосибирская обл.) и крайней северной тайги (север Республики Коми), опад ели сибирской из крайней северной тайги пользовался таким же вниманием, как и опад ели европейской – активность червей в этих образцах отмечена на первой неделе эксперимента, а в опаде ели сибирской из лесостепи только примерно месяц спустя [М.Я. Войтехов, неопубл. данные].

Инвазии дождевых червей также влияют на цикл в почве фосфора, сильно зависящий от физических и химических модификаций. Деревья в местах с неповреждённой лесной подстилкой концентрируют большую часть своих тонких корней в этом слое, где до 80% их годовой потребности фосфора удовлетворяется за счёт тесной увязки минерализации органики и его поглощения. Устраняя лесную подстилку и смешивая её с подстилающей почвой, дождевые черви могут существенно увеличить его фиксацию почвенными минералами и изменяя минерализацию органического фосфора. Например, исследование древостоев сахарного клёна в Квебеке показало, что везде лесные подстилки, смешанные с минеральной почвой, имели более низкие концентрации доступного фосфора, чем древостои с подстилками, ненарушенными активностью дождевых червей. Сравнение в Нью-Йорке участков с дождевыми червями и без них показало, что влияние инвазивных дождевых червей на цикл фосфора почвы зависит от видового состава их сообщества, возможно, потому, что разные виды червей по-разному влияют на степень перемешивания почвенных слоёв и перераспределение органических и минеральных компонентов в почвенном профиле. Влияние червей на цикл

¹ Н.Б. Хендриксен [Hendriksen, 1990] ранее также отмечал, что детритофаги более избирательны в отношении своих пищевых ресурсов, чем почвенные виды.

фосфора во многом зависит от региональной минералогии почв, степени смешивания слоёв почвы, а также давности инвазии. Первоначальное увеличение минерализации органического фосфора на ранних стадиях инвазии может сопровождаться уменьшением его доступности при фиксации почвенными минералами [Bohlen et al., 2004]. Новое равновесие будет достигнуто после стабилизации почвенных процессов, хотя почвы, вероятно, будут поддерживать более высокие скорости оборота и более низкие запасы углерода, чем не колонизированные ранее червями почвы. Кроме того, распределение углерода в различных фракциях частиц, вероятно, также изменится [Brown et al., 2000].

Реакции почвенных грибов на инвазии дождевых червей различаются в зависимости от экологической группы инвазивных видов. Результаты лабораторного мезокозм-эксперимента свидетельствуют о том, что некоторым видам грибов, в том числе быстро растущим, благоприятствует наличие эпигейного червя *D. octaedra*, но вредно наличие эндогейных и/или обитающих во всех горизонтах дождевых червей, это говорит о том, что эпигейные дождевые черви способствуют видам грибов, переносящим умеренные нарушения. Другие грибы равномерно сокращаются в присутствии эпигейных, обитающих во всех горизонтах или эндогейных дождевых червей, что отражает их неспособность переносить повреждения гиф; связанную с отсутствием перегородок, предотвращающих утечку содержимого клеток [Bohlen et al., 2004].

При разрушении дождевыми червями сети гиф микоризы поглощение элементов питания корнями деревьев через них и снижении заселения корней деревьев микоризой также может снизиться. Однако имеются данные о стимулировании роста микоризных грибов (и снабжения растений элементами питания) при объедании их коллемболами [Бызов, 2005]. Не исключено, что и дождевые черви могут оказывать сходное влияние.

Среди наиболее изученных взаимодействий между дождевыми червями и растениями, связанными с биотой почвы, относятся грибы арбускулярной микоризы. Показано, что черви выборочно питаются грибным мицелием, распространяют споры, увеличивают биомассу арбускулярно-микоризных грибов в почве, и либо повышают или не влияют на колонизацию корней. Следствия взаимодействия дождевых червей с микоризой на продуктивность растений обычно видоспецифичны. Сообщалось, что муравьи также повышают колонизацию корней растений арбускулярной микоризой, изменяя биотические и абиотические свойства почвы, однако воздействие муравьёв на микробные сообщества также видоспецифичны. В рассматриваемых исследованиях связей почвенной макрофауны основное внимание уделялось сельскохозяйственным растениям, а дикорастущим растениям уделялось меньше внимания [Wurst et al., 2018] (и, в целом, как отмечает К.М. Мейер [Meयर, 2018: 64–65]: «Многие из существующих наземно-подземных моделей были разработаны в прикладных областях, таких как сельскохозяйственные науки, но классическая экология и теория сообществ недопредставлены»).

Г. Гонзалес и соавторы, проведя сравнительный анализ разложения свежего опада осины (*Populus tremuloides*) и сосны скрученной (*Pinus contorta*) в горных лесах Колорадо (США), пришли к выводу, что опад осины разлагается быстрее в осиннике, чем в сосняке, а скорость разложения опада сосны в сосняке и осиннике одинакова. Качество опада – основной фактор, определяющий разложение в осиновых и сосновых лесах, и, независимо от места, разложение осиновых листьев выше, чем хвои сосны. При этом, если предотвратить проникновение дождевых червей в опытные образцы опада, скорость разложения опада осины замедляется (дождевые черви присутствовали в подстилке и сосняка, и осинника). Таким образом, в осиннике численность и состав сообществ дождевых червей в значительной степени контролируют скорость разложения [Gonzalez et al., 2003].

Как замечает в обзорной статье Дж.А. Эддисон: «Лиственные леса, как правило, имеют более многочисленные и разнообразные популяции дождевых червей, чем хвойные леса ..., как полагают, за счёт более высокого рН почвы и более съедобного опада На практике часто бывает трудно разделить влияние двух переменных, так как на кислых почвах обычно растут деревья с несъедобным опадом. Однако опад разных видов хвойных деревьев значительно различается по своей способности поддерживать дождевых червей. В эксперименте с 14 видами деревьев П.Б. Рейх и соавторы (Reich et al., 2005) не нашли резкого контраста между хвойными и лиственными видами; подстилка нескольких видов хвойных деревьев поддерживает более высокую биомассу дождевых червей, чем некоторые из лиственных пород. В их эксперименте содержание кальция в опаде было ключевым фактором, определяющим химию почвы. Интересно отметить, что опад одного из важнейших видов лесов Британской Колумбии – дугласии поддерживает значительное население дождевых червей, даже если рН почвы (4.01) довольно низкий» [Addison, 2009]. Также в этом обзоре Дж.А. Эддисон приводит сообщения разных авторов, свидетельствующие о том, что искусственное повышение рН еловых подстилок известкованием делает их пригодными для обитания дождевых червей, и сами черви повышают рН органического слоя почвы, возможно, путём экскреции NH_4^+ .

Как отмечалось выше, дугласия имеет ряд экологических черт, схожих с лиственницей.

По данным упомянутой выше Дж.А. Эддисоном статьи П.Б. Рейха и соавторов [Reich et al., 2005], концентрация кальция в листовом опаде среди изученных ими на территории Польши видов растений различается шестикратно, и именно она определяет химию почвы. Опад покрытосеменных по концентрации азота, целлюлозы или лигнина не отличается от опада голосеменных, но покрытосеменные имели более высокие, чем голосеменные, концентрации кальция в опаде, хотя значения примерно полови-

ны видов в каждой группе пересекались с членами другой группы. Почвы под видами с богатым кальцием опадом и высоким процентом насыщенности основаниями имели более быстрый оборот подстилки, низкое отношение C/N во всех глубинах почвы и высокий поток CO₂, что показывает быстрый круговорот углерода. Участки, содержащие древесные породы с богатым кальцием детритом, имели большую плотность, разнообразие и биомассу дождевых червей, чем участки, содержащие деревья с бедным кальцием опадом.

Исследования К.Г. Робинсон и соавторов [Robinson et al., 1992] показали, что под посадками ели в лиственных лесах на кислых почвах исчез существовавший там ранее подстилочный вид *Lumbricus castaneus*, и внесение извести восстановило его популяции даже в случае, когда рН почвы лишь незначительно повысился по сравнению с контролем. При повышении рН известкованием верхового верескового торфа до 6,1–6,5 удалось создать локальные популяции *Aporrectodea caliginosa* высокой численности, при этом, очевидно, улучшилась аэрация почвенных горизонтов – образцы известкованного торфа без интродукции червей издавали характерный запах сероводорода, а на делянках интродукции червей этот запах не отмечен.

Ж.Ф. Понж и соавторы предложили следующую схему, иллюстрирующую обратные связи доступности извести, роста деревьев,



качества опада и активности почвенных (не подстилочных) дождевых червей, [Ponge et al., 1999: 369]:

Отмечая, что применение извести на лесных почвах увеличивает численность существующих видов дождевых червей или позволяет колонизацию других, более требовательных видов, Э.Ф. Понж и соавторы высказывали предположение, что содержание кальция в опаде непосредственно не воспринимается этими животными и лишь позволяет выживать популяциям дождевых червей, а с вкусовой привлекательностью листового опада отрицательно коррелирует содержание вяжущих фенолов [Ponge et al., 1999].

Дж. Сикс и соавторы [Six et al., 2004], рассмотрев роль дождевых червей и их копролитов в формировании и устойчивости почвенных агрегатов и круговороте элементов питания, делают вывод о том, что «дождевые черви имеют прямое и быстрое воздействие на формирование микроагрегатов и стабилизацию нового углерода в этих микроагрегатах», замечают: «большинство экспериментов с упором на механизмы предназначены для получения простых корреляций между факторами и агрегатами. Простые корреляции не говорят о важности отдельных факторов и интерактивных эффектах между факторами». Вывод о связи простых корреляций между факторами может иметь и более широкое значение и быть справедлив, например, к механизмам изменения дождевыми червями кислотности почвы.

Исследования сообществ дождевых червей в чистых сосняках, сосняках с подростом разного возраста бука европейского (*Fagus sylvatica* L.), и/или дубов черешчатого (*Quercus robur* L.) и скального (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.), до превращения их в смешанные сосново-широколиственные леса показали, что на бедных участках вселение широколиственных положительно влияет на сообщества дождевых червей, только если создаёт улучшение условий путём, например, изменения химических свойств почвы. Это требует наличия на доступной глубине богатых элементами питания горизонтов, а также означает, что только глубокое укоренённые и достаточно старые листовые деревья,

способные достичь этих горизонтов, ведут к улучшению химических свойств органического слоя. На почвах с более благоприятными условиями, где даже в сосняках дождевые черви обильны, введение широколиственных пород деревьев может привести к относительно быстрому росту численности и изменению видового состава сообщества дождевых червей. На участках с относительно глубокими слоями богатых катионами горизонтов положительные влияния широколиственных деревьев на биомассу дождевых червей становятся очевидны лишь спустя десятилетия [Ammer et al., 2006].

Внесение дождевых червей в известкованные почвы хвойных лесов вызывает 50-кратное увеличение концентрации нитратов и катионов в почвенном растворе, значительно увеличивая потенциальные потери элементов питания из этих почв [Bardgett, Wardle, 2010].

По данным лабораторных экспериментов Л.С. Козловской и соавторов (1968) по изучению влияния беспозвоночных на разложение верхового сфагнового торфа (относящегося, согласно классификации Ж.Ф. Понжа, к типу мор), и дождевые черви (сибирский таёжный вид *Eisenia nordenskioldi*), и энхитреиды, и личинки двукрылых (Tipulidae, Tabanidae) ускоряют процесс разложения, что выражается в потере веса органического вещества, повышении зольности, а также подвижности элементов питания. Наибольшее влияние на химические процессы в торфе оказывают дождевые черви. Под их воздействием в несколько раз увеличивается количество подвижного азота, фосфора и калия, а также зольность (образование подвижных форм азота возрастает в 5–10 раз, подвижность фосфора и калия повышается меньше). Жизнедеятельность энхитреид оказывает меньший, чем жизнедеятельность дождевых червей, эффект на подвижность азота и калия, ещё в меньшей степени фосфора. Животные лучше чувствовали себя при добавлении извести, суперфосфата и калийной соли, хуже в чистом сфагновом торфе, однако наиболь-

шее увеличение подвижности элементов питания отмечается в варианте с неудобренным сфагновым торфом, так как удобрения сами по себе повышают питательные свойства торфа. Личинки *Tipulidae* заметно воздействуют на сфагновую почву только в присутствии удобрений. В варианте с добавлением извести они увеличивают подвижность азота и калия, а по фону суммы микроэлементов в варианте с PK + Mg + известь – подвижность азота, фосфора и калия. Личинки мух в основном увеличивают подвижность фосфора.

Микробиологические анализы показывают, что внесение удобрений вызывает некоторое усиление жизнедеятельности микрофлоры, но несравненно большая активизация микрофлоры наступает после посадки в верховой торф почвенных животных с низинного болота. Под воздействием дождевых червей увеличивается число всех физиологических групп микроорганизмов. Добавление почвы низинного болота без подсадки животных не дает в первый год ощутимых результатов: не наблюдается ни повышения подвижности элементов питания, ни активизации микрофлоры. Наоборот, происходит снижение количества микроорганизмов, что, вероятно, объясняется перестройкой комплекса микрофлоры и, возможно, антагонизмом между обитателями низинных и верховых торфов. Активизация жизнедеятельности микрофлоры в почвах сфагновых болот может вызываться внесением одних животных без добавления низинной почвы.

Несмотря на одинаковый состав населяющих почву беспозвоночных, различные растительные остатки привлекают разных животных. Предпочитаемые дождевыми червями, энхитреидами и личинками двукрылых виды растений богаты протеинами и Са. Для личинок двукрылых имеет значение богатство растений легкогидролизуемыми сахарами. Растения, более бедные протеинами и Са, но богатые клетчаткой, гемицеллюлозой и липидами, заселяются, в первую очередь орибатитами и другими мелкими

членистоногими. Древесину, богатую лигнином, первыми осваивают личинки жуков. Фенольные соединения сфагновых мхов, подавляющие жизнедеятельность микроорганизмов, хорошо переносятся олигохетами и разрушаются после прохождения через их пищеварительный тракт. Деструкция сфагновых мхов может быть усилена при участии дождевых червей. Однако высокая кислотность торфяных почв и отсутствие существенной примеси травянистых растений, по мнению Л.С. Козловской и соавторов (1968), препятствуют их существованию в условиях верховых болот.

М. Лайбек и соавторы [Liebeke et al., 2015] показали, что дождевые черви обладают классом уникальных поверхностно-активных метаболитов в их кишечнике, которые они назвали «дрилодефензинами» (drilodefensins). Эти соединения противодействуют ингибирующему воздействию полифенолов на ферменты кишечника дождевого червя, а диеты с высоким содержанием полифенолов повышают концентрацию дрилодефензинов и в лабораторных, и в полевых условиях. Это значит, что дрилодефензины защищают дождевых червей от вредного воздействия проглоченных полифенолов. Дрилодефензины, видимо, уникальны для дождевых червей, поскольку не встречаются у их ближайших родственников, например у других кольчатых, таких как энхитреиды, пиявки или наядида, но отмечены у всех 14 видов изученных видов, включая представителей трех различных семейств: Lumbricidae, Glossoscolecidae и Megascolecidae.

Б.Р. Стриганова (2006) к наиболее важным группам педотурбаторов относил дождевых червей, муравьев и термитов.

Дождевые черви являются наиболее массовой группой экосистемных инженеров, влияющих не только на разложение, но и на распределение органического вещества почв таёжной зоны. Муравьи выполняют эту роль более локально – как отмечают С. Вурст и соавторы [Wurst et al., 2018], муравьиные гнёзда могут являться существенным источником пространственной неоднородности.

родности почвенной биоты, большей микробной активности и отличий микробных сообществ бактерий, грибов и азотфиксирующих бактерий в гнездах по сравнению с эталонными почвами.

Формируемая муравьями пространственная неоднородность наиболее наглядна в гидросерии. По нашим наблюдениям в заповеднике Полистовский (Псковская обл.), на обширных плоских вейниково-осоково-сфагновых болотах повсеместно растут угнетённые берёзки, высотой редко более 1 м, но вблизи муравейников на болоте берёзки достигают 2–3 м, причём, если использовать такие берёзки как маркеры муравейников, расположены они довольно регулярно – на расстоянии 20–25 м друг от друга.

В некоторых биогеоценозах роль муравьёв может быть значительна, причём некоторые наиболее распространённые методы изучения динамики органического вещества почв неспособны выявить их влияние (в т.ч. не локальное) на почвенные процессы.

На это обращает внимание С.Е. Прескотт: «Сложность эффектов почвенной фауны и задач по включению их измерения в разложение можно проиллюстрировать на примере леса сосны Пондероса (*Pinus ponderosa* Laws.) в Британской Колумбии. Скорости потери массы опада в этой экосистеме медленнее, чем измеренные в других типах леса Британской Колумбии ..., вероятно, потому, что они получают менее 500 мм годовых осадков. При отсутствии огня эти леса должны, таким образом, развивать толстую подстилку с несколькими очевидными годовыми когортами опада. Однако наблюдается только две или три годовых когорты подстилки выше минеральной почвы, и нет свидетельств смешения опада с почвой. Кажется, опад «исчезает», как только начинает разрушаться, это явление мы наблюдаем в других лесах, где опад «исчезает» вскоре после того, как становится сильно колонизирован грибами. Полевые наблюдения показывают, что опад удаляют муравьи, но его судьба неизвестна, поэтому экстраполяция кривой, как свидетельствуют данные мешков с опадом или

наблюдений лесной подстилки, вероятно, неправильна. Не ясно, как потоки разложения или накопления углерода могут быть точно смоделированы в этих ситуациях; но совершенно очевидно, что модели, использующие данные исследований мешков с опадом, вероятно, неверны» [Prescott, 2005].

В более теплых климатических зонах значительная роль в разложении древесных остатков принадлежит термитам.

В целом, по участию крупных групп педофауны в почвообразовательных процессах можно выделить зоны: преобладающего участия дождевых червей и термитов, при этом в более засушливых регионах (за пределами таёжной зоны) участие дождевых червей снижается, и основными деструкторами растительных остатков (прежде всего древесины) и педотурбаторами из числа педофауны остаются термиты (в таёжной зоне, как отмечалось выше, основными деструкторами древесины являются личинки жуков, роль которых в педотурбациях обычно невелика), но в связи с различиями в пищевой специализации в разных регионах могут отсутствовать виды, потребляющие те или иных группы древесных остатков, например, хвойных; зона педотурбаций дождевыми червями и зона, где преобладает участие почвенных микро-и мезофауны.

Другие группы мезофауны имеют, видимо, более ограниченное непосредственное участие в почвообразовании в таёжной зоне, либо по их участию недостаточно информации. Например, энхитреидные черви, в отличие от приведённых выше данных Л.С. Козловской и соавторов (1978), согласно обзору Б.Р. Стригановой [2006], не участвуют непосредственно в разложении остатков растений, а являются вторичными детритофагами, используя фекалии других беспозвоночных. По другим данным [Lappalainen et al., 2013], они могут существенно интенсифицировать обмен азота в почве, прежде всего, в наиболее бедном мор. Влияя на

структуру гумуса, энхитреиды могут повышать его влагоудерживающую способность [Rantalainen et al., 2004].

Б.Р. Стриганова [2006] выделяла среди энхитреид экологические группы: 1) обитатели листового опада, питающиеся развивающейся там микрофлорой, экскрементами коллембол; 2) обитатели ферментативного слоя подстилки, питающиеся преимущественно экскрементами крупных сапрофагов – копрофаги; 3) обитатели гумусового слоя почвы, питающиеся органическим детритом.

Мало изучен вопрос о взаимодействии разных групп макропедофауны-детритофагов. Например, имеются данные, что при совместном обитании дождевых червей и мокриц, в одних случаях ускоряется разложение подстилки, в других возрастает гибель и снижается влияние на почвенные процессы тех и других [Patoine et al., 2017].

3.4. Влияние повышения концентрации CO₂ в атмосфере на разные группы эдификаторов

Все выше приведённые авторы рассматривали вопрос о соотношении разных моделей сукцессии применительно к современным условиям климата и состава атмосферы. Возможное влияние изменения состава атмосферы на конкурентоспособность рассмотрено в работе А.В. Ольчева и соавторов (2013): «Учитывая, что для поддержания экологического равновесия растительного сообщества любое изменение концентрации CO₂ должно быть строго сбалансировано с потреблением элементов минерального питания, воды, света в продукционном процессе, можно предположить, что прогнозируемое удвоение содержания CO₂ в воздухе к концу XXI в. может привести к увеличению потребления минеральных веществ растениями для поддержания нормального течения биохимических реакций и, как следствие, к постепенному их истощению в почвенном покрове и листьях. Данная тенденция может привести к уменьшению скорости фото-

синтеза и дыхания деревьев в исследуемых древостоях». По мнению указанных авторов, уменьшение содержания элементов питания в растениях даже на 20% может полностью скомпенсировать прирост древостоя, вызванный ростом скорости ассимиляции растений при прогнозируемом увеличении содержания CO₂ в воздухе.

В англоязычной литературе данная проблема фокусируется, в первую очередь, на концепции прогрессивного лимитирования азота. В обзорно-аналитической статье Й. Лу и соавторов [Luo et al., 2004] обращалось внимание на то, что при стабильном поступлении азота в экосистемы и стимулировании фотосинтеза повышенной концентрацией CO₂ в тканях растений, а далее в опаде увеличивается соотношение углерода к азоту, что может привести к снижению активности почвенных бактерий, осуществляющих минерализацию азота, усилению иммобилизации азота в подстилке и органическом веществе почвы, что ещё более усилит дефицит азота. Хотя авторы делают оговорку, что «эта концепция применима к любому нарушению, первоначально вызывающему накопление С и N в органических формах» [Luo et al. 2004: 731], в статье рассматриваются только потребление растениями азота в форме нитрата, поступление азота в экосистемы – только с осадками из атмосферы и фиксацией почвенными бактериями, а из микориз вскользь упоминаются лишь арбускулярные. В такой постановке данная концепция рассматривает только экосистемы, развивающиеся по модели благоприятствования (формирующие гумус муль). Минеральное питание преобладающих в тяжёлых экосистемах экто- и эрикоидно-микоризных растений, эффективно использующих иммобилизованные в органическом веществе элементы питания, данная концепция обходит вниманием. Также не учитывается возрастающая по мере накопления подстилки фиксация азота цианобактериями, связанными с фоновым в тяжёлых экосистемах мхом *Pleurozium schreberi*, а поступление азо-

та из этого источника превышает поступление с осадками [Lagerstrom et al., 2007].

На недостатки аргументированности и не универсальность возможного применения гипотезы увеличения лимитирования азота из-за повышения фотосинтеза при повышенном содержании CO₂ указывают и авторы ряда публикаций.

В обзоре Е. Хильтбурнер и соавторы [Hiltbrunner_ et al., 2019] приводят свидетельства, что при высоких концентрациях CO₂ растения изменяют распределение азота в листьях и могут удовлетворять свои потребности в углероде при одновременном снижении концентрации белка в листьях и связанных с ним концентраций азота, поскольку соотношение углерода к азоту возрастает за счёт повышения концентрации в тканях неструктурных углеводов, а в экспериментах зерновые культуры при повышении концентрации CO₂ даже при получении азотных удобрений содержат в зерне меньше протеина. Также Е. Хильтбурнер и соавторы обращают внимание на то, что, при крупномасштабном географическом сравнении анализ данных требует строгой стратификации по стратегиям вложения элементов питания в листья (долговечность листьев), учитывая сильное влияние типа листьев на распределение азота; в противном случае это может привести к смещению тенденций¹.

Последнее замечание актуально для таёжной зоны, где на разных стадиях сукцессии преобладают растения с разными стратегиями вложения элементов питания в листья (за исключением регионов с доминированием лиственницы). При этом для всей

¹ В подобных исследованиях надо учитывать также независимое от повышения содержания CO₂ влияние повышения температуры. В эксперименте с моделированием потепления путём обогрева крон инфракрасными излучателями американского (*Fraxinus pennsylvanica*) и восточноазиатских (*Koelreuteria paniculata* и *Sophora japonica*) широколиственных видов деревьев выявлено, что потепление приводит к увеличению содержания хлорофилла, сухого вещества в листьях, плотности ткани листьев и числа устьиц на единицу площади, и уменьшению соотношения площади и массы листьев и размера устьиц [Zhu et al., 2020]

таёжной зоны характерно преобладание на заключительных стадиях сукцессии экто- и эрикоидно-микоризных растений, в отношении которых существенны данные, приводимые в обзоре Ю. Кузякова и соавторов [Kuzyakov et al., 2019], что иммобилизация азота и других элементов питания не является преобладающим ответом на повышение концентрации углекислоты в атмосфере, а увеличение продукции фотосинтеза способствует повышению экссудации корнями доступных соединений углерода, стимулируя разложение органического вещества почвы и усиливая потоки элементов питания в ризосфере (это также сопровождается повышением обилия тонких корней по сравнению с надземной биомассой). В работе Ц. Террера и соавторов показано, что виды растений, ассоциированные с эктомикоризными грибами, демонстрируют сильное увеличение биомассы ($30\% \pm 3$) в ответ на повышение содержания CO₂ в атмосфере (это касается и подземной, и надземной биомассы), независимо от доступности азота, а у растений, ассоциированных с арбускулярно-микоризными грибами, при низкой доступности азота эффект повышения CO₂ в атмосфере отсутствует или не значителен. Прогнозируемый эффект повышения продуктивности растений с помощью увеличения содержания CO₂ в атмосфере, вероятно, завышен для экосистем с преобладанием арбускулярно-микоризных растений (но только при лимитировании азота), которые охватывают ~65% глобального растительного покрова. С другой стороны, глобальные модели, рассматривающие лимитирование азота для ограничения эффекта CO₂, вероятно, недооценивают ответы на повышение CO₂ эктомикоризных растений, площадь которых охватывает ~35% поверхности Земли, большая часть которой в этих моделях считается лимитированной азотом (Terrer et al., 2018). Косвенно повышение значения в биохимических циклах грибов по сравнению с бактериями подтверждается приводимыми в обзоре Ю. Кузякова и соавторов [Kuzyakov et al., 2019] данными о повышении обилия грибоядных нематод по

сравнению с растительно- и бактериюидными; повышенная активность окислительных ферментов (пероксидаз и оксидаз) показывает возрастающую роль грибов – основных разлагателей лиг-лигнина и целлюлозы.

Влияние повышения концентрации CO_2 в атмосфере на сообщества арбускулярно-микоризных растений, согласно приводимым в обзоре Ю. Кузякова и соавторов [Kuzuyakov et al., 2019] данным, приводит к повышению секреции арбускулярными микоризами гликопротеина гломалина, способствующего образованию более крупных и стабильных почвенных агрегатов (что, как известно, является показателем плодородия почвы в мультэкосистемах).

Иными словами, растительные сообщества, развивающиеся по разным моделям, могут по-разному реагировать на повышение концентрации CO_2 в атмосфере. В экосистемах, развивающихся по модели благоприятствования (мультэкосистемах), повышение концентрации CO_2 в атмосфере может приводить к лимитированию азота, но информация, как это влияет на их продуктивность, противоречива, а в типичных таёжных экосистемах, развивающихся по модели толерантности (мор-экосистемах), дефицит азота менее вероятен, но возможны тенденции, ведущие к увеличению потерь зольных элементов питания.

К сожалению, в цитируемых в данном параграфе работах авторы не всегда проводят различия между разными типами экосистем и лишь изредка указывают, в каких именно экосистемах проводились анализируемые ими исследования. Например, в обзоре Ю. Кузякова и соавторов [Kuzuyakov et al., 2019] говорится, что повышение концентрации CO_2 в атмосфере увеличило накопление азота на уровне экосистемы в долгосрочной перспективе, включая более высокую фиксацию N_2 в первые несколько лет и более полную переработку азота позже (получить более подробную информацию, к каким экосистемам относятся эти слова, можно в цитируемых авторами первоисточниках, но высказанные

грубые обобщения могут создать у недостаточно критичных читателей ложные впечатления).

Хорошим примером анализа по градиентам бигеографической изменчивости всасывающего аппарата (включающего тонкие корни и микоризные грибы) дугласии является диссертация К.Е. Дефринн [Defrenne, 2019], в которой, в частности, показано, что корректировки морфологии тонких корней согласуются с потенциальным увеличением их способности к поглощению в более жёстких условиях (холодных/сухих), как реакции на влажность и температуру, но не на химический состав почвы (богатство элементами питания, Ph), а в сообществах микориз происходят сдвиги обилия (но не состава) видов в ответ на химические характеристики почвы.

Указывавший ранее на возможность нарушения баланса фиксации углерода и минерального питания растений при повышении концентрации углекислоты в атмосфере И.Н. Павлов (1993), также отмечал, что повышение концентрации CO_2 в атмосфере может привести к повышению эффективности использования воды в ходе фотосинтеза, уменьшению испарения при одинаковой продуктивности растительности и повышению влажности почвы. Однако на основании экспериментов с искусственным повышением концентрации углекислоты в лесу с доминированием сосны *Pinus taeda* в Северной Каролине К.Ф.Р. Шяфер и соавторы пришли к выводу, что лес потреблял больше воды под воздействием CO_2 , вероятно, из-за постепенного увеличения влагообеспеченности почвы вследствие уменьшения испарения с неё, вызванного большим накоплением подстилки, и в этом лесу влияние CO_2 на транспирацию больше опосредованно увеличением производства подстилки, чем непосредственно за счёт снижения устьичной проводимости, но в лесах, состоящих из лиственных видов, в реакции на CO_2 может доминировать экономия воды от закрытия устьиц [Schäfer et al., 2002].

Последнее, по нашему мнению, в условиях таёжного (промывного) по А.А. Роде (1956) гидрорежима может увеличить элювиальные явления, потери элементов минерального питания со стоком, что ещё более усилит дисбаланс потребления углерода и, прежде всего, зольных (не компенсируемых фиксацией из атмосферы) элементов питания.

Ю. Кузяков и соавторы [Kuzyakov et al., 2019] высказывают мнение, что увеличение стока под воздействием роста CO₂ представляется очень незначительным в лесных районах, в частности, ссылаясь на то, что снижение потерь воды на транспирацию компенсируется увеличением фотосинтезирующей биомассы, и, в целом, по их мнению, экономия воды при транспирации окажется более существенна для экосистем аридных и семиаридных регионов. Однако в таёжной зоне количество фотосинтезирующей биомассы темнохвойных пород лимитируется не столько доступностью воды, сколько конкуренцией за свет, и вряд ли стоит ожидать подобную компенсацию (прежде всего, в средней тайге, повлияет ли эффект экономии воды на устойчивость ели в южной тайге в случаях экстремальных засух, неясно). Необходимы дальнейшие расчёты, насколько изменение состава атмосферы способно повлиять на взаимоотношения растений с разной степенью толерантности к недостатку минерального питания, а также, возможно, выделение стратегий растений по иным критериям, учитывая замечание Г.Г. Макникли и Р. Дибзински [McNickle, Dyzbinski, 2013: 545]: «Модели стратегий растений сильно различаются в зависимости от исследуемой системы, поставленного вопроса или представляющих интерес механизмов»¹.

¹ Также см. обзор по данной теме в Kardol et al. 2018.

Заключение к главе 3

Выше приведён далеко не исчерпывающий набор различных моделей и гипотез, описывающих различные аспекты функционирования биогеоценозов или их отдельных компонентов, региональные закономерности их функционирования. Обращаясь в очередной раз к приведённому во Введении замечанию В.В. Жерихина, необходимо напомнить, что альтернативные модели являются не взаимоисключающими, а взаимодополняющими.

В то же время, пока не развиты комплексные модели, описывающие взаимосвязи различных явлений в таёжной зоне. Из рассмотренных выше моделей наиболее комплексный подход характерен для работ П.В. Фланагана и К. Ван Клива [Flanagan, Van Cleve, 1983], Дж.Ф. Грайма [Grime, 2001], Ж.Ф. Понжа [Ponge, 2003], Ю. Кузякова и соавторов [Kuzyakov et al., 2019]. Но и эти работы рассматривают лишь неполные наборы компонентов или наиболее применимые лишь к отдельным подзонам, регионам (в т.ч. вне таёжной зоны).

Необходимы междисциплинарные исследования, но при обязательном чётком определении диапазонов условий, в пределах которых изучаются комплексы взаимосвязей между различными компонентами биогеоценозов¹. Как подчёркивалось во Введении, природные законы и закономерности верны для конкретных диапазонов условий, за пределами которых действуют иные законы и закономерности. Степень реагирования различных ком-

¹ Понятие компоненты биогеоценозов имеют широкое (биосфера, атмосфера = климат, гидросфера, литосфера, иногда к этому перечню добавляется почва как самостоятельный компонент) и более узкие, дробные значения (например, внутри биосферы можно рассматривать в качестве отдельного компонента почвенную фауну, внутри почвенной фауны – микро-, мезо-, макро- и мегафауну, внутри мезофауны – разные таксономические группы организмов). Чем более узкие диапазоны условий рассматриваются в конкретном исследовании, тем актуальнее становятся более дробные толкования понятия компонентов биогеоценозов.

понентов биогеоценозов на изменения физико-географических условий, климата может существенно различаться, что неизбежно ведёт к сдвигам взаимосвязей между всеми компонентами. Глобальные либо широкие межрегиональные закономерности (модели, описывающие эти закономерности) в настоящее время описаны только для отдельных компонентов или взаимосвязей между ограниченными наборами компонентов природной среды. Комплексные междисциплинарные глобальные модели должны вырабатываться на основе анализа и сопоставления комплексных региональных или зональных моделей и моделей, описывающих глобальные закономерности взаимовлияния отдельных компонентов экосистемы Земли.

Глава 4

Некоторые дискуссионные вопросы, касающиеся связи моделей сукцессий и почвообразовательных процессов

4.1. Что такое гумус?

М.Е. Ткаченко (1952: 138) отмечал: «Как видно из приведённых определений разных форм гумуса, на лесоводственном языке этот термин не тождествен термину почвоведов. В то время как в общем почвоведении перегной физическими методами неотделим от минеральной части, лесоводы характерным отличием сухого торфа считают, во-первых, различимую даже невооружённым глазом структуру неразложившихся растительных остатков, а во-вторых, то, что весь слой сухого торфа легко отделяется от собственно минерального слоя почвы. Таким образом, "гумус" в понятии большинства почвоведов принадлежит к категории физико-химических понятий, лесоводственная же классификация гумусов основана на биологическом принципе. Только в случае "мулля" гумус и его количество, характеризуемое лесоводом, будут более или менее совпадать с качественной и количественной характеристикой гумуса почвоведом».

С.Е. Прескотт обращала внимание на неоднозначную роль «гумуса» в обеспечении плодородия лесов: «Гумус относится и к поверхностным скоплениям органического вещества, и к включенным в органическое вещество почвы. Гумус является другом лесов в том, что является источником элементов питания, и если включён в почву, улучшает её влажность и структуру. Однако гумус также может быть проблемой, в частности, поверхностные слои, которые делают существенную часть элементов питания участка недоступными для растений» [Prescott, 2000: 32].

В.М. Семёнов и соавторы (2006: 230) также критически высказывались относительно широко используемой трактовки понятия «гумус»: «относя к гумусу весь набор органических веществ с

нарушенной анатомической структурой, в том числе и не прошедших стадию гумификации, утрачивается специфичность образования и химическая уникальность этого компонента почвы, создаются предпосылки для отождествления понятий – "органическое вещество почвы" и "гумус", которые, по справедливому замечанию Орлова, не являются синонимами. Как следствие, при интерпретации экспериментальных данных возникают ошибочные или спорные выводы. Гумусом следует считать лишь те органические вещества почвы, которые частично или полностью прошли стадию гумификации» [Семёнов и др., 2006]¹.

Также В.М. Семёнов и соавторы обращали внимание на ещё один пробел в классификации органического вещества почвы: «некоторое количество углерода разлагающегося в почве органического материала минует фазу гумусовых веществ, трансформируясь в вещества неспецифической природы, которые полностью минерализуются» [Семенов и др., 2006: 230].

При этом В.М. Семёнов и соавторы наряду с безусловно полезными замечаниями о необходимости рассматривать «не только химическое, но и биологическое качество ОВП, индексируя по доступности для почвенных микроорганизмов и активности участия углерода и азота во внутрипочвенных превращениях» [Семенов и др., 2006: 233], высказывают и некоторые спорные (по крайней мере, в той категоричной форме, в которой они изложены) суждения: «Содержание в почве органического вещества и его качество зависят от характера землепользования, а в агроэкосистемах и от вида агротехнических операций» [Семенов и др.,

¹ В монографии (Семёнов, Когут, 2015) дана довольно развёрнутая классификация состава и молекулярной организации почвенного органического вещества, природы, процессов и агентов его трансформации, применительно, в основном, к агроэкосистемам. В печати высказывалась и прямо противоположная точка зрения – призыв «отказаться от фракционного подхода к изучению органического вещества почвы, а термин "гумус" понимать как просто совокупное органическое вещество почвы, определяемое при окислении серноокислым калием или при сухом сжигании при 450–500 °С» [Савенков, Наумова, 2020].

2006: 230], противоречащие их собственным утверждениям о существовании и гумифицирующихся, и полностью минерализующихся органических остатков.

Возможно, судьба органического вещества торфяных и минеральных почв различна, либо почвоведы, изучающие разные по происхождению типы агроэкосистем мало знакомы с работами друг друга, но по проблеме гумификации либо минерализации исходных органических остатков, довольно подробно рассмотренной в диссертации Н.Н. Бамбалова (1984), изучавшего в т.ч. связь устойчивости органического вещества торфов с растениями-торфообразователями, высказаны несколько иные суждения: «существует тесная взаимосвязь между химическим составом, темпами минерализации, морфологией торфяных почв и геоботанической природой торфов, на которых они развиваются» [Бамбалов, 1984: 25].

«Группа почв, развивающихся на низинных осоковых, моховых и осоково-моховых торфах. ОВ характеризуется повышенным содержанием углеводов – 14–25%, в том числе около 9–12% полисахаридов. Содержание ГК не превышает 30–35%, а в их составе преобладают биохимически неустойчивые фракции. При сельскохозяйственном использовании эти почвы не трансформируются или очень медленно трансформируются в перегнойные и отличаются особенно высокими темпами минерализации ОВ» [Бамбалов, 1984: 26].

«Группа почв, развивающихся на древесных, тростниковых, вейниковых и древесно-тростниковых торфах. ОВ характеризуется низким содержанием углеводов – до 12 %, в том числе 4–7% полисахаридов. Содержание ГК достигает 40–50%, а в них – до 50% биохимически относительно устойчивых фракций. При сельскохозяйственном использовании такие почвы в течение 5–10 лет трансформируются в перегнойные торфяные. В одинаковых условиях ОВ почв этой группы минерализуется в 1,5–3 раза медленнее, чем первой группа» [Бамбалов, 1984: 26].

«Содержание ГК в торфяных почвах определяется геоботанической природой торфов, на которых они развиваются, и практически не зависит от продолжительности и интенсивности использования почв в культуре» [Бамбалов, 1984: 29].

На недостаточное внимание почвоведов к поверхностным отложениям органического вещества обращали внимание Л.Г. Богатырёв и соавторы: «До сих пор большинство авторов ограничивается минимальным описанием подстилок как генетического горизонта, за исключением специальных работ. К классификации подстилок, как и к любой другой системе, должны быть предъявлены требования, касающиеся таксономии, диагностики и номенклатуры, а согласно положению И.А. Соколова в любом случае она должна быть последовательной. ... Безусловно, следует признать сложившееся в лесном почвоведении явное противоречие, которое заключается в сочетании безусловного признания ведущей роли подстилок в лесных экосистемах с её слабым использованием в классификации лесных почв. Возможно, такая классификация должна носить роль экологической классификации и играть самостоятельную роль наряду с обычными классификациями почв» [Богатырёв и др., 2011: 79–80]¹.

В другой работе Л.Г. Богатырёв и соавторы поставили вопрос о том, что «среди теоретических проблем обращает на себя внимание отсутствие единой классификации лесных подстилок, а также единой теории взаимоотношения подстилок и гумусово-

¹ Как на недостаток некоторых почвоведческих исследований уже более полвека назад А.А. Роде (1954) обращал внимание на отсутствие в публикациях данных о составе и запасе лесных подстилок. Между тем, согласно Полевому определителю почв (2008: 36): «Диагностического значения не имеют: поверхностные образования: лесная подстилка или опад, состоящие из неразложившихся и слабо разложившихся остатков листьев, хвои, мелких веток и др.; очес – отмершая, но не разложившаяся часть мхов с примесью корней трав и кустарничков». В работе по изучению связи распределения органического вещества на различных глубинах почвы с климатом и растительностью [Jobbagy, Jackson, 2000], подстилки исключены из рассмотрения.

-аккумулятивного процесса, особенно в географическом аспекте» [Богатырёв и др., 2013а: 30].

Л.О. Карпачевский, считавший лесные подстилки компонентом биогеоценоза, но не почвы, обосновывая эту точку зрения, занимал противоречивую позицию, с одной стороны, признавая тесную связь фитоценозов и верхних генетических горизонтов почвы, с другой стороны, утверждая: «классификационное положение почвы часто не меняется в случае исчезновения лесной подстилки (например, при распашке), т.е. её не рассматривают как генетический и диагностический почвенный горизонт» [Карпачевский, 1981: 77]; «Воздействие на почву подстилки зависит от ее характера. Отсюда следует, что одна из важнейших задач лесного почвоведения и лесоведения — построение классификации лесных подстилок» [Карпачевский, 1981: 99].

4.2. Является ли торф почвой?

Ж.Ф. Понж [Ponge, 2003] относил сфагновые торфа к гумусу типа мор. Безусловно, такая точка зрения имеет определённые основания. Однако экосистемы хвойных лесов и сфагновых болот существенно различаются. В подстилке хвойных элементы питания иммобилизованы, но доступны отлагающим опад группам растений с помощью микоризных симбионтов, а прочие «нахлебники» отлучены от «общего пирога» [Northup et al., 1998]. В сфагновых торфах иммобилизация более полная, в частности, за счёт гидрологического фактора, обеспечивающего аноксию, блокирующую активность микориз.

При рассмотрении особенностей почвообразования, свойственных разным моделям сукцессии, интересно предложение Е.А. Дмитриева (1996) различать почвы и почвоподобные тела. К последним он относил «такие не относящиеся к почвам тела, которые обладают некоторыми характерными для них свойствами, выполняют функции или занимают пространство, обычно принадлежащее почвам».

Относил торф к «непочвенным образованиям» и И.А. Соколов, различавший:

«- собственно почвы – самостоятельные субаэральные естественно-исторические тела, образующиеся на месте в результате преобразования почвообразующих минеральных пород под влиянием биоты и климата;

- псевдопочвы – тела, выполняющие экологические и биосферные функции почв, но почвами не являющиеся, т.е. не отвечающие определению центрального образа Объекта; различные геологические, биогенные и антропогенные субстраты;

- полупочвы – тела промежуточного характера между почвами и псевдопочвами, формирующиеся при участии почвообразования, но по тем или иным причинам не вполне отвечающие определению понятия почвы» [Соколов, 1996: 251]¹.

Необходимо заметить, что хотя согласно международным классификациям почв торф принадлежит почвам, другие источники относят его к органогенным горным породам [ГОСТ 21123-85]. Полевой определитель почв (2008) не относит очёс и некоторые иные поверхностные органогенные образования к диагностическим признакам почв, но рассматривает «олиготрофно-торфяной», «эутрофно-торфяной» собственно торфяные горизонты, а также выделяет «сухоторфяной» – «тёмно-коричневый органический материал, состоящий из остатков мезофильных растений, степень разложения которых не превышает 50%. В пределах 1 м подстилается минеральным горизонтом или плотной, реже рыхлой породой, в которой отсутствуют признаки оглеения» [Полевой..., 2008: 42].

¹ Недавно предложено выделить новое научное направление – генезис и география почв экстремальных условий, которые «приводят к формированию почв и солоидов (почвоподобных тел), которые не могут быть адекватно описаны, а их генезис удовлетворительно объяснён в рамках традиционного докучаевского почвоведения и географии почв» [С.В. Горячкин и др., 2019].

Е.А. Дмитриев (1996) считал спорной однозначную принадлежность сфагнового торфа к почвам, замечая: «если и считать это природное тело почвой, то образовалось оно не из торфа как почвообразующей породы. В природных условиях всё происходит скорее наоборот, и торф "образуется" из "почвы", почвообразующей породой для которой служат свежееотмершие части мохового покрова».

С.Е. Прескотт и соавторы [Prescott et al., 2000] также рассматривали торфяники как «особый случай», именуя их «крайними примерами поверхностных скоплений органического вещества».

В то же время некоторые европейские авторы при наличии поверхностных отложений органики, не смешанной с минеральным горизонтом, только их относят к почве – такой вывод можно сделать из таблицы Д.Дж. Рида и Ж. Перес-Морено (Read, Perez-Moreno, 2003), приведённой в § 3.2.

О.Г. Чертов и М.А. Надпорожская занимают похожую позицию: «В современных почвенных классификациях заметна логическая непоследовательность, связанная с наименованием почв: в названии одних таксонов акцентируется минеральная часть профиля, в других – органическая, которая не находит вербального определения во многих таксонах Принципиально важным является тот факт, что минеральный субстрат без ОрВП и биоты – это только горная порода. Напротив, ОрВП с биотой без минерального субстрата в наземных экосистемах – это всегда почва. Поэтому мы полагаем, что в таксономии должны быть терминологически отражены оба компонента твердой фазы почвы: “био-генно-органно-аккумулятивный” и “элювиально-иллювиально-метаморфический”. Полагаем, что формы гумуса могут служить прототипом отражения в таксономии базовой классификации почв статуса системы ОрВП» [Чертов, Надпорожская 2018: 1209].

Проблема отнесения торфа к почвам в интересующем нас контексте усугубляется тем, что под торфами подразумевается широкий круг объектов, среди которых и низинные торфа, многие

из которых по свойствам близки к гумусу типа муль (гидромуль З. Прусинкевича), и сфагновые торфа, относимые к грубому гумусу, отождествляемые с типом мор. Существуют также еловые болота – согры (см., напр.: Лисс, Астахова, 1982), формирующиеся у притеррасных выходов грунтовых вод, в которых кроме древесного елового торфа, состоящего преимущественно из остатков древесины [ГОСТ 21123-85], нередко преобладает опад еловой хвои – такой торф действительно можно по ботаническому составу и степени разложения отнести к гумусу типа мор. Фитоценозы согр, в отличие от плакорных хвойных лесов, нередко длительное время сохраняют высокую продуктивность за счёт притока богатых солями грунтовых вод, и в них накапливаются значительные слои «хвойного торфа» – опад хвои сразу оказывается в аноксичных условиях под водой, а зависшие над водой древесные остатки в значительной степени разлагаются, в т.ч. с участием насекомых-ксилофагов (личные наблюдения автора).

Согласно современной интерпретации компонентов биосферы по В.И. Вернадскому в изложении Л.Г. Богатырёва (2015: 20): «Основными компонентами биосферы являются: живое вещество (совокупность живых организмов), биогенное вещество (продукты, созданные живым веществом, например: угли, торфа, сапропели, гумус) и биокосное вещество (продукты, образовавшиеся в результате взаимодействия живых организмов и неживой материи – почвы, илы, осадочные породы, некоторые газы)». Соответственно, торф и гумус относятся к компоненту «биогенное вещество», а почвы – к другому компоненту – «биокосное вещество».

История дискуссии по используемому в почвоведении понятийному аппарату довольно подробно изложена в недавней статье О.Г. Чертова и соавторов (2018). При этом авторы данной работы исходят из трактовки понятий муль, модер и мор, не совпадающей с используемой в Западной Европе, Америке и в данной книге (подробнее см. § 3.1.).

4.3. Что общего и в чём различия “грубых гумусов” типа мор и торфа?

С теми же основаниями можно считать спорной однозначную принадлежность к почвам и гумуса типа мор. Е.А. Дмитриев (1996) предлагал «условием принадлежности к царству почв считать обязательность существования биокруговорота элементов».

Кроме устойчивости к непосредственному воздействию гетеротрофов, общим свойством сфагновых торфов и подстилок хвойных является отсутствие в них зоопедотурбаций почвенной мезофауной. Педотурбации, связанные с вывалом деревьев, видимо, столь же характерны в хвойных лесах с мощной подстилкой, как и в лесах, образованных лиственными породами [Бобровский, 2010], но такие педотурбации, как и вызванные норением хищных (в отличие от педотурбаций почвенной мезофауной, характерной для гумуса муль), носят эпизодический, мозаичный характер¹ и существенно отстают от процессов пространственного разобщения процессов аммонификации и поглощения азота, когда разложение подстилки происходит в органическом слое поверх минеральной почвы, как описано выше, по Б. Ульриху [Ulrich, 1987].

Редкие педотурбации способны компенсировать эти явления лишь локально, в отдельных парцеллах, но на большей части площади биогеоценозов они отсутствуют.

Участие не хищных роющих млекопитающих в педотурбациях в таёжной зоне в сообществах хвойных, по сравнению с лиственными, также, видимо, невысоко.

По данным А.А. Данилкина (2002), угодья в хвойных для кабанов считаются посредственными, на северо-западе России чис-

¹ По данным В.Г. Стороженко и В.А. Засадной (2019), количество стволов бу-реломы превышает таковое из категории ветровала в ельниках северной тайги в 3.9 раза, в ельниках южной тайги – в 2.8 раза, т.е., в целом, частота вывалов существенно отстаёт от смены поколений деревьев.

ленность этих парнокопытных в них до 2 экз./1000 га, в отличие, например, от заросших травой и кустарниками пойм рек, опушек смешанных лесов – не менее 5 экз./1000 га, или разреженных лиственных лесов, молодняков смешанных лесов – до 4 экз./1000 га. В обширных болотах, в т.ч. моховых, численность кабана ещё ниже – «животные здесь редки». При этом в ельниках густые кроны задерживают большую часть снега, и внизу остаются малоснежные участки, зимой почва промерзает меньше, что позволяет кабану рыться в верхнем её слое (кабан роется в подстилке, но вряд ли существенно перемешивает её с подстилающей минеральной почвой), и, кроме того, привлекает отсутствие ветра и возможность устраивать утеплённые лёжки из подроста и нижних ветвей. Менее привлекательны чистые сосновые леса, лишённые подроста. В Беларуси кабан перекапывает от 0,2% площади в сосняках и до 65% – в дубравах.

В целом, численность кабана в таёжной зоне существенно ниже, чем в более южных регионах. Например, в Татарстане, в подзоне хвойно-широколиственных лесов, их численность достигает 7 экз./100 га, в степной зоне Украины 18–25 особей /1000 га. Если в Карелии и Архангельской обл. кабан проникает в подзону средней тайги, то по мере возрастания континентальности климата северная граница его ареала в Западной Сибири смещается к подтайге, и юг таёжной зоны здесь можно отнести скорее к зоне колебания границы ареала. В Прибайкалье кабан встречается на тех же широтах и в таёжной зоне [Данилкин, 2002].

Из крупных млекопитающих на сфагновых болотах относительно высокого обилия может достигать лось (Вейнерт, 1976), продукты жизнедеятельности которого (как и других животных) интенсифицируют разложение растительных остатков, в т.ч. богатых полифенолами, но не препятствуют подкислению.

Значение мелких млекопитающих-землероев (грызунов, буроzubок), также играющих роль педотурбаторов, в сплошных хвойных массивах невысоко. В Карелии наиболее плотно населе-

4.3. Что общего и в чём различия “грубых гумусов” типа мор и торфа?

ны мелкими млекопитающими спелые лиственные леса с умеренной хвойной примесью, зарастающие вырубки 3–10-летнего возраста, участки культурного ландшафта, а также зеленомошно-травяные ельники с участием лиственных пород, хорошим подлеском и развитым травостоем. В лишайниковых борах и монотонных таёжных ельниках без лиственной примеси и подлеска численность землероек и грызунов минимальна [Ивантер, Якимова, 2010]. В сосняках их численность высокая только на юге таёжной зоны, причём пики численности наблюдаются именно после пожаров, в период господства в травостое пирогеофилов (иванчая и т.п.) [Санников, 1992].

Не углубляясь в дискуссию, целесообразно ли разделять почвы и почвоподобные тела, или рассматривать те и другие, как в международных классификациях почв, начиная с 1975 года, как разновидности почв, несомненно, что сфагновые торфа и подстилки сосняков не обладают одним из важнейших свойств почв – биокруговоротом элементов минерального питания (хотя крайне замедленный биокруговорот наблюдается и в хвойно-вересковых подстилках [Northup et al., 1998], и даже в очень глубоких слоях сфагновых торфов [Clueto, 1984]).

В лесоводческих исследованиях торфом нередко именуют лесную подстилку, в т.ч. сухую, например, К.Д. Мухамедшин и Н.К. Таланцев (1982) именовали «оторфованными» почвы арчевников в горных лесах Тянь-Шаня. М.Е. Ткаченко (1952) указывал, что лесоводы именуют «сухим торфом» верхний слой грубого гумуса (с точки зрения современных классификаций слоёв подстилки это определение, видимо, относилось к слою L (Litter) гумуса мор, а нижние слои H (Humus) Ткаченко именовал модером, куда относится слой F современной классификации, из его описаний неясно), но характеризовал применение определения торф к грубому гумусу неудачным. В Полевом определителе почв (2008) выделяются «подстилично-торфяные» горизонты, и в качестве уточняющей характеристики указывается, что у них «реакция кис-

лая как и во всех торфяных горизонтах, содержание органического веществ вещества, определяемого как потеря при прокаливании, составляет более 35% от массы горизонта» [Полевой..., 2008:41], однако в монографии Мухамедшина и Таланцева упоминаются и карбонатные разновидности этих почв.

Возможно, данное противоречие связано с «трудностями перевода». В русскоязычной литературе термин «почва» со времён В.И. Докучаева подразумевает относительно развитые почвы, преобразованные деятельностью биоты, в то время как английское «soil» означает любую поверхность Земли, в т.ч. свежееобнажённые минеральные субстраты (например, из цитированных выше авторов Дж. Майлс [Miles, 1985] именовал словом «soil» поверхности принесённых лавинами обломков и свежееобнажённые ледником глины), астрономы именуют словом «soil» поверхности космических тел, в т.ч. астероидов и таких заведомо безжизненных планет, как Меркурий¹. В русском языке слово, однозначно означающее любую поверхность земли, отсутствует, как и в английском отсутствует слово, означающее почву в Докучаевском понимании. (Г.Иенни (1948) использовал дополнительные определения – «зрелая» и «незрелая» почвы). Международные классификации основаны на английском понятийном аппарате.

Как справедливо замечал И.А. Соколов: «Почвоведение – одновременно и наука о самостоятельном естественно-историческом теле, изучаемом как таковое, и наука о всех субстратах, на которых растут растения (в том числе и в первую очередь – культурные). Докучаев считал, что это разные науки. Но вспоминаем мы об этом только абстрактно-теоретически. В действительности ни мы, ни наши зарубежные коллеги генетическое почвоведение (педологию) от агропочвоведения не отделяем» [Соколов, 1993: 147–148].

¹ Переводчик Yandex нередко переводит «soil» словом «грунт».

4.3. Что общего и в чём различия “грубых гумусов” типа мор и торфа?

Также И.А. Соколов высказывал мнение, что «науки, занимающейся всеми телами геодермы Земли, пока реально не существует» [Соколов, 1993: 148]. Вопрос можно было бы поставить иначе: правильно ли именовать науку, реально занимающуюся всеми телами геодермы Земли, – почвоведением?

Такая расплывчатость определения объекта науки даёт некоторым современным авторам основание весьма радикально высказывать озабоченность по этому поводу, например: «Нет чёткого и конкретного научного определения почвы. Существующие определения почвы или односторонние и ограниченные (...), либо чрезмерно пространные (...) и не дают ясного понимания почвы» [Мамонтов, 2015: 25]¹.

Болота, наряду с лесами, являются ведущим типом таёжных экосистем. Некоторые авторы именуют таёжную зону лесоболотной [Болота ..., 1998]. Однако при проведении различий в определениях между почвой и торфом (как и между лесом и болотом) существуют трудности, обусловленные как комплексным характером этих природных объектов, так и существенными различиями между разными типами болот (интересный обзор коллизий, связанных с определениями леса и болота, содержится в монографии Ф.З. Глебова (1988)).

Эти различия могут быть обусловлены как экзогенными, так и эндогенными факторами. Поскольку объектами нашего рассмотрения являются эдификаторы и экосистемные инженеры, касаясь болот, сосредоточим внимание на эндогенных факторах, обусловленных средообразующим влиянием сфагновых мхов.

Лесная подстилка – как лиственная, так и хвойная, в нормальных условиях хорошо водопроницаема и способствует переводу поверхностного стока в подземный [Морозов, 1930]. В сфагновых болотах торфяную залежь можно разделить на два слоя – деятельный, водопроницаемость которого близка к водо-

¹ На отсутствие чётких дефиниций трактовки понятий «почва» и «земля» в русскоязычной юридической литературе обращал внимание Л.А. Мельник (2007).

проницаемости лесной подстилки, и инертный, служащий водопором, фильтрация воды в котором в десятки раз ниже [Лопатин, 1949; Иванов, 1975].

Гидрологические свойства – основное отличие опада сфагновых мхов от образуемого хвойными опада, объединяемых под общим наименованием «грубый гумус» = мор. Благодаря особой структуре, прежде всего наличию в листьях сфагновых мхов специальных гиалиновых клеток, предназначенных для удержания влаги, «грубый гумус» сфагнов в тех же климатических условиях на одинаковых элементах рельефа способен постоянно обеспечивать превышающий установленный С.Е. Прескотт [Prescott, 2010] порог весовой влажности почвы 80%, выше которого ведущим в контроле разложения растительных остатков является фактор влажности.

Ф.З. Глебов [1988] писал: «возможность существования деревьев на болоте и производительность древостоев зависят от аэрации корнеобитаемого слоя торфа, которая достигается за счёт совместного или отдельного выполнения двух условий: переменчивости уровня режима в вегетационный период и высокой проточности почвенно-грунтовых вод». Однако Б.В. Бабилов [2004: 25] указал на неоднозначность проточности грунтовых вод и проточности мягкой верховодки сфагновых болот: «В лесоводственных исследованиях часто объясняют лучший рост леса на низинных болотах в евтрофных условиях высокой проточностью грунтовых вод и высоким содержанием в воде кислорода.

Однако ... в условиях олиготрофных болот проточность во много раз выше, а рост леса – хуже»¹.

Ф.З. Глебов [1978] отмечал: «увеличение гидроморфизма влечёт к снижению таксационных показателей древостоев. Однако эта общая закономерность проявляется лишь в пределах одинаковой трофности».

¹ В литературе ставился вопрос о слабой научной обоснованности понятия «проточность» [Вомперский и др. 1975].

Поверхностный сток атмосферных осадков на сфагновых болотах снижает обеспеченность элементами питания древесной ризосферы и ухудшает рост деревьев [Войтехов, 2006, 2012]. Основным лимитирующим фактором в данном случае, видимо, является обеспеченность ризосферы древостоя не только кислородом, но и элементами питания. Сток низкоминерализованной воды, вероятно, выносит из ризосферы больше элементов питания, чем их высвобождается из органики за счёт дополнительной аэрации, стимулирующей её разложение.

С.Э. Вомперский [1968] высказывал предположение о негативном воздействии верховых торфов на развитие грибов-микоризообразователей. Г. Потила [Potila, 2008], изучавшая верховые болота Финляндии, показала, что на неосушенных сфагновых болотах доминируют сапротрофные грибы, а по мере формирования древостоя после осушения они почти полностью сменяются микоризными видами (при этом в более северных регионах, где рост леса хуже, больше доля эрикоидно-микоризных видов, а южнее преобладают эктомикоризные грибы).

Формируемая сфагновыми мхами среда лишает их потенциальных конкурентов-эдификаторов-деревьев двух источников минерального питания: через специфические микоризы, как это происходит в обводнённых местообитаниях, и вынося поверхностным стоком мягкой верховодки элементы питания, высвободившиеся в ходе разложения торфа сапротрофами.

Очевидно, кроме изоляции корнеобитаемого (деятельного) слоя болот от подстилающих грунтов, создаваемая наличием вторичного водоупора – инертного слоя торфа – поверхностная проточность дополнительно повышает конкурентоспособность сфагновых мхов по отношению к деревьям.

Различия двух вариантов гумуса мор отражаются и на процессах в подстилающих породах. Как отмечала Н.А. Караваева (1982), характерные для хвойных лесов подзолистые почвы при заболачивании сменяются глеевыми. Рассматривавший ранее за-

болачивание подзолистых почв П.Д. Варлыгин (1930) характеризовал минеральные горизонты, подстилающие болота (прежде всего олиготрофные), как «ультра-глей». Примеры изменения от Al-Fe-гумусовых подзолов под беломошными сосняками к торфяно-глеевым почвам под окрайками сфагновых болот на трансектах в несколько десятков метров описаны в работе М.С. Боч и соавторов (1979).

Тенденции смены оподзоливания оглеиванием не только с участием сфагновых мхов, но и как возможную стадию почвообразования с участием хвойных и иных пирофенофилов отмечал Д.Н. Парк [Park, 1972]. Вопрос о связи двух групп грубых гумусов с оглеиванием нуждается в дополнительном изучении.

4.4. К вопросу о питательности гумуса типа мор

В своё время ещё В.В. Докучаев, характеризуя таёжную зону, отмечал: «Почвы здесь – белоземы, или подзолы, нередко содержащие в себе до 85% мучнистой кремнекислоты и всегда очень бедные питательными веществами; гумус в них кислый» [Докучаев, 1994: 207].

В.В. Пономарёва также считала, что лес не накапливает в почвах значительные запасы питательных элементов: «Лесные растительные сообщества, имея многолетнюю, часто многовековую, огромную надземную биомассу, создают необходимые им запасы элементов-органогенов в основном не в минеральной толще почвы, а в своём живом веществе, в котором периодически отмирающая и опадающая часть (листья, хвоя, части веток, коры и т.п.) наиболее богата зольными элементами и азотом, и после отмирания и поступления на почву она даёт каждый год собственный удобрительный материал для того же леса. Зольный состав этого опада по содержанию и соотношению в нём макро- и микроэлементов полностью отвечает потребностям сбросившего этот опад растительного сообщества» [Пономарёва, 1970: 1587].

Главное свойство – «это гигантизм, многолетность и долговечность лесных растительных сообществ, благодаря чему они прочно и постоянно удерживают в своей огромной биомассе усвоенные из верхнего слоя земной коры запасы элементов-органогенов и возвращают их частично с опадом на землю лишь для того, чтобы по возможности быстро и без потерь на вымывание вовлечь их в новый биологический цикл. Благодаря этим свойствам лесная растительность зависит в своём зольном и азотном питании в большей степени от собственного органического опада; чем от минеральных горизонтов почвы» [Пономарёва, 1970: 1588].

Таким образом, предполагается «по возможности быстрое и без потерь» возвращение элементов питания в новый биологический цикл. Однако ниже говорится: «чем медленнее разлагается лесная подстилка, тем меньше из неё вымываются минеральные элементы, так как они удерживаются в неразложившихся растительных тканях и непосредственно из подстилки усваиваются корнями растений и другими организмами» [Пономарёва, 1970: 1591]. Это, в принципе, соответствует описанному цитируемыми выше авторами [Dehlin, 2006, DeLuca et al., 2002, Northup et al., 1998] поглощению растениями питания из подстилки с помощью микориз, однако, как свидетельствуют данные указанных и других авторов, этот процесс не быстрый. Да и само накопление подстилки свидетельствует о несбалансированности системы и преобладании иммобилизации над высвобождением из неё элементов питания (см. замечание С.Е. Прескотт о том, что продуктивность бореальных лесов ограничивается скорее неполным, чем *медленным* разложением опада [Prescott, 2005]).

Косвенно В.В. Пономарёва признаёт это далее в тексте: «Очень важным свойством является олиготрофность многих лесных растений, особенно в условиях Севера; она служит отличным приспособлением к медленному разложению лесного опада и медленному освобождению из него питательных элементов. Спо-

способность организмов усваивать элементы-органогены, находящиеся в очень рассеянном состоянии, усиливает их в борьбе с элювиальными условиями. Лизиметрические исследования ... показывают, что в условиях песчаных подзолов и сильноподзолистых почв, бедных питательными элементами, почвенные организмы не в состоянии удержать от вымывания лишь то очень небольшое количество элементов питания, которое соизмеримо с их поступлением в почву из атмосферы (с пылью, осадками)» [Пономарёва, 1970: 1591].

Изложенное в этой статье В.В. Пономарёва относит к «типичным лесным сообществам», т.е. подразумевает, что почвообразовательные процессы, характерные для таёжных лесов (с преобладанием хвойных пород), типичны для лесов вообще, и что «почти все генетически лесные формы накопления органического вещества в почвах имеют в той или иной степени поверхностный и грубогумусный характер, обусловленный поверхностным или неглубоким распределением растительных остатков, заторможенностью процессов их разложения и слабой связью лесного гумуса с минеральными компонентами почвы», а формирование «"чернозёмовидных" и других форм накопления гумуса в лесных почвах» характеризует как «отклонения и даже исключения из ... общего правила», справедливо признавая при этом, что причиной этого является «сильная травянистость лесов, под влиянием которой (а не под влиянием древесных пород) в лесных почвах образуется дерновый горизонт» [Пономарёва, 1970: 1592].

Таким образом, В.В. Пономарёва выступает по существу с позиций приверженцев парадигмы моноклимакса и считает типичными лесными именно мор-экосистемы (по терминологии Ж.Ф. Понжа [Ponge, 2003]), приписывая им некоторые свойства мульт-экосистем, прежде всего, быстрое и без потерь на вымывание вовлечение из опада элементов-органогенов в новый биологический цикл.

И хотя в последующих работах [напр.: Пономарёва, 1972] В.В. Пономарёва не упоминала о быстром возвращении в биогенный круговорот элементов минерального питания из подстилки, она продолжала считать «лесными» только мор-экосистемы, а ускорение оборота биогенов связывала только с присутствием трав под пологом леса (т.е. с дерновым процессом).

Н.В. Лукина с соавторами [Лукина и др., 2008] в своих оценках таёжных экосистем идут ещё дальше в приверженности парадигме моноклимакса. Признавая существование трёх типов гумуса – мор, модер, мюль, ссылаясь при этом на работу Ж.Ф. Понжа [Ponge, 2003]), указанные авторы утверждают: «Типы гумуса могут изменяться не только в процессе эволюции, но и сукцессии лесов. В процессе аутогенной сукцессии происходит увеличение доли растений, отличающихся быстрым ростом и быстроразлагающимся опадом, возрастает разнообразие почвенной фауны и микроорганизмов, что неизбежно должно приводить к трансформации типа гумуса» [Лукина и др., 2008: 6].

Развивая эту мысль и выражая уверенность в том, что: «В процессе аутогенной сукцессии происходит ускорение циклов элементов питания» [Лукина и др., 2008: 7], Н.В. Лукина с соавторами по существу отрицают возможность длительного существования мор-экосистем, утверждая: «Адаптация к бедной элементами питания окружающей среде посредством снижения потерь элементов питания за счёт увеличения продолжительности жизни органов растений имеет важное негативное побочное действие: стоимость биосинтеза тканей возрастает, что приводит к снижению потенциальной скорости роста. Это является существенным недостатком при увеличении плодородия почв, поскольку медленно растущие виды в таких условиях не конкурентоспособны» [Лукина и др., 2008: 8].

Однако далее Н.В. Лукина с соавторами непоследовательно заключают: «важной особенностью экосистем, сложенных видами, отличающимися медленным круговоротом биомассы и эле-

ментов питания, является снижение способности к разложению их опада, что также снижает потерю элементов питания. Как правило, существует тесная обратная связь между содержанием лигнина и скоростью разложения тканей растений. Многие другие вторичные метаболиты также увеличивают продолжительность жизни растения, защищают их от травоядных и способствуют снижению скорости разложения их опада. Явление снижения доступности элементов питания растениями, формирующими опад низкого качества (кислый, с низким содержанием элементов питания и высоким содержанием танина и лигнина), может быть связано с накоплением в их живых тканях фенолов, "отпугивающих" травоядных. Возможно, эти два свойства, защита от травоядных животных и угнетение питания для конкурентов, способствуют их выживанию и эволюции» [Лукина и др., 2008: 8–9]. Каким образом сочетаются неконкурентоспособность с выживанием и эволюцией, указанные авторы не поясняют.

Поскольку Н.В. Лукина и соавторы признают существование разных типов гумуса, приведённые выше нестыковки можно было бы отнести, например, к неудачному изложению мыслей. Однако на основе отстаиваемой ими концепции указанные авторы делают конкретные выводы о сменах сообществ в ходе сукцессии: «Относительно высокое содержание элементов питания, низкая кислотность почв ельника папоротникового и менее выраженные парцеллярные и внутривидовые различия в ельнике черничном свидетельствуют о том, что ельник папоротниковый развивался в отсутствие сильного действия аллогенных факторов более продолжительное время по сравнению с ельником черничным» [Лукина и др., 2008: 10].

В качестве обоснования концепции ускорения циклов элементов питания в ходе сукцессии Н.В. Лукина (и другие современные сторонники парадигмы моноклимакса по модели благоприятствования) обычно ссылаются на «биогеохимические принципы В.И. Вернадского». Однако в трактовке «принципов

В.И. Вернадского» более взвешенной представляется позиция И.А. Шилова: «Механизмы гомеостазирования остались вне интересов В.И. Вернадского. В своей геохимической концепции для него было важно отмечать роль совокупности живых организмов как целого (отсюда термин "живое вещество"), преобразования их химического состава и связанные с этим перемещения молекул в глобальном круговороте, затрат энергии на жизненные процессы и т.д.» [Шилов, 2011: 36]. Эту позицию И.А. Шилов в своей книге иллюстрирует цитатой из самого В.И. Вернадского: «"Геохимика может интересовать только проблема создания комплекса жизни в биосфере, т.е. создание биосферы" (В.И. Вернадский, 1967)» [Шилов, 2011: 37].

Опираясь на результаты непосредственных исследований изменения в ходе сукцессий таёжных экосистем их продуктивности, плодородия почв и круговорота элементов питания в приведённых выше работах Х. Делин [Dehlin, 2006], Д.А. Уордла и соавторов [Wardle et al., 1997; 2003], Т. Де Люка и соавторов [DeLuca et al., 2002], можно прийти к прямо противоположным сделанным Н.В. Лукиной с соавторами выводам о положении в сукцессионном ряду ельника папоротникового и ельника черничного. В частности, в монографии Г.В. Добровольского и Е.Д. Никитина имеется такое свидетельство: «В Музее землеведения МГУ наглядно показана последовательная смена елового леса сосново-сфагновым болотным комплексом. По мере нарастания заболоченности почвы наблюдается закономерная смена фитоценозов. В результате имеет место следующий сукцессионный ряд: ельник кисличник – ельник черничник – ельник долгомошник – ельник долгомошно-сфагновый – сосняк сфагновый – сфагновое болото с карликовой сосной» [Добровольский, Никитин, 1986: 56]. Данная тенденция характерна для стадии регрессии сукцессии, описанной Д.А. Уордлом [Wardle et al., 2009], или пост-устойчивого состояния Д.Н. Парка [Park, 1972].

Подобные суждения о ходе сукцессии ельников высказывал и В.Г. Карпов: «рассчитав общее количество доступных питательных веществ почвы, А.Я. Орлов (1966) показал, что запасы аммиачного азота в корнеобитаемой толще почвы ельника-черничника почти в три раза меньше, чем в почве ельника кислично-щитовникового. Основываясь на его данных, можно утверждать, что в сообществах кислично-черничной серии запасы доступных питательных веществ быстро истощаются корнями деревьев и чаще всего снижаются ими до критически низких уровней» [Карпов, 1969: 286].

В отличие от приведённых выше авторов сукцессии именно по модели толерантности (в нашей трактовке) считал типичными для лесов Т.А. Работнов (1992: 271): «В ходе сукцессий изменяются количество растительного опада и его состав, он содержит меньше биогенов, медленнее разлагается и минерализуется, а потому в больших количествах накапливается на поверхности почвы. В лесных стадиях сукцессий происходит постепенно увеличение мощности опадогенного горизонта (подстилки) и возрастание соотношения между его массой и массой ежегодного опада, что свидетельствует о замедлении разложения опада, во всяком случае до определённого предела. ... Увеличение биомассы и накопление массы отмерших органов, ... приводит к прогрессирующей иммобилизации элементов минерального питания и сопровождается ухудшением обеспечения ими растений. В связи с возрастающей реутилизацией из отмирающих органов растений биогенов происходит обеднение ими опада».

И.С. Кауричев и Е.М. Ноздрунова на основании своих исследований высказывали мысль, прямо противоположенную мнению Н.В. Лукиной, называя «отклонением от общего направления развития почвообразовательного процесса» в таёжной зоне, «когда вследствие богатства породы основаниями и близкого залегания жестких грунтовых вод в составе растительности возникают группировки с более высокой зольностью, органические вещества

существенно изменяются прежде всего в сторону формирования менее кислых и более усредненных соединений, воздействие которых на породу не приводит к столь энергичной мобилизации металлических ионов почвенных минералов и характеризуется образованием преимущественно неподвижных устойчивых комплексов» [Кауричев, Ноздрунова, 1969: 106].

Д.Ф. Соколов считал, что «накопление гумуса в лесных почвах не зависит от массы растительных остатков, накопившихся под пологом хвойных пород, произрастающих в условиях влажного и холодного климата. Это обусловлено интенсивным выщелачиванием из почв кислых продуктов разложения органической массы» [Соколов, 1962: 113], признавая при этом возможность накопления гумуса, в т.ч. богатого кальцием, под хвойными в условиях лесостепной зоны, и что лесорастительные свойства под хвойными (сосной, елью, лиственницей) на выщелоченных чернозёмах не ухудшаются.

Это, в целом, совпадает с мнением Б. Ульриха [Ulrich, 1987], считавшего модер стадией гумусообразования, характерной для наивысшей аккумуляции зольных элементов в древесине, сменяющейся формированием муля при распаде старого древостоя и развитии подроста.

К.Н. Манаков и В.В. Никонов, рассматривая биологический круговорот химических элементов и почвообразование в ельниках Крайнего Севера, считают «не совсем удачными термины „компенсированность" и „сбалансированность" применительно к биологическим системам, ибо эти понятия подразумевают, что в природе должен существовать какой-то баланс, какие-то застывшие обменные отношения. Этим непроизвольно отрицается постоянное развитие природных систем во времени и в пространстве, их эволюция. Более правильным, на наш взгляд, может быть представление об относительном динамическом равновесии биогеохимических циклов минеральных элементов в природных сис-

темах в определённый период их развития» [Манаков, Никонов, 1981: 168].

Указанные авторы, признавая, что еловые биогеоценозы «являются существенным геохимическим барьером для всех без исключения физиологически важных элементов, вовлекаемых в биологический круговорот» [Манаков, Никонов, 1981: 182], подчёркивают, что в результате минерализации растительного опада «освободившиеся элементы приобретают повышенную миграционную способность и подвергаются биологической и геохимической миграции» [Манаков, Никонов, 1981: 171]; «из аккумулятивного горизонта автономных и транзитных ландшафтов с нисходящим током почвенных растворов выносятся преимущественно те химические элементы, которые в наибольшей степени используются приростом (подвергаются биологической миграции) – калий, кальций, азот, а также активные водные мигранты сера и натрий» [Манаков, Никонов, 1981: 175]; «„агрессивные“ органические кислоты, продуцируемые в результате разложения низкосолевого растительного опада, и гумидный режим региона способствуют усилению миграционной способности химических элементов, перемещению их по профилю почв и сопряженных геохимических ландшафтов (т.е. создают возможность их безвозвратного выноса за пределы биогеоценоза)»¹.

Наиболее категорично о характерных для ельников тенденциях почвообразования высказывались В.Н. Сукачёв: «ель, поселившись на чернозёме или близкой к нему почве, превращает её в подзолистую» [Сукачёв, 1938] и А.И. Толмачёв: «При определённых общеклиматических условиях развитие тайги само порождает развитие подзолистого типа почвообразования. И в данном случае лес (основные черты которого непосредственно определяются климатическими условиями) в большей степени опреде-

¹ А.А. Дымов (2018), напротив, связывал «усиление химической агрессивности» с продуктами распада листовых растений (имеющих более высокую зольность, чем хвойные).

ляет природу почвенного покрова, чем сам от неё зависит» [Толмачёв, 1954: 35].

А.И. Толмачёв, анализируя причины ксероморфного облика таёжной растительности (характерного и для деревьев-эдикаторов, и для многих представителей напочвенного покрова), рассмотрев высказывавшиеся разными авторами точки зрения и не придя к какому-либо конкретному выводу, ограничился общим рассуждением: «Для растений же вечнозелёных существование в условиях климата с продолжительной и холодной зимой возможно, повидимому, лишь при ксероморфном строении листьев», и истолковал ксероморфизм как «приспособление к переживанию холодного времени года при сохранении непадающей листвы» [Толмачёв, 1954: 80].

Представляется более вероятным, что признаки, рассматриваемые как ксероморфизм, на самом деле являются проявлением описанного Дж.Ф. Граймом и соавторами [Grime et al. 1997] и С. Диазом и соавторами [Diaz et al. 2004] фундаментального компромисса между строением растений и набором их свойств, позволяющим быстро находить ресурсы (характерным для модели благоприятствования в нашей трактовке), и набором, позволяющим сохранять ресурсы в хорошо защищённых тканях в условиях ограничения продуктивности внешними факторами, сходно проявляющимся в различных экологических ситуациях, вне зависимости от основных причин низкой продуктивности – засухи или дефицита элементов минерального питания.

К этому следует добавить, что рассуждая о запасах минерального питания в опаде, многие авторы рассматривают некое общее их содержание (нередко уделяя особое внимание азоту, который обычно аккумулируется в подстилке в больших количествах), хотя удовлетворение потребности по разным элементам при возможной их реутилизации из подстилки существенно различается. В.В. Никонов (1986) выделил три группы содержащихся в опаде элементов, различающихся интенсивностью потребления

их сосновыми фитоценозами на бедных почвах: низкой потребности – Si, Fe, Al, Na (этих элементов в подстилке достаточно на десятки и даже сотни лет); высокой потребности – Ca, P, N, S, Mg (этих элементов может хватить на несколько лет); исключительной потребности – K, Mn (этих элементов недостаточно даже для формирования годичной продукции, они накапливаются в основном в многолетних органах фитомассы).

Ряд примеров из собственного опыта в Новой Зеландии и литературных источников по другим регионам мира, касающихся изменения системы лес/почва в пост-устойчивом состоянии, сопровождающихся сменой более требовательных к минеральному питанию видов менее требовательными, приводил в своём обзоре Д.Н. Парк [Park, 1972].

Частично приведённые выше противоречия между взглядами разных авторов о направлении изменений запасов элементов питания в лесах таёжной зоны могут быть объяснены нередкой условностью их классификации по преобладающим породам. Например, ельниками могут именоваться древостои, в составе которых присутствует до 2–3 единиц листопадных пород. К категории «коренных» некоторые авторы относят одновозрастные приспевающие древостои (Сабиров, Газизуллин, 2001). Сообщения многих авторов о тех или иных явлениях в «ельниках», «сосняках», «кедровниках» и т.д. не могут быть надёжно интерпретированы при отсутствии данных о сопутствующих породах, составе подлеска и напочвенного покрова. С точки зрения планирования промышленного лесоводства такие неточности могут быть несущественны, но при оценке состояния и динамики биогеоценозов приобретают принципиальное значение.

Также приходится встречаться с вольным толкованием понятия климакс. При общении с лесоводами автор сталкивался со случаями, когда климаксными именовались ельники первого поколения, имеющие в своём составе 2 единицы мелколиственных пород + единично сосна, но жизнеспособный подрост мелколист-

венных отсутствовал, т.е. хотя в первом ярусе и господствовал вид-эдификатор заключительной стадии сукцессии, ещё присутствовали эдификаторы пионерной стадии – не завершилось формирование состава древостоя, который не проявлял тенденции к сохранению смешанного состава и развивался в направлении моновидового (по мнению А.К. Каяндера [Cajander, 1926], такое состояние может сохраняться до 300 лет). Основанием отнесения сообщества к климаксовому называлось то, что структура популяции ели приблизилась к разновозрастной в связи с постепенным её выходом в первый ярус и появлением новой её генерации в местах отпада мелколиственных пород и группового отпада тонкомера первого поколения ели (ещё не завершилось самоизреживание первого поколения эдификатора!).

В печати можно встретить и такое утверждение: «Активное возобновление *Picea obovata* уже на ранних стадиях формирования древостоев (12–31 тыс. шт. подроста на 1 га в молодняках берёзы I класса возраста) свидетельствует об ускоренном процессе восстановления климаксового сообщества» [Дубровский и др., 2016].

По существу речь идёт о смешении критериев понятия «климакс» – устойчивого состояния *биогеоценоза* (или, в трактовке фитоценологов, *растительного сообщества*) или признака состояния популяции *одного вида-эдификатора*. Симметричная структура популяции зонального эдификатора – обязательное, но не достаточное основание отнесения сообщества к климаксу, а быстрое возобновление вида-эдификатора климаксовой стадии – сомнительный признак ускоренного процесса восстановления климаксового сообщества (данный пример чаще свидетельствует об ускоренном формировании разновозрастного древостоя)¹.

¹ В этой связи полезно замечание Т.А. Работнова (1992: 161–162): «судя по наблюдениям в Швейцарских Альпах, где в особо благоприятных условиях хвойные леса на месте отступающего ледника формируются даже в течение 100 лет, типичная для такого климакса почва (бурозем) за этот срок ещё не успевает сфор-

Возвращаясь к приведённой во введении цитате В.В. Жерихина: «природа сукцессионных явлений – балансовые процессы», добавим, что одним из необходимых признаков климакса в условиях тайги является устойчивый баланс в сообществе видов, более эффективных в конфликтах (эдификаторов заключительной стадии сукцессии), и видов, более эффективных в эксплуатации ресурсов (в мор-экосистемах нередко являющихся их «спарринг-партнёрами», обеспечивающими некоторое повышение цикла элементов минерального питания). При этом популяции видов подчинённых ярусов, оказывающих заметное влияние на разложение опада, могут быть и неполночленными – диаспорическими (левосторонними).

В некоторых случаях результаты, полученные при исследовании заведомо ограниченного круга объектов, интерпретируются для целых биомов. Например, авторы масштабного исследования широколиственных лесов, утверждают: «В лесных ценозах, где влага и элементы минерального питания, как правило, не являются лимитирующими, свет выступает основным формообразующим фактором», а далее сообщают: «Пробные площади выбраны ... на участках, сходных по положению в рельефе, на богатых хорошо увлажнённых почвах. На них полностью отсутствовал выпас, а травяной покров не был сильно нарушен роющими животными. Массовые поражения листогрызущими насекомыми и массовые грибные и бактериальные поражения не отмечались» [Смирнова и др., 1990: 6–7]. (Если бы было написано: «В лесных ценозах на богатых хорошо увлажнённых почвах, где влага и элементы минерального питания, как правило, не являются лимитирующими, полностью отсутствует выпас, травяной покров не сильно нарушен роющими животными, массовые поражения листогрызущими насекомыми и массовые грибные и бактериальные поражения не

мироваться (...). Поскольку фитоценоз, как и почва, – компонент биогеоценоза, то фитоценозы, связанные с почвами, нетипичными для климакса, не могут рассматриваться как климаксовые, их следует относить к квазиклимаксовым».

отмечались, свет выступает основным формообразующим фактором», – никаких замечаний бы не было, поскольку выпас, землерои, болезни могут являться не менее важными лимитирующими факторами, чем свет).

Л.Я. Богатырёв (1990) высказывал мнение, что климаксоному состоянию леса должно соответствовать относительное равновесие между подстилкой и другими компонентами лесного биогеоценоза.

Но такое равновесие недостижимо, пока не установилось равновесие между видами, производящими опад, существенно различающийся по устойчивости к разложению, и невозможно в принципе, если опад производится в количествах, превышающих его разложение. По данным В.А. Ковды (1973), в темнохвойных лесах отношение массы подстилки к массе годовичного опада составляет 10–17, в широколиственных – 3–4. Во влажнотропических лесах растительные остатки практически не накапливаются (индекс не более 0.1). По мнению Н.И. Базилевич и А.А. Титляновой (2008: 53), «содержание элементов питания в хвое основных лесообразующих пород обусловлено их генетическими особенностями и лишь во вторую очередь зависит от климатических; эдафических факторов конкретных местообитаний». С. Хилли с соавторами [Hilli et al., 2010] при сравнении скорости разложения опада ели, черники и мхов по градиентам климата и плодородия почв пришли к выводу, что разложимость опада указанных видов (групп) растений мало зависит от рассматриваемых внешних факторов (см. выше также выделенные С.Е. Прескотт [Prescott, 2010] пороги, в пределах которых те или иные внешние факторы являются ведущими).

Канадские авторы предложили модель контроля устойчивости эксплуатируемых (подвергающихся регулярным рубкам) лесных экосистем дугласии на основании запаса подстилки – гумуса типа мор, используя в качестве основного критерия запасы в подстилке азота, и при попытках оценки динамики органического

вещества почвы использовали разработанные другими авторами для пропашных и пастбищных экосистем модели разделения пула органического вещества почвы на пять фракций (активная, метаболическая, структурная, медленная и пассивная), и механизмы скорости передачи между этими фракциями [Morris et al., 1997]. Признав, что «очень мало данных, чтобы получить эту информацию для лесных экосистем», и отметив, что сгенерированный предложенной ими моделью запас подстилки превышает определённый другими авторами в 1,5–9 раз, Моррис и соавторы объяснили это различие тем, что разработанная ими модель не учитывает лесные пожары, однако выразили уверенность в том, что «при попытке оценить альтернативы устойчивого управления изменение массы и динамики активного органического вещества почвы обеспечивает более быстрый и чувствительный параметр, чем рост деревьев».

Следует согласиться с критикой этой работы, высказанной С.Е. Прескотт и соавторами [Prescott et al., 2000: 27]: «хотя количество органического вещества используется в качестве показателя продуктивности и долгосрочной устойчивости участка (Morris et al., 1997), это может не относиться к северным лесам. В частности, в бореальных и некоторых прибрежных лесах скопления гумуса могут быть избыточны и ограничивают продуктивность, иммобилизуя значительную часть запасов питания участка».

В то же время сама С.Е. Прескотт в более поздней работе [Prescott, 2010], рассматривая возможность влияния на почвообразовательные процессы с целью увеличения изъятия из атмосферы CO₂ и иммобилизации углерода в почве, выдвигает нереалистичные, на наш взгляд, задачи: добиться, чтобы в бореальных лесах в почвенном гумусе (имеется в виду гумус типа муль) накапливалось бы столько же углерода, сколько его содержится в грубогумусной подстилке, усилить активность почвенной макрофауны, но при этом не увеличить разложение органики. Задача ставится по существу о конструировании принципиально

новых стабильных экосистем, не имеющих аналогов среди сформировавшихся эволюционным путём, обеспечении продуктивного взаимодействия организмов, встречающихся в естественных условиях во взаимоисключающих (см. Ponge, 2003) сочетаниях, либо коренного изменения почвообразовательных процессов, что видно на примере инвазии дождевых червей в Северной Америке.

Как замечал В.В. Жерихин (1997: 69–70), «сообщество органично, а не механично, и искусственная сборка устойчивого сообщества столь же мало реальна, как и живого организма».

По мнению В.М. Подоляко и соавторов: «Ускорение круговорота веществ в лесных экосистемах, в т.ч. ускорение темпов разложения лесного опада и подстилки существенно значимых хозяйственных последствий не имеет. Рост темпа минерализации опада и лесной подстилки способствует некоторому увеличению продуктивности древостоев, но относится к категории явлений, способствовать или противодействовать которому не имеет смысла» [Подоляко и др. 2003: 87].

Что касается самой идеи формирования эффективных сообществ, палеонтологи рассматривают процессы формирования новых, более продуктивных экосистем как экологические кризисы, неизбежным следствием которых являлось разрушение существующих экосистем и исчезновение части видов, прежде всего, доминировавших в прежних экосистемах (Жерихин, Раутиан, 1997, Жерихин, 1997).

4.5. К вопросу об устойчивости баланса элементов питания в лесных экосистемах

Кроме гипотезы увеличения в ходе сукцессий по модели благоприятствования доли растений, отличающихся быстрым ростом и быстроразлагающимся опадом, возрастания разнообразия почвенной фауны и микроорганизмов, ускорения циклов элементов

питания, существует другая проблема, связанная с балансом вещества.

Ко многим современным авторам, изучавшим сукцессии с точки зрения баланса элементов питания, справедливо критическое замечание Х. Ламберса и соавторов: «В экологической литературе существует сильный уклон в сторону N как элемента питания, обычно лимитирующего продуктивность растений, поскольку большинство экологов растений работало в Западной Европе или Северной Америке, уделяя особое внимание относительно молодым постледниковым ландшафтам, где N мало. Напротив, в древних и, следовательно, сильно обедненных элементами питания почвах P является лимитирующим ресурсом» [Lambers et al., 2008: 95]. Стоит заметить, что кроме азота и фосфора продуктивность растений могут лимитировать и другие биогенные элементы, выщелачиваемые из почвы и не пополняемые фиксацией из атмосферы.

А.А. Роде, рассматривая вопрос об обратимости или необратимости почвообразовательного процесса в почвах с водным режимом пермацидного (промывного) типа, писал: «характерной чертой его является ежегодный отток некоторого количества почвенной влаги с содержащимися в ней растворёнными веществами в грунтовые воды, из которых эти вещества в данную почву уже не возвращаются, а мигрируют к месту выхода этих вод на поверхность и переходят в реки или озёра. Благодаря этому в почвах с водным режимом пермацидного типа имеет место ежегодная, совершенно неизбежная, потеря ряда веществ. Эта потеря не может быть компенсирована никакими биологическими явлениями, и её могло бы не быть лишь в том случае, если бы почвенный раствор, стекающий в грунтовые воды, представлял собою дистиллированную воду, чего, конечно, не бывает. Другое дело, что концентрация почвенного раствора, по мере обеднения почвы, будет, очевидно, также падать, но всё же каждая порция почвенного раствора, стёкшая в грунтовые воды, уносит с собой

какое-то количество кальция, калия, кремния и других элементов, вырывая их из биологического круговорота, ибо можно думать, что в почве, развившейся на некарбонатной сиаллитной породе, наиболее подвижными являются те минеральные окислы, которые освобождаются при разложении растительных остатков. Эта потеря зольных элементов биологическим циклом может в широких пределах пополняться из запаса, представленного элементами, находящимися в форме обменных катионов и входящими в состав алюмосиликатной массы. Однако и этот запас ограничен и рано или поздно будет исчерпан» [Роде, 1947: 110–111].

«Неизбежная потеря минеральных веществ, а из их числа, главным образом, оснований, и является реальной причиной совершенно неотвратимой эволюции почв, а следовательно, и растительности в определённом направлении. Существование этой причины делает совершенно невозможным установление в этих условиях климатика как системы, находящейся в состоянии подвижного равновесия, т.е. обладающей замкнутым циклом миграции веществ» [Роде, 1947: 112]. С этих позиций любые биогеоценозы природных зон, где испарение и осадки несбалансированы, являются «квазиустойчивыми» в трактовке А.Д. Арманда (1992) или «необратимыми самозаканчивающимися» в трактовке Д.А. Яалона [Yaalon, 1971], если рассматривать явление в геологическом масштабе времени. Особенно явно это проявляется в регионах с океаническим климатом (см. напр. Klinger et al., 1990; Ugolini, Mann, 1979), но в континентальных условиях при непромывном гидрорежиме устойчивость может обеспечиваться минеральными ресурсами подстилающих почву пород неопределённо долго по геологическим меркам (эту мысль развивал в своей монографии Л.О. Карпачевский (1981)).

Явления, указанные А.А. Роде, подробно рассмотрены в упоминавшейся выше работе Б. Ульриха [Ulrich, 1987]. Мы не будем касаться рассмотренных Б. Ульрихом изменений в балансе вещества экосферы под воздействием хозяйственной деятельности,

а ограничимся упомянутыми им явлениями, характерными для саморазвивающихся лесных экосистем.

Б. Ульрих отмечает, что в идеальном состоянии наземные экосистемы имеют свойство поддержания замкнутого внутреннего цикла ионов, но организмы имеют свойство изменять химическое состояние окружающей их среды. Почти все ионы, принятые или высвобожденные организмами, проходят через почвенный раствор. Если рассматривать просачивание воды как части гидросферы, граница между экосистемой и гидросферой находится ниже корнеобитаемой почвы, где на концентрацию ионов в просачивающейся воде больше не влияет деятельность первичных или вторичных продуцентов. Оборот ионов внутри экосистемы должен быть сбалансирован таким образом, чтобы в пространстве и времени не происходило перепроизводство или перепотребление ионов. Скорость круговорота элементов питания сильно различается между разными экосистемами. Устойчивое состояние требует, чтобы поглощение и минерализация ионов происходили с одинаковой скоростью. Климатические факторы в значительной степени регулируют активность первичных и вторичных продуцентов. Климат умеренного пояса не является постоянным, а показывает сезонные и межгодовые (среднесрочные) вариации. Например, в холодные влажные годы активность деструкторов может снизиться больше, чем активность зелёных растений. Наоборот, в теплые сухие годы активность деструкторов может возрасти больше, чем активность зелёных растений. Толчки минерализации/подкисления представляют ситуации временного разрыва цикла ионов. Они обратимы до тех пор, пока нитрат не вымывается из почвы вместе с катионом. Микроклимат на поверхности почвы наиболее зависим от растительности. Нарушение растительности часто сдвигает микроклимат к более теплым/сухим условиям. К вымыванию нитрата ведёт не только вырубка, но и стадии возобновления после отмирания старых доминирующих деревьев в девственном лесу.

Ограниченная продолжительность жизни организмов, таким образом – причина разрыва цикла ионов. Отклонения от устойчивого состояния, приводящие к снижению первоначального мобилизуемого запаса элементов питания на 0,1% в год, могут привести в веках к резким изменениям химической среды почвенных организмов [Ulrich, 1987].

Рассматривая смены фаз почвообразования в ходе смен возрастных состояний древостоя в широколиственных лесах, Ж.Ф. Понж и соавторы предложили «называть фазу, когда минерализация превышает фотосинтез, гетеротрофной. В противоположность этому, во время того, что мы называем автотрофной фазой, рост деревьев характеризуется накоплением углерода, повышением усвоения элементов питания, а также развитием гумуса модер в верхних слоях почвы; таким образом, фотосинтез превышает минерализацию. Обе фазы показывают разрыв в экосистеме циклов в почве элементов питания дерева» [Ponge et al., 1998: 528]. Гетеротрофная фаза, приуроченная к старению древостоя, появлению «окон» в пологе, может сопровождаться усилением выщелачивания элементов питания из почвы¹.

В обзоре Дж. Майлса [Miles, 1985] приводится гипотеза, развивавшая Iversen (1958) и Andersen (1966, 1969), что к концу каждого периода четвертичного межледниковья в северо-западной Европе был предпоследний этап, на котором по-разному преобладали ель, пихта, граб и бук, а затем финальные стадии

¹ Ю. Одум (1975: 327) писал: «Термин *гетеротрофная сукцессия* часто применяют к такой развивающейся экосистеме, где на начальных стадиях R больше, чем P ; напротив, при *автотрофной сукцессии* на ранних стадиях наблюдается обратное соотношение. Однако, согласно теории, в обоих случаях P/R приближается к единице по мере развития сукцессии» (R – дыхание, P – продукция). «Гетеротрофная сукцессия», по словам Ю. Одума, происходит «при органическом загрязнении». Приближение к единице P/R наиболее характерно для экосистем вне таёжной зоны (при «классической» сукцессии по Клементсу), но может встречаться и в таёжной зоне при активном участии животных, например в приведённом выше описании С.Е. Прескотт [Prescott, 2005] удаления муравьями хвои сосны в лесу сосны Пондероса в Британской Колумбии.

с сильно выщелоченными оподзоленными почвами с доминированием сосны, берёзы и растительности пустоши. При этом, по мнению Andersen (1966, 1969), последний этап в большей степени вызван изменениями почвы, а не климата, и что ранее леса с елью и т.д. вызвали оподзоливание, оно постепенно не восстанавливалось, кислотность почвы увеличивалась, и развивались слои мор¹, что позволяло менее конкурентным сосне, берёзе и видам пустоши увеличить обилие.

Позже эту гипотезу подтвердил и развил Р.Г. Уэст [West, 1980] на материалах подробного исследования пыльцы и остатков беспозвоночных в стратиграфических колонках почв и болот Восточной Англии последних 10 000 лет. Л. Клиндер и соавторы на основании исследований на юго-западе Аляски пришли к выводам: «после схода ледника доминировали по крайней мере три основных типа ландшафтов: лиственные леса (около 9000–6000 лет до н.э.), хвойные леса (около 6000–3000 лет до н.э.) и торфяники (около 3000 лет до н.э.). Другие палеоэкологические и экологические исследования со всего региона свидетельствуют о направленности изменений, как прошлых, так и нынешних, от лесов к торфяникам. Кроме того, нет чётких свидетельств перехода торфяников в леса при отсутствии крупномасштабных нарушений. Полученные результаты свидетельствуют о том, что гипотеза болотного климаткса заслуживает более тщательного изучения изучающими сукцессию экологами» [Klinger et. al., 2009: 72]. Оба последних примера иллюстрируют развитие сукцессий в условиях океанического климата, где осадки превышают 2000 мм/год.

Косвенное (на примере из животного мира) подтверждение тенденций обеднения геохимических ландшафтов приводят

¹ S.T. Andersen и J. Iversen, следуя терминологии основоположника работ по типизации гумуса П.Е. Мюллера [Müller, 1884 и др.], в своих публикациях словом «мор» называют и мор, и модер в современном понимании, именуя первый «микогенный мор» («mycogenous mor»), а второй – «копрогенный мор» («coprogenous mor»).

и палеонтологи, связывающие с минеральным голоданием возрастание с 5% до 50% за несколько тысячелетий доли патологических изменений в костях мамонтов, найденных в одном из крупнейших в Северной Евразии «месторождений» мамонтовых останков [Leshchinskiy, 2017] в условиях континентального климата.

Об увеличении выноса из наземных экосистем биогенов при увеличении их оборота косвенно свидетельствует и описанный В.В. Жерихиным хронологически совпавший с экспансией покрытосеменных в наземной флоре кризис биоты непроточных пресных континентальных водоёмов, интерпретируемый как следствие их эвтрофикации: «Баланс продукции и выедания в псевдоолиготрофной экосистеме был адаптирован к определённому уровню поступления биогенов со стоком с суши. После широкого распространения покрытосеменных с характерным для них большим объёмом быстро разлагающихся мягких тканей этот баланс оказался нарушен. Состав озёрной биоты позднего мела и раннего палеогена свидетельствует об эвтрофикации стоячих водоёмов равнин и низкогорного пояса, сопровождавшейся резким таксономическим обеднением лимнофауны» [Жерихин, 1997: 56].

Применительно к эволюции экосистем и сукцессий среди эволюционистов и филоценологов распространено суждение, что «в ходе эволюции отбираются именно те экосистемы, которые способны в большей степени замыкать круговорот вещества и энергии» [Пономаренко, 2007: 230]; «генеральный тренд филоценогенеза (как и биологической эволюции вообще) – повышение устойчивости эволюционирующей системы. Сукцессионные системы, эффективнее и с меньшими потерями осуществляющие оборот, получают преимущество и вытесняют менее эффективные» [Жерихин, 1998: 29].

В то же время В.В. Жерихин признаёт: «Данные по средне-меловому кризису наземных сообществ подтверждают, таким образом, высокую скорость деструкционных процессов и вместе с

тем длительное в геологическом масштабе времени вытеснение остатков прежних систем постепенно формирующимися новыми» [Жерихин, 1997: 59].

Формирование замкнутого круговорота биогенов достигается разными путями, при этом некоторые из «прежних систем» в некоторых условиях более конкурентоспособны. В частности, как отмечалось выше, растения бедных почв эффективнее используют элементы минерального питания, производя бóльшую продукцию фотосинтеза на единицу поглощённых ими биогенов. Меньшая скорость оборота минерального питания в почве успешно компенсируется большей эффективностью его использования в другом компоненте биогеоценоза – самих растениях.

Примером современной эволюции экосистем на крайне бедных почвах, имеющих очень высокие концентрации полифенолов, может служить карликовый лес на побережье северной Калифорнии [Northup et al., 1998]. Полифенолы изменяют доминирующий путь цикла азота от минеральной к органической форме, минимизируя потенциальные потери его экосистемами и максимизируя возвращение микоризными симбионтами. Примечательно, что источниками богатого полифенолами опада являются не только эндемичные формы хвойных, но и представители цветковых – вересковые, вторично эволюционировавшие к условиям мор-экосистем. Очевидно, в условиях бедных почв экономность мор-экосистем выше, поскольку обеспечивает более замкнутый оборот биогенов, чем муть-экосистемы. Ж.Ф. Понж и соавторы прямо указывали, что «в знакомых словах, муть – расточитель (стрекоза басни), а мор – скупой (муравей басни), но каждый из них позволяет безопасное использование ресурсов, предлагаемых геологией и климатом» [Ponge et al., 2010].

Как отмечают Т. Минаева и соавторы [Minayeva et al., 2008: 61–62]: «Современные теории биологии популяций и экологии экосистем образуют хорошо развитую теоретическую основу для оценки и управления биологическим разнообразием, но не могут

в полной мере быть отнесены к торфяникам. Например, классическая концепция однонаправленного потока энергии не распространяется на торфяники. Энергия от первичных продуцентов лишь частично направлена в пищевые цепи, и значительная часть накапливается в виде торфа».

Учитывая, что многие теоретические основы современных теорий биологии популяций и экологии экосистем применимы лишь к муть-экосистемам, при широком толковании слова «торф» (как известно, некоторые авторы именовали мор – «лесным торфом» («forest peat» – Iversen, 1964), либо грубогумусные подстилки – «сухоторфянистыми» образованиями (Зонн, 1954а, 1963, Полевой... 2008)), замечание Т. Минаевой и её соавторов справедливо для любых мор-экосистем. Во всех мор-экосистемах значительная часть первичной продукции и иммобилизованных в нём биогенных элементов не поступает в биогенный круговорот. Разница лишь в том, что в сфагновых болотах накопление торфа происходит неопределённо долго, а в импульсно-пирогенных экосистемах деструкция запасов первичной продукции ритмически происходит абиогенным (пирогенным) путём.

Д.Н. Парк отмечал универсальное значение закономерности, сформулированной Р.Л. Сандерсом [Sanders, 1969] для бентосных морских сообществ, что биологически регулируемые сообщества развиваются «там, где физиологические стрессы исторически низки», а «при увеличении градиента физиологических стрессов в результате повышения колебаний или неблагоприятных, независимо от колебаний, физических условий, характер сообщества постепенно изменяется от преимущественно биологической регуляции к в основном физически контролируемому сообществу» Park, 1972: 107). Р. Уиттекер (1980: 110) отмечал, что в суровых и широко флуктуирующих условиях Арктики эволюция «в большей мере влияла через отбор на выживание в трудных физических условиях среды и в меньшей мере – путём отбора при взаимодействии и конкуренции с другими видами», а в тропическом до-

ждевом лесу, с его теплым и влажным на протяжении всего года климатом в течение длительного периода геологической истории, на эволюцию «в меньшей степени влиял отбор для решения проблемы отношений к физическим условиям среды и в большей степени – отбор в направлении более тонко очерченной и более разнотипной дифференциации ниш, то есть проблемы выживания в зависимости от других видов в том же сообществе».

Несложно заметить, что в пределах таёжной зоны достаточно высоки физиологические стрессы, связанные с весьма контрастным температурным режимом, и характерный для этой зоны таёжный гидрорежим (промывной или периодически промывной) способствует выщелачиванию – обеднению почвы элементами питания (Роде, 1947, 1956, Ulrich, 1987). В отличие от гилей – тропического дождевого леса, где активность организмов не ограничена сезонными изменениями температуры, – в таёжной зоне весной и осенью, когда активность организмов и способность поглощения ими элементов питания снижается вместе с температурой, осадки преобладают над испарением, характерны весенние и осенние паводки, возрастает сток, возрастание потерь элементов питания экосистемами неизбежно.

Как отмечала А.В. Мамай (2014), в лесных почвах под пологом хвойных лесов процессы аммонификации преобладают над процессами нитрификации, продуктом минерализации лесной подстилки во всех исследуемых фитоценозах преимущественно являлся аммоний, что обусловлено особенностями гидротермического режима почв, реакцией почвенного раствора, составом органического вещества, а также наличием специфических продуктов разложения подстилок (воскосмолы, лигнины).

Известно, что соединения аммония медленнее вымываются из почвы, чем нитраты (Справочная ..., 1967). Вероятно, филоценогенез под хвойными развивался именно по такому более экономному пути, и эволюция более эффективных с точки зрения скорости оборота биогенов, но более расточительных с точки

зрения сохранения их запасов в биогеоценозе мультисистем зашла бы в тупик.

Возможно, одним из дополнительных факторов, препятствующих потерям элементов питания в условиях промывного (таёжного, по А.А.Роде) гидрорежима является отмеченное Н.Н. Степановым (1940: 16) явление: «Высокая влагоемкость мощного слоя подстилки, задерживающего в себе почти полностью летние осадки, препятствует его промыванию и вымыванию растворимых солей в почву» (разумеется, потерям элементов питания способствует не столько «вымывание растворимых солей в почву», сколько их вымывание за пределы собственно почвы)¹.

В цитированной выше работе В.В. Пономарёва (1970) считала, что высвобождение элементов питания из опада происходит «быстро и без потерь». Это соответствует условиям влажнотропического леса, где опад действительно разлагается быстро и немедленно поглощается биоценозом, но не учитывало неизбежность разрыва биологического круговорота в условиях резко сезонного (прежде всего, по фактору температуры) климата тайги. В более поздней работе В.В. Пономарёва, выделяя «лесные типы почвообразования», главная особенность которых состоит в том, что «накопление элементов-органогенов происходит в основном не в минеральной толще почвы, а в живом веществе леса и мёртвом опаде, который часто образует подстилочные формы аккумуляций» [Пономарёва, 1972: 48], предположила, что «вечнозелённость хвойных лесов – это приспособительное свойство к резко выраженным элювиальным условиям. В этих условиях нельзя обрушить весь лиственный аппарат на землю – он будет подвергаться сильному выщелачиванию в те периоды, когда корневые системы растений ещё бездействуют из-за низких температур» [Пономарёва, 1972: 32].

¹ Подобные мысли в отношении лесных подстилок высказывал и Г.Ф. Морозов (1930).

На ранние взгляды В.В. Пономарёвой, очевидно, оказала влияние дискуссия среди российских почвоведов, вылившаяся в середине XX века на страницы журнала «Почвоведение», строившаяся (по крайней мере, некоторыми её участниками) на противопоставлении двух направлений в почвоведении: «климатического (геологического)» и «биологического» [см.: Зонн, 1954, Ремезов, 1953, 1956, Роде, 1954].

В ходе данной дискуссии сторонники обоих направлений, хотя и отмечали различия воздействий хвойных и лиственных пород на почвообразовательные процессы, тесную взаимосвязь почвообразования с участием в нём педофауны, состав и общая активность которой зависит от лесообразующих пород, но рассматривали эти различия как влияющие на скорость одних и тех же процессов (вынос или аккумуляцию органического вещества и элементов питания за пределы фации), но не рассматривали их как определяющие формирование разных типов гумуса и связанные с этим дальнейшие направления сукцессий фито- и, в целом, биогеоценозов (хотя уже тогда, например, Н.П. Ремезов и А.А. Роде признавали возможность эволюции почв от водораздельных подзолов к торфянистым подзолам, что в дальнейшем приводит к образованию сфагновых водораздельных торфяников). Участники обоих направлений данной дискуссии в качестве главных факторов, определяющих продуктивность лесных фитоценозов, признавали климат и геологический состав почвообразующих пород, а в качестве типов фитоценозов, влияющих на накопление гумуса (не всегда обращая внимание на его тип), чаще всего противопоставляли древесный и травяной ярусы (иногда добавляя к последнему кустарниковый ярус), зачастую не различая воздействие на почвообразование хвойных и листопадных пород и связывая накопление гумуса в минеральной почвообразующей породе только с «дерновым процессом», т.е. отводили основную роль в этом травяному ярусу.

Представитель «климатического (геологического)» направления данной дискуссии С.В. Зонн, рассматривая типы лесных почв, писал: «Таёжно-лесные формируются под воздействием живого органического вещества хвойных и мелколиственных лесов» [Зонн, 1963: 4]. Представитель «биологического» направления Н.П. Ремезов (1953; 1956) проводил различие между воздействием на почвы опада хвойных и листопадных пород, но видел эти различия количественными, а не качественными, и предполагал, что «концентрация в почве биологически важных элементов создаёт условия для проникновения под полог хвойного леса более требовательных к почвенным условиям широколиственных пород. На смену хвойно-моховым лесам и приходят хвойно-широколиственные» [Ремезов, 1953: 78], а «под воздействием многих поколений хвойно-широколиственных лесов почвы настолько обогащаются биологически важными элементами, что широколиственные породы получают необходимые условия для полного вытеснения хвойных» [Ремезов, 1953: 79], но суровый климат, по мнению Ремезова, это явление лишь замедляет.

Н.П. Ремезов в данном случае выступал как наиболее откровенный адепт парадигмы моноклимакса, основой которой в почвоведении являлись популярная в те годы концепция В.Р. Вильямса, которую другие участники дискуссии, по крайней мере явно, не отрицали.

Но идея о поступательном улучшении плодородия почвы под лесом имела и идеологическую основу: «Прогрессивное развитие биологического мира невозможно представить на фоне почвенных условий, изменяющихся в сторону растущего обеднения биологически важными элементами, оно возможно лишь на основе растущей способности почвы обеспечивать необходимые условия для сменяющихся растительных формаций. К. Маркс считал мысль о непосредственном влиянии почвы на процесс развития организмов "такой идеей, которую нужно только высказать, что-

бы она навсегда завоевала права гражданства"¹» [Ремезов, 1953: 82].

Итог дискуссии фактически подвёл Н.Д. Градобоев:

«Столь большая разноречивость в выводах нам представляется вполне закономерной и объясняется тем, что наблюдения различными авторами велись на разных объектах по составу почвенного покрова, под различными насаждениями по составу древесных пород и их возрасту, в различных зонально-климатических условиях. Существенное значение имеет и местоположение пунктов взятия образцов почв с незаселённых участков и другие моменты.

В одних условиях под лесом можно ожидать проявления выщелачивания и даже оподзоливания почв, в других наоборот, под лесом должно проходить накопление органических веществ и зольных элементов и улучшение физических и физико-химических свойств почвы.

Для многообразной природной обстановки нельзя дать какой-то универсальной схемы развития почвообразовательного процесса. Необходима детализация этого вопроса, что потребует постановки более широких исследований по единой методике в различных почвенно-климатических зонах и провинциях» [Градобоев, 1957: 263].

Однако эта точка зрения, опубликованная в региональном академическом сборнике, осталась практически незамеченной основными участниками дискуссии (как в те годы, так и до наших дней, при этом и сам Н.Д. Градобоев в заключении своей статьи фактически склонился к одной из сторон дискуссии, проигнорировав собственные рекомендации уделять внимание составу древесных пород и их возрасту).

Также при обсуждении данной дискуссии следует обратить внимание на мнение Л.О. Карпачевского (1981: 60): «при оценке

¹ К. Маркс и Ф. Энгельс. Собрание сочинений, т. 23, М., 1930. Стр. 330 [Ссылка Н.П. Ремезова].

биологического круговорота в биосфере следует еще раз подчеркнуть, что он лишь часть геологического круговорота и всегда протекает на фоне этого универсального механизма изменения геологических пород, ускоряя или замедляя некоторые процессы, свойственные абиотической природе».

В.В. Пономарёва развивала гипотезу (в чём-то совпадающую с взглядами Г.И. Танфильева, 1894), согласно которой леса способны существовать только в эллювиальных условиях и в зоне лесостепи неконкурентны со степным биомом при непромывном водном режиме: «Если бы та географическая полоса, на которой расположена лесостепь, была идеально равнинной и однородной по составу суглинистого грунта, в природе не было бы лесостепи. На воображаемой однородной во всех отношениях земельной территории лесу негде было бы "зацепиться", то есть найти подходящие для себя повышенно эллювиальные по сравнению с другими участками условия обитания. В таком случае на месте лесостепи простиралась бы сплошная и однообразная степь. Она была бы более сухой и более бедной флористически, чем участки степи в пределах реально существующего лесостепного ландшафта. С другой стороны, если бы та географическая полоса, на которой расположена лесостепь, была равнинной, но покрыта песчаными, хорошо водопроницаемыми породами, то вероятно здесь были бы сплошные леса, главным образом, сосновые» [Пономарёва, 1972: 44].

При этом В.В. Пономарёва справедливо замечала: «Постепенный переход к югу наших вечнозелёных хвойных лесов сначала в хвойно-широколиственные, а затем в широколиственные, полностью листопадные леса, есть следствие постепенного ослабления в этом направлении степени эллювиальности почвенных явлений» [Пономарёва, 1970: 1589, почти дословно она повторяет эту мысль и в работе: Пономарёва, 1972: 32].

Последняя приведённая мысль В.В. Пономарёвой вполне справедлива. Возможно, не случайно большая часть границы

ареалов муть-модер-экосистем¹ и мор-экосистем приблизительно совпадает с изолинией индекса сухости 1, севернее которой осадки преобладают над испарением, что способствует выщелачиванию почв², и муть-экосистемы не способны продвинуться далее на север. По нашим наблюдениям, широколиственные виды, рассматриваемые как эдификаторы заключительных стадий сукцессий муть-модер-экосистем – дуб, липа, вяз, ясень, способны естественно возобновляться вплоть до среднетаёжной подзоны в полосах вдоль дорог и на гарях от деревьев, посаженных человеком в населённых пунктах и лесополосах, т.е. как пионерные виды, но заметно уступают в этих условиях, например, берёзе (Г.Ф. Морозов (1930) указывал, что северная граница ареалов этих видов проходит по линии Петрозаводск – Киров, при этом липа, продвигаясь по наиболее богатым почвам дальше остальных на север, уже не выходит там в верхний ярус). Наиболее устойчив к переувлажнению (в неморальной зоне) из перечисленных широколиственных видов дуб, опад которого в условиях застойного увлажнения при заболачивании – погребении нарастающим торфом внутриболотных островов в Дании формирует гумус типа мор, и дуб остаётся эдификатором при слое опада по крайней мере до 1 метра [Iversen, 1964], но возобновляется дуб в условиях

¹ Ж.Ф. Понж [Ponge, 2003] рассматривал форму гумуса модер как временную стадию развития муть-экосистем: муть обычно связан с ранними стадиями развития лесных экосистем, модер – с фазами интенсивного роста деревьев до достижения ими зрелости, и восстановление муля под зрелыми и стареющими деревьями (подробнее это изложено в его более ранней работе – Ponge at al., 1998). Поэтому и мы не выделяем отдельный тип модер-экосистем.

² На Русской равнине природные зоны, в которых соотношение тепла и влаги близко к соразмерному, отличаются наивысшей продуктивностью биомассы и максимальной мощностью почвенного профиля, которая может рассматриваться как показатель интенсивности почвообразовательного процесса. Причем наибольший прирост наземной растительной массы отмечается при значении индекса сухости немного менее единицы (условия некоторого избытка влаги), а наибольшие мощности почвенного профиля соответствуют значениям индекса сухости немного более единицы (условия умеренно недостаточного увлажнения) [Добровольский, Урусевская. 2004.].

севера из широколиственных видов наиболее редко (Г.Ф. Морозов (1930) связывал это с непереносимостью дубом подзолистых почв. В.И. Василевич и Т.В. Бибикова (2001, 2002) также считали, что продвижение широколиственных лесов на северном пределе ареала на водоразделах на Северо-Западе России ограничено не климатическими факторами, а богатством почв. М.Е. Ткаченко (1952) напротив, считал, что предел дубу на север кладет не почвенный, а тепловой фактор).

По нашим наблюдениям в Талдомском районе Московской области, после жарких конца апреля – первых дней мая 2008 года дуб развернул побеги с листьями до 5 см, а в ночь с 7 на 8 мая, после заморозка до -8°C эти побеги погибли. При этом молодые дубки, до 3 лет (в отличие от дубков более старшего возраста и 2-летнего подроста других широколиственных видов), не произвели повторные побеги и погибли. Таким образом, поздние заморозки сильнее ограничивают возобновление дуба, чем других широколиственных пород. В сосняках на осушенном сосново-сфагновом торфе появляются всходы дуба (из желудей, занесённых, вероятно, птицами), но, даже в условиях хорошей освещённости, погибают 3–5 лет спустя. В то же время в ельниках на неоподзоленной морене подрост дуба достигает по крайней мере 8 м. Это свидетельствует о том, что предел распространения дуба может ограничиваться и климатическими факторами, и богатством почв. Возможно, определённую роль в этом играет также меньшее производство семян дуба, чем другими широколиственными видами.

Выражаясь приведёнными во введении данной книги словами В.В. Жерихина, концепции сторонников «биологического» и «климатического (геологического)» направлений дискуссии советских почвоведов середины XX века являются «не взаимоисключающими, а комплементарными, описывающими разные аспекты реальности, и потому равно законными и необходимыми. От характера модели зависит, для изучения каких именно за-

кономерностей она пригодна, и её выбор предreshает корректный язык описания и результат исследования».

Концепция сторонников «биологического» направления справедлива для зоны неморальных лесов, для которой в Европейской части России характерны непромывной или периодически промывной гидрорежим. В отношении таёжной зоны с её промывным гидрорежимом более обоснованы взгляды сторонников «климатического (геологического)» направления.

Широколиственные виды в таёжной зоне возобновляются только на наиболее прогреваемых участках, а ель с её поверхностной корневой системой продвигается на юг, прежде всего, по транзитным местообитаниям, что соответствует «преклимаксу» и «постклимаксу» Ф. Клементса или «правилу предварения» В.В. Алёхина.

Очевидно, из проникающих в таёжную зону широколиственных видов к формированию устойчивых к разложению подстилок из собственного опада, в сочетании с устойчивостью к переувлажнению, наиболее приспособлен дуб, однако, по нашим наблюдениям, его позиции в более континентальной части таёжной зоны наиболее слабые. Опад липы, которая по приведённому выше свидетельству Г.Ф. Морозова, продвигается дальше остальных на север, один их наиболее склонных к образованию муля, что чревато потерями элементов питания при промывном гидрорежиме.

Медленное продвижение более эволюционно продвинутых групп растений в бореальную зону соответствует исследованиям С.В. Мейена (1987; 2009), согласно которым от начала каменноугольного до середины мелового периода почти все надродовые таксоны растений возникали в экваториальном поясе и прилежавших к нему экотонах, температура среды выступала, вероятно, как лимитирующий фактор эволюции растений, и во внеэкваториальных (особенно, арктических) флорах характерно длительное

выживание архаичных форм, преобразование которых не поднималось выше родового уровня.

Возможно, этапом эволюции экосистем (филоценогенеза) к формированию устойчивых сообществ таёжной зоны, развивающихся до стадии климакса в понимании Ф. Клементса, было достижение «циклического равновесия» в трактовке А.Д. Арманды (1992: 12): «траектория движения системы в пространстве состояний, особенностью которой является регулярный возврат к одному и тому же исходному состоянию».

В природных зонах, где осадки не превышают испарение, виоленты благоприятных условий (по Юрцеву, 1986), способствующие формированию гумуса мор, неконкурентоспособны (именно к таким гидротермическим условиям, а не к таёжной зоне, могут быть справедливы слова Н.В. Лукиной и её соавторов о неконкурентоспособности экосистем с медленным оборотом биогенов) и не сформировали (не сохранили?) в ходе эволюции формы, сочетающие виолентность и устойчивость к засухам. Однако вполне конкурентоспособны сосна обыкновенная и многие другие виды рода *Pinus*, эволюционировавшие по приспособленности к неблагоприятным по гидрологическому режиму условиям, но не обладающие свойствами виолентов. Среди свойств сосен, обеспечивающих сохранение господства на определённых территориях, не классические признаки виолента, а адаптация к пирогенному фактору (о чём свидетельствуют, например, описанные в Белизе взаимоотношения сосны карибской и местных видов дуба при наличии или отсутствии пожаров [Binkley, Giardina, 1998]).

Как признают в т.ч. авторы, внесшие наиболее значительный вклад в развитие учения о климаксах – сообществах, достигших устойчивого видового состава и равновесия с окружающей средой, включая модификации: моноклимакс, поликлимакс, преобладающий климакс и т.д. (Clements, 1934, Tansley, 1920, 1935, Whittaker, 1953, Жерихин, 1997, и многие другие), «идеальный» климакс (биогеоценоз с устойчивым составом флоры и фауны и

балансом элементов питания) достигается лишь в наиболее благоприятных с точки зрения баланса тепла и влаги и доступности минерального питания условиях.

Эллювиальные условия вряд ли можно отнести к идеальным.

О.В. Смирнова выдвигала гипотезу о том, что формирование детритных (не пастбищных) систем в современной таёжной зоне связано с истреблением человеком крупных фитофагов мамонтовой фауны, в результате чего «природные пастбищные экосистемы лесного биома полностью заменены созданными и управляемыми человеком лесопастбищными экосистемами Широкое распространение подсечно-огневого земледелия, выжигания лесов для формирования пастбищ и другие воздействия стали причиной формирования темнохвойных лесов и тундр в северной части лесного биома» [Смирнова 2008]. Безусловно, крупные фитофаги способны играть ведущую роль в формировании структуры ряда фитоценозов. Однако в условиях промывного режима почв (преобладания осадков над испарением) усиление подвижности элементов минерального питания при участии фитофагов неизбежно вызовет быстрое обеднение почв и деградацию биогеоценозов в целом. Поэтому рассмотрение влияния фитофагов и хозяйственной деятельности человека в отрыве от влияния гидротермических факторов на положение почвенных и растительных зон представляется чересчур умозрительным.

Очевидно, ведущим фактором почвообразовательного процесса в зоне с гидротермическим коэффициентом близким к единице (а также в более сухих условиях – за пределами таёжной зоны) является биогенная аккумуляция в почвенном профиле элементов питания в наиболее доступной для растений и, одновременно, податливой эллювиальным явлениям форме гумуса муть (точку зрения о биогенной аккумуляции как ведущем факторе почвообразования вообще отстаивал в ходе упомянутой выше дискуссии представитель «биологического» направления Н.П. Ремезов (1953, 1956)). В эллювиальных условиях гумус мор,

видимо, является наиболее надёжным средством предотвращения безвозвратного выноса элементов питания за пределы почвенных горизонтов, и представители мор-экосистем, способные поглощать элементы питания через микоризы, минуя почвенный раствор, здесь более конкурентоспособны. Перефразируя В.В. Пономарёву: *хвойный лес – элювиальноустойчивый тип растительности.*

Косвенно это подтверждается современными данными, например, А.А. Дымова и соавторов (2012), отметивших более высокое содержание растворённых минералов (в т.ч. ионов Са, Mg, Na, К) в ручьях, протекающих по участкам вторичных лиственничных лесов (и, соответственно, более высокие потери растворимых минералов со стоком), по сравнению с коренными ельниками.

На различия влияния на плодородие опада хвойных и листопадных деревьев и разлиия выноса элементов питания со стоком в северных и южных регионах обращали внимание ещё Г.Ф. Морозов (1930) и К.А. Каяндер [Cajander, 1926].

Среди покрытосеменных наиболее эффективные адаптации к элювиальным условиям выработали не древесные жизненные формы, а некоторые кустарнички и травы.

Лиственница – единственный представитель хвойных, приобретших некоторые свойства эдификатора модели благоприятствования (как писал С.В. Зонн (1954): «По многим показателям лиственница стоит ближе к лиственным, чем к хвойным породам»), в отличие от ели, способна (как и сосна) развивать глубокую корневую систему, но, в отличие от сосны и ели, производит богатый элементами питания легко разлагаемый опад, усиливающий емкость и интенсивность биогенного оборота элементов питания. Лиственница достигает наибольшего распространения в континентальных условиях, характеризующихся сравнительно низким годовым количеством осадков (наибольшая доля лиственничников – в Якутии – 80% всех древостоев [Рысин, 2013]), это,

в сочетании со сравнительно медленным оттаиванием почвы весной, обеспечивающим повышение в этот период поверхностного надпочвенного стока по сравнению с внутрипочвенным, снижает вероятность выщелачивания элементов питания. При этом листовенница имеет и характерную черту светлохвойной породы – способность к возобновлению в основном на гарях (на минеральном субстрате в местах нарушений полога леса большой площади). Принадлежность листовенницы к модели импульсной пирогенной стабильности можно рассматривать, прежде всего, как средство конкуренции с темнохвойными породами.

Очевидно, современная растительность – результат долгой эволюции, в ходе которой к «идеальному климаксу» наиболее приблизились сообщества, эдификаторами которых являются представители цветковых. Однако некоторые свойства, обеспечивающие характерное для «идеального климакса»: быстрое возвращение в биологический круговорот элементов минерального питания, имеют и современные представители споровых – папоротники (см., напр., Miles, 1985). Данный пример демонстрирует, что цитированное выше отмеченное Коннелом и Слетейром противоречие между эффективностью в конфликтах и эффективностью в эксплуатации ресурсов может быть справедливо не только применительно к филогенезу, но и к филоценогенезу – папоротники в своё время проиграли семенным в борьбе за господство в биогеоценозах, возможно, не только или даже не столько из-за примитивной организации генеративной сферы, сколько вследствие недостатков морфологии – папоротники не обладают выделенными Дж.Ф. Граймом и Дж.Г. Ходжсоном [Grime, Hodgson, 1987] особенностями, отвечающими за высокую конкурентоспособность: сильной способностью вегетативно ветвиться в воздушной среде, высокой морфологической пластичностью, позволяющей проецировать листья в богатые ресурсами зоны в неравномерно изменяющейся среде, созданной деятельностью растения и его конкурирующих соседей.

В ходе эволюции успеха иногда достигали группы, более эффективные в конкуренции, но неспособные обеспечить эффективное использование ресурсов минерального питания (не имеющие среди своих консортов эффективных деструкторов опада) и стать эдификаторами климакса в полном смысле этого слова. Наиболее близкие к «идеальному климаксу» биогеоценозы – результат коэволюции растений и групп гетеротрофов, обеспечивающих и химическое разложение опада, и механическое его разрушение, и перемешивание с минеральной почвой. В ряде случаев некоторую устойчивость оборота элементов минерального питания (обязательное условие «идеального климакса») обеспечивают не сами эдификаторы фитоценозов из числа эволюционно отсталых групп (сфагновые мхи, хвойные), а их спарринг-партнёры, представители подчинённых ярусов – как из числа эволюционно продвинутых групп (цветковые), так и более примитивно организованных (папоротники, лишайники, водоросли, некоторые мхи).

Примечательно, что виды подчинённых ярусов, в большей мере способствующие обеспечению баланса минерального питания, чем виды господствующих ярусов, в сложившейся терминологии не относятся к числу эдификаторов (к ним относят наиболее конкурентно-мощные растения, способные лимитировать доступность для конкурентов тех или иных ресурсов), но, в то же время, обладают свойствами экосистемных инженеров.

Увеличение доступности элементов минерального питания растений ведёт к увеличению их выноса за пределы биогеоценозов. Следует согласиться с Д.Н. Парком в том, что «временная стабильность – это все, чего биологические системы могут когда-либо достичь. Абсолютная стабильность требует прекращения астрономических или космических причин колебаний Для того, чтобы определить любое состояние стабильности в системе растительности/почвы, мы должны квалифицировать эту стабильность в отношении функциональных взаимосвязей факторов среды. Любое свойство экосистемы является продуктом всех факторов, работаю-

щих совместно. ... Если стабильность определяется в терминах шкалы времени человека, она может стать очень абстрактной с точки зрения фактического изменения в системе растительности/почвы, особенно в лесу. То же состояние стабильности с точки зрения геологического времени может быть мимолетной частью сукцессии» [Park, 1970: 132–133].

В заключение рассмотрения вопроса об обеспечении богатства элементов минерального питания и его значении для продуктивности лесных сообществ стоит упомянуть работу В.О. Таргульяна и П.В. Красильникова, которые назвали «мифом» распространённое мнение о том, что «развитие педогенных процессов обычно повышает экологический “комфорт” почвенной биоты и плодородие почвы» [Targulian, Krasilnikov, 2007: 380], в частности, заметив, что «термин “экологический комфорт” почти так же спекулятивен, как выражение “плодородие почвы”. Без указания организмов, чувствующих себя “комфортно”, это имеет мало смысла. Например, глубоко выветренные кислые тропические почвы (Acrisols и Ferralsols) поддерживают наиболее продуктивные и разнообразные экосистемы на Земле, хотя в условиях лимитирующих факторов для потенциального сельскохозяйственного использования они малопродуктивны» [Targulian, Krasilnikov, 2007: 379].

В.О. Таргульян и П.В. Красильников считают: «Большинство неблагоприятных условий почвообразования связаны в основном с самоограниченными необратимыми процессами. В отличие от этого, благоприятны для биоты в основном обратимые квазиравновесные процессы». «На благоприятные условия в основном влияют биотические потоки и циклы, сопоставимые по силе и мощности с абиотическими потоками и циклами или превышающие их. В этом случае биота трансформирует и улучшает окружающую среду, а не адаптируется к ней», и «выветривание, сильное выщелачивание и накопление солей в почве в основном индуцируются биологически. В этом случае биота адаптируется к

окружающей среде (в значительной степени “испорченной” ей самой), а не улучшает её» [Targulian, Krasilnikov, 2007: 379].

О значении гидрологического фактора в формировании адаптаций деревьев-эдификаторов и почвенных процессов может служить пример наиболее южных лесов Земного шара – на Огненной земле (Аргентина, Чили) с резкой контрастностью режима атмосферных осадков (от > 2000 мм в год в «Магеллановых дождевых лесах» на юго-западе, 400–600 мм в «летне-зеленых лесах» на северо-востоке [Rebertus, Veblen, 1993]), где реже совместно, чаще в разных местах древостои формируют два вида, относимых к одному роду: вечнозеленый *Nothofagus betuloides* на западе, при более высоких осадках на менее плодородных почвах, и при более низких осадках на более плодородных (в частности, по богатству фосфором) почвах на востоке листопадный *N. pumilio*. В отличие от таёжной зоны с контрастной по сезонам годовой динамикой температур, в этом регионе в самый теплый месяц средняя температура воздуха колеблется между 9.0 и 9.5°C и остается выше 0°C в самый холодный месяц, а на процессы почвообразования в лесах Огненной Земли большое влияние оказывает водный режим почвенного профиля. В местах, где доминирует *N. pumilio*, ведущим процессом почвообразования является оподзоливание, а *N. betuloides* растет в местах от умеренно увлажнённых до переувлажнённых, в которых ведущий процесс – органическое почвообразование. Живые листья и опад *N. pumilio* богаче азотом и фосфором, чем у *N. betuloides*, и разлагаются быстрее (также быстрее в 2–3 раза разлагаются упавшие мелкие ветви *N. pumilio*, чем *N. betuloides*, а разложение упавших стволов и крупных ветвей существенно не различается, константы разложения больших ветвей и стволов *N. pumilio* сходны или немного больше, чем у хвойных деревьев холодного умеренного климата, и меньше, чем у листопадных видов умеренных зон Северного полушария [Frangi et al., 1997]). Контрастное качество опада двух

изученных лесов также может способствовать дифференциации их почв. Круговорот азота в основном определяется качеством опада и, таким образом, в значительной степени контролируется видом деревьев. Несмотря на различия плодородия почв, продуктивность лесов обоих видов одинакова. Этот факт можно объяснить разной эффективностью использования элементов питания этими видами [Romanya et al, 2005].

Эксперименты по изучению реакции на освещённость и богатство элементами минерального питания показали, что основным фактором, лимитирующим продуктивность подроста обоих видов нотофагусов, является обеспеченность минеральным питанием. При этом на лучшую освещённость оба вида реагировали приблизительно одинаково, а на удобрение *N. pumilio* в большей мере, чем *N. betuloides*, реагировал увеличением вложений продуктов фотосинтеза в биомассу корней. Авторы исследования высказывают предположение, что листопадные виды выделяют большую биомассу корням, поскольку нуждается в большем поглощении элементов минерального питания для обеспечения ежегодного обновления листвы, а вечнозеленые виды требуют меньше, потому что листья сохраняются в течение нескольких лет [Promis, Allen, 2017].

4.6. Влияние разных видов опада на баланс элементов питания древесно-сфагновых торфов, подвергшихся экстремальному переосушению, а затем повторному обводнению

Различия в способности длительной иммобилизации элементов питания опадом разных видов древесных растений демонстрирует влияние разных видов опада на баланс элементов питания сфагновых торфов, подвергшихся экстремальным воздействиям.

Наши исследования проведены в Дубненском лесо-болотном массиве (Московская область, Талдомский район), где в 1974–77 годах была создана осушительная сеть, в 1979 г. террито-

рия включена в состав заказника «Журавлиная родина», и все хозяйственные работы были прекращены.

Торф исследуемого участка содержит более 80% остатков сфагнома (преобладает *Sphagnum angustifolium*, примесь *S. magellanicum*), 10–15% пушицы влагалищной (*Eriophorum vaginatum*), по 2–3% остатков древесины и гипновых мхов. Участок дренировался магистральным коллектором. За 25 лет осушения мощность торфяной залежи вследствие осадки и минерализации уменьшилась с 2,5–2,7 м до 1,8 м, вследствие переосушения всей торфяной массы сквозное промачивание и почвенный сток отсутствовали, уровень грунтовых вод и капиллярная кайма всегда была значительно глубже нижней границы почвенного профиля (это соответствует лесостепному подтипу режима влажности по классификации А.А. Роде (1956)). После экстремальной засухи 2002 г. здесь произошёл полный отпад подроста сосны до 4 м высотой, что на других (не столь радикально осушенных) участках Дубненского массива не отмечено.

В 2003 году для предотвращения пожарной опасности магистральный коллектор, дренировавший переосушенный участок болота, был перекрыт непереливной плотиной. В засушливые 2007, 2010–2012 и 2014 годы в перекрытой канаве в летнюю межень уровень воды снижался на 0,7–1 м, в остальные годы канава была заполнена водой, и на прилегающей территории уровень воды был на 10–20 см ниже поверхности торфа.

В год обводнения на повторно обводнённой территории были заложены геоботанические площадки (400 м²). В ходе последующего мониторинга выявились существенные различия в формировании фитоценозов.

На участках с доминированием берёзы (экотоны между сфагновыми сосняками и черноольшаниками) до повторного обводнения сомкнутость древесного яруса составляла 25–30%, в напочвенном покрове приблизительно в равном обилии присутствовали болотные кустарнички (*Chamaedaphne calyculata*, *Oxycoccus*

palustris), пушица влагилищная, кочедыжник (*Athyrium filix-femina*) и сорно-луговая растительность (*Calamagrostis epigeos*, *Chamerion angustifolium*, *Moehringia trinervia*, *Rumex acetosella*), общее покрытие травяного яруса $\leq 1\%$, в моховом ярусе – зелёные мхи (*Pleurozium screberi*, *Politrichum* sp.), покрытие 3%. После повторного обводнения возросло обилие (с 1–2 до 3–4 баллов по шкале Друде-Уранова) *Eriophorum vaginatum*, *Oxycoccus palustris*, *Athyrium filix-femina*, *Chamaedaphne calyculata*, появилось множество осок (*Carex cinerea*, *C. lasiocarpa*, *C. riparia*), но покрытие травяно-кустарничкового яруса осталось $< 1\%$. Обилие зелёных мхов не изменилось, но появились сфагновые мхи, покрытие 10–20%. Сомкнутость древостоя 0,6 не изменилась (частично это объясняется деятельностью бобров, поселившихся в перекрытом коллекторе и сваливших 20–25% берёз). Индекс трофности по шкале Д.Н. Цыганова (1983) снизился на 0,4 балла, индекс нитрофильности – на 0,7 балла.

На участках с доминированием сосны до повторного обводнения сомкнутость древостоя также составляла 0,6. Сосны достигали высоты 12–16 м, многие из них имели плосковершинные кроны, характерные для *P. sylvestris* f. *uliginosa*. В травяном ярусе кроме указанных для березняков видов присутствовали малина (*Rubus idaeus*), черника (*Vaccinium myrtillus*), но общее покрытие было таким же низким. Покрытие зелёных мхов достигало 15–17%. После повторного обводнения рост сосны усилился, на плосковершинных кронах возобновился рост терминальных побегов, соответствующий II,5-III классу бонитета, сомкнутость крон на 3–4-й год после повторного обводнения достигла 95%, произошёл отпад деревьев IV и частично III классов роста по шкале Г. Крафта¹. За 4 года выпало 25% деревьев первого яруса при сохранении сомкнутости крон до 95%, за 12 лет выпало 40% деревьев, сомкнутость крон снизилась до 90% при высоте 18–22 м. Также сформировался второй ярус из

¹ Классы роста по Крафту – по П.С. Погребняку (1968).

берёзы генерации, появившейся до повторного обводнения и достигшей за 12 лет высоты 8–12 м, IV класса роста по Г. Крафту. Возросло обилие малины, кочедыжника, появилась крапива двудомная (*Urtica dioica*), которые доминируют в травостое, общее число видов на площадках возросло с 8–9 до 19–21, покрытие травяного яруса достигло 15%, мхов снизилось до 1%. Индекс трофности по шкале Д.Н. Цыганова вырос на 1,2–1,6 балла, индекс нитрофильности – на 0,8–1,0 балл.

Таким образом, на ранее переосушенных, а затем повторно обводнённых участках с доминированием берёзы, сукцессия идёт в болотообразовательном направлении, а на участках с доминированием сосны – в лесообразовательном. На участках торфяника, расположенных на удалении до 150 м от магистрального коллектора, и других осушенных участках болота, где иссушение торфа не было столь же радикальным, контрастность различий между сосновыми и берёзовыми участками меньше, но тенденции те же (в березняках из видов травяно-кустарничкового яруса наиболее обилён вейник сероватый (*Calamagrostis canesvens*), в сосняках – малина).

Подобные различия динамики фитоценозов между ранее осушенными и затем повторно обводнёнными участками торфяника с сосновым и берёзовым пологом наблюдались автором в ходе менее подробного мониторинга на Курловском болоте в Гусь-Хрустальном районе Владимирской области.

29 апреля 2015 г. на наиболее контрастных по фитоценологическим характеристикам площадках в Дубненском массиве с соответственно, берёзовым и сосновым пологом с глубины 1–10 см и 15–25 см от поверхности были взяты образцы торфа (торф слоя 15–25 сформировался до осушения, а слой 1–10 см содержит опад периода переосушения и повторного обводнения). В качестве контроля образцы торфа были взяты на также переосушенных участках, не подвергшихся повторному обводнению (расположен-

ных в 250 м от магистрального коллектора и находящихся в зоне влияния другой осушительной канавы).

Химический анализ «сосновых» и «берёзовых» торфов (сравнивались повторно обводнённые и оставшиеся пере- осушенными участки обоих видов) показал существенное (3–4-кратное) снижение при повторном обводнении суммы поглощённых оснований в торфе берёзовых экотонных и отсутствие существенных отличий по этому показателю в «сосняках»¹. Некоторое увеличение содержания Ca^{2+} на участках, подвергшихся повторному обводнению (более заметное в «сосновом» варианте), может быть объяснено усилением его переотложения с опадом в результате активизации работы фитоценозов. Это даёт основание выдвинуть гипотезу о лучшей иммобилизации катионов сосновым опадом и выщелачивании при повторном обводнении легко мобилизуемых катионов из торфа, содержащего берёзовый опад (подробнее см.: Войтехов, Ахметьева, 2015).

Таким образом, по крайней мере в торфах, подвергшихся контрастным экстремальным воздействиям, опад древесных пород, формирующих гумус типа муль, в большей мере способствует безвозвратным потерям элементов питания, чем опад пород мор-экосистем. Косвенно этот вывод подтверждается менее подробными сравнительными исследованиями черноольшаников в том же болотном массиве, получавших в период вегетации минеральное питание поверхностным стоком минерализованных грунтовых вод, сохранявших показатели трофности по фитоиндикационным показателям, и черноольшаников, находящихся в замкнутых непроточных депрессиях, заливавшихся только в паводок низкоминерализованными талыми водами, где наблюдалась

¹ Содержание нитратов оказалось более высоким во всех пробах (и на повторно обводнённых, и на оставшихся переосушенными участках), взятых на сфагновых торфах, поросших сосной, чем в берёзовых экотонах – возможно, это связано с тем, что пробы торфа отбирались в конце апреля, когда и на переосушенных участках верхние слои торфа были влажными, что привело к активизации биологической активности.

тенденция снижения трофности местообитаний (подробнее см. Войтехов, 2012).

Заключение к главе 4

Приведённые в разных параграфах главы примеры дискуссионных вопросов связаны, с одной стороны, с разным толкованием различных терминов и определений. В советское время эта проблема решалась, прежде всего, путём директивного толкования терминов и определений ГОСТами, создаваемыми при решающем участии институтов Академии наук и отраслевых институтов и издаваемыми Госкомитетом СССР по стандартам (в списке литературы имеется пример – ГОСТ «Торф. Термины и определения»). В настоящее время различные институты и отдельные авторы и коллективы издают свои словари, справочники и определители, не имеющие официального значения (примеры в списке литературы – Полевой определитель почв, изданный Почвенным институтом им. В.В. Докучаева, Краткий энциклопедический словарь науки о растительности Б.М. Миркина и Л.Г. Наумовой). Популярностью пользуются зарубежные справочники терминов, система классификации понятий в которых нередко отличается от российской (и нередко переводы разными авторами толкования иноязычных терминов на русский язык оказываются неодинаковыми).

Всё это не способствует разрешению терминологических противоречий. Решение вопроса путём издания обновлённых директивных ГОСТов в настоящее время на уровне госструктур не планируется. Оптимальное на данный момент решение проблемы видится в организации широких дискуссий, возможно, в виде специальных секций, семинаров, круглых столов в ходе научных конференций. Такое решение видится возможным для отдельных, наиболее животрепещущих терминологических вопросов.

Другая проблема, неоднократно поднимавшаяся также во Введении и других главах, – противоречия различных научных концепций, моделей. Решение вопроса состоит в определении диапазонов условий применимости моделей, рассматриваемых как альтернативные. Основное препятствие состоит в нередко подобной религиозному догматизму претензии их авторов и сторонников на то, что отстаиваемые ими модели являются универсальными или описывающими неоправданно широкие диапазоны условий.

Имеются и прецеденты некорректного использования терминов в научной литературе.

Заключение

Во Введении обращалось внимание на несостоятельность парадигмы моноклимакса. На приведённом в § 4.5. примере дискуссии среди российских почвоведов, представителей двух направлений в почвоведении: климатического (геологического) и биологического [Зонн, 1954, Ремезов, 1953, 1956, Роде, 1954] продемонстрирована ошибочность противопоставления этих двух направлений, каждое из которых также по существу претендовало на теоретическое объяснение гипотетического моноклимакса (который, однако, участники дискуссии, очевидно, представляли себе по-разному). Речь надо вести о разных стратегиях биоты в разных географических (климатических и геологических) условиях.

В данной книге акцент сделан на разнонаправленность механизмов преобразования абиотической среды разными группами растений.

Во всех рассмотренных выше моделях сукцессии соблюдается закономерность, признаваемая представителями разных конкурирующих фитоценологических школ: по направлению к климаксу увеличивается устойчивость системы и её способность удерживать элементы минерального питания. Но достигается это разными путями, в зависимости от внешних, прежде всего, гидротермических условий. Отмечавшаяся в § 3.2 относительно резкая граница зон доминирования арбускулярно- и эктомикоризных растений, возможно, связана не непосредственно с влиянием температурного фактора на разложение растительных остатков, а с тем, что в условиях преобладания осадков над испарением и промывного (таёжного, по Роде, 1956) водного режима почв их развитие по «биологическому» (Ремезов, 1953, 1956) пути приведёт к относительно быстрому истощению зольных (не возобновляемых биологической фиксацией) элементов питания.

Если данная трактовка экологической значимости импульсной пирогенной стабильности верна, следует проявлять особую

осторожность при попытках искусственно повысить оборот элементов минерального питания в зоне с таёжным типом гидрорежима, в которой высока вероятность ускорения их безвозвратных потерь (хотя нельзя исключить искусственное внесение золы для повышения производительности древостоев. Как показали эксперименты на золоотвалах Рэфтинской ГРЭС в Свердловской области, такая практика даёт высокий лесоводственный эффект [личные наблюдения автора]).

Как подчёркивали А.Г. Дюкарев и Н.В. Климова (2020: 46): «Ландшафтная сущность почвообразования проявляется в том, что почва формируется и развивается вместе с ландшафтом. Поэтому каждому типу ландшафта соответствует определенный тип почвообразовательного процесса».

Эволюция по пути ароморфоза продвинулась в наиболее благоприятных по сочетанию богатства минерального питания, температуры и влаги типах местообитаний, в которых некоторые биогеоценозы приблизились к устойчивому состоянию – как в смысле относительно постоянного видового состава биоты, так и цикла элементов минерального питания. Из «филогенетически отсталых» групп наиболее конкурентоспособными оказались сфагновые мхи (занимающие промежуточную между сушей и водной средой нишу, но по признакам соотношения структурных и фотосинтезирующих тканей тяготеющие к сухопутным растениям), эффективно противостоящие эволюционно продвинутым видам в бедных наземных местообитаниях, в ряде случаев путём снижения богатства местообитаний, но уступающие в конкурентоспособности в водных парцеллах ещё более «филогенетически отсталым» группам – водорослям.

Эдификаторы из числа хвойных, занимающих промежуточное положение на эволюционной лестнице, в условиях экстремального, с точки зрения влияния климатических факторов на баланс элементов минерального питания, промывного (таёжного) гидрорежима в сочетании с сезонным прекращением поглощения

растениями элементов питания, нуждаются для поддержания плодородия почв в экстремальных механизмах обеспечения круговорота биогенов – пожарах (рассматриваемых некоторыми авторами как «экзогенный» фактор, а специалистами, изучавшими пирогенную динамику таких сообществ (Василенко, Работнов, Санников, MacLean, Wein и др.) – как «естественный» фактор среды), либо иных нарушениях, способствующих периодической смене моновидовых хвойных древостоев мелколиственными породами (циклических сукцессиях).

Границы между этими группами сообществ могут колебаться в результате эффективности как «в конфликтах», так и в «эксплуатации ресурсов», меняющейся в зависимости от погодноклиматических флуктуаций. Исторически сложившийся баланс этих сообществ обеспечивает сохранение биоразнообразия территории в условиях неизменной амплитуды колебаний погодных факторов.

Как говорилось во Введении, основное внимание в книге уделялось эдификаторам. С точки зрения влияния разных групп растений на доступность и баланс элементов минерального питания заслуживают дополнительного изучения виды подчинённых ярусов, также имеющие право именоваться экосистемными инженерами. Некоторые из них, стимулирующие оборот биогенов на фоне тормозящего воздействия эдификаторов, в данной книге именовались спарринг-партнёрами. Однако в подчинённых ярусах существуют и экологические группы, опад которых иммобилизует элементы питания и направляет развитие экосистем по пути регрессии даже более эффективно, чем эдификаторы из числа хвойных. Речь идёт о кустарничках семейства вересковых (подробнее см. Lagerstrom et al., 2013), но, возможно, подобными свойствами обладают и другие группы растений. Очевидно, явление и, соответственно, понятие экосистемные инженеры шире, чем эдификаторы, подобно тому, как экология охватывает более широкий круг явлений, чем фитоценология.

Возможно, имеет смысл далее развивать приведённые во Введении предложенные Ф.Е. Клементсом для представителей животного мира определения «influent» и его производные, применительно к миру растений либо биоте в целом, для ранжирования общих понятий «экосистемные инженеры», «ключевые виды», расширенный фенотип» и т.д., а также продолжить работу Д. Коренблита и соавторов [Corenblit et al., 2008] по ранжированию данного спектра понятий или определения более узких, конкретных сфер их применения.

Предложенная концепция разнонаправленности механизмов преобразования абиотической среды разными группами растений может дать объяснение и ряду других дискуссионных вопросов в естественных науках.

Например, чередование длительных периодов захоронения биогенов в гумусе типа мор с короткими пиками эвтрофикации при пожарных циклах может объяснить появление в Юрском периоде олиготрофных и гипотрофных озёр, механизмы поддержания которых послужили предметом научных разногласий между В.В. Жерихиным (1997) и А.Г. Пономаренко (2007). Низкое содержание в этих водоёмах биогенов могло объясняться торможением разложения опада не в самих водоёмах (как предполагал В.В. Жерихин), а на суше, что сокращало поступление питания в водоёмы, а короткие пики пирогенной эвтрофикации могли не оставить следов в геологической летописи. Тенденция эвтрофикации водоёмов могла быть связана с двумя приблизительно совпавшими по срокам событиями: 1) распространением цветковых растений с мягкими легко разлагающимися тканями (с чем связывал возможность масштабного экологического кризиса и В.В. Жерихин), не приспособленных к иммобилизации биогенов в формируемом ими гумусе типов модер и муль; 2) появлением эктомикориз, способных к дополнительному вовлечению в биогенный круговорот элементов питания путём биологического выветривания подстилающих минеральных горизонтов и самостоятельному (без участия свободноживущих сапротрофов, в от-

личие от арбускулярных микориз) доступу к иммобилизованным в растительных остатках биогенам (подробнее см. § 3.2), что могло привести к увеличению их стока за пределы лесов и эвтрофикации водоёмов (К. Струллу-Деррин и соавторы [Strullu-Derrien et al., 2018] рассматривали гипотезу, ранее обсуждавшуюся другими авторами, о связи оледенений Мелового периода с распространением эктомикориз, усиливающих выветривание из силикатов кальция и магния, которые, в свою очередь, способны иммобилизовать CO₂ из атмосферы).

В последние годы в печати развернулась дискуссия по поводу выдвинутой в 1990 году Дж.М. Робинсоном [Robinson, 1990] гипотезы о том, что причиной накопления отложений угля и связанного с этим явлением обогащения атмосферы Земли кислородом было отставание эволюции грибов, способных разрушать лигнин, и последующее снижение накопления угля явилось результатом эволюции грибов. М.П. Нельсен и соавторы [Nelsen et al., 2015] не соглашались с этой гипотезой, утверждая, что уже с конца Девона существовали грибы (и, возможно, другие организмы), способные разрушать лигнин, а М.У. Уоллес и соавторы [Wallace et al., 2017] приводят новые свидетельства, подтверждающие, по их мнению, правоту гипотезы Дж.М. Робинсона. Данная дискуссия имеет смысл только в случае, если компоненты древесины разрушаются лишь биогенными механизмами (кроме лигнина, на устойчивость к биогенной минерализации влияет также состав эпидермальных кутикул, по мнению некоторых авторов [Tegelaar et al., 1991], именно компоненты кутикул наиболее устойчивы к разложению, и именно они обеспечивают сохранность остатков растений к геологической летописи). Однако и в настоящее время нет достаточно эффективных биогенных механизмов разложения древесины многих видов голосеменных, и в современных ландшафтах минерализация такой древесины происходит, прежде всего, пирогенным путём. Возражения М.П. Нельсена и соавторов, отмечавших, что накопление угля в Каменноугольном периоде происходило в основном во влажных

депрессиях, можно рассматривать как свидетельство не того, что избыток влаги нарушал биогенную минерализацию древесины, а что влажность предохраняла её от огня. Выше уже приводилась работа У.Дж. Бонда и Дж.Э. Кили [Bond, Keeley, 2005], в которой показано сходное воздействие фитофагов и огня на экосистемы.

Одним из популярных направлений исследований экологии растений является изучение «спектра экономики листьев» – корреляции различных их признаков: максимальной скорости фотосинтеза, интенсивности дыхания, продолжительности жизни, массы листьев на единицу их площади, содержания азота и фосфора на единицу поверхности или массы листа (см, например: Wright et al., 2004, Osnas et al., 2013). При этом в качестве примеров листьев с высоким соотношением массы к площади листа обычно рассматриваются виды аридных и субаридных зон (и не уделяется достаточного внимания видам гумидных зон), а в качестве экологического объяснения конкурентоспособности при высоких затратах продуктов фотосинтеза на единицу фотосинтезирующей поверхности в качестве одного из основных рассматривается экономия воды в сочетании с устойчивостью к воздействию фитофагов. Видится целесообразным рассмотреть в подобных исследованиях также вероятность участия таких признаков как средства сохранения элементов питания в подстилке в недоступном для мобилизации сапротрофами и доступном только микоризам виде, что снижает вероятность их выноса стоком воды за пределы биогеоценоза в гумидных зонах с выраженным зимним сезонным снижением активности растений.

И, наконец, хотелось бы ещё поставить вопросы о терминах, неоднозначность которых, с учётом проведённого анализа, приводит к путанице и противоречиям при трактовке механизмов и результатов сукцессий биогеоценозов.

Прежде всего, это касается содержания понятия климакс, которое в толковании концепции Ф. Клементса и наиболее фанатичных её адептов трактуется как: (1) заключительная; (2) наиболее продуктивная; (3) наиболее устойчивая (в экологиче-

ском – не геологическом – масштабе времени) стадия развития (4) любого фитоценоза.

Необходимо развести эти четыре трактовки и, либо отказаться от идеи применимости понятия климакс к любому сообществу, либо (в качестве компромисса) предложить определения, касающиеся конкретных групп фитоценозов, которые устраивали бы и сторонников, и противников парадигмы моноклимакса.

Применение определения климакс к экосистемам, развивающимся по модели благоприятствования, представляется вполне уместным.

Сфагновые же сообщества в таёжной зоне, развитие которых имеет и геологический аспект, связанный накоплением органогенной горной породы – торфа (в трактовке ГОСТ 21123-85), ведущим к изменению рельефа, требует дополнительного обсуждения, прежде всего в отношении болот в зоне активного торфонакопления. Предложенное В.Д. Лопатиным определение «сенильная стадия» применительно к дистрофным болотам вошло в обиход болотоведов. Эта же стадия нередко оказывается и наиболее долговечной. Однако наивысшей продуктивности сообщества сфагнов обычно достигают на более ранних (серийных) стадиях развития, пока находятся в условиях достаточного минерального питания, и в них доминируют эвтрофные, прежде всего, гидрофильные виды. Использование определения климакс применительно к сфагновым сообществам, находящимся на наиболее устойчивой, хотя и менее продуктивной стадии развития стало традиционным, хотя не по всем пунктам соответствует определению климакса. Определение «сенильные» в данном случае, видимо, более точно. Возможно, с некоторыми оговорками, это определение применимо и к ельникам на островках, тысячамилетиями избежавших пожаров.

Заслуживает особого обсуждения определение стадий развития хвойных лесов, развивающихся по циклически-пирогенному сценарию. Если термин «импульсно-пирогенная стабильность» С.Н. Санникова применим к светлохвойным сооб-

ществам, то в отношении темнохвойных говорить о стабильности в этом случае бессмысленно. Использование понятия «климакс», как отмечалось выше, допускает вольные трактовки и не способствует взаимопониманию авторов публикаций, описывающих подобные объекты, и читателей. Возможно, в данном случае применимы определения С.М. Разумовского «пирогенные дему-тационные ряды» и «субклимакс». Видимо, ни у сторонников, ни у противников парадигмы моноклимакса не вызовет возражения предложенный Разумовским термин «рецидивный субклимакс», который «возникает при частом повторении одних и тех же нарушений, каждый раз отбрасывающих местообитание назад на одну или несколько стадий по уже пройденному пути смены».

Те же понятия в трактовке А.Д. Арманда (1992: 12) звучат как «циклическое равновесие», подразумевающее «траекторию движения системы в пространстве состояний, особенностью которой является регулярный возврат к одному и тому же исходному состоянию».

Заслуживают внимания и предложения, касающиеся стадии относительной устойчивости и наибольшей продуктивности сообществ таёжных хвойных, имеющиеся в работах Г.Н. Парка [Park, 1970, 1972] определения: «устойчивое состояние» как «временное состояние динамического равновесия в открытой системе», и Д.А. Яалона [Yaalon, 1971] и В.О. Таргульяна и П.В. Красильникова [Targulian, Krasilnikov, 2007] «квазиравновесие» (а для стадий снижения продуктивности, иногда произвольно также относимых к «климаксным» – «пост-устойчивое состояние» по Г.Н. Парку).

Список литературы

- Арефьев П.С., Казанцева М.Н.* Периодичность пожаров и естественное возобновление светлохвойных лесов и редколесий в Нарымском районе Ямало-Ненецкого автономного округа // Сибирский лесной журнал. 2020. № 1. С. 3–15.
- Арманд А.Д.* 1988. Самоорганизация и саморегулирование географических систем. – М.: Наука. – 264 с.
- Арманд А.Д.* 1992. Глава 1. «Определение понятий» // Механизмы устойчивости геосистем. – М.: Наука. – 208 с.
- Арманд Д.Л.* 1975. Наука о ландшафте. – М.: Мысль,
- Арцыбашев Е.С.* 2006. Проблема пожаров на оторфованных лесных землях // Лесное хозяйство, № 5. С. 36–38
- Арцыбашев Е.С., Ермоленко А.А.* 2007. Пожары в лесных культурах хвойных пород // Лесное хозяйство, № 5. С. 45–47.
- Бабилов Б.В.* 2004. Экология сосновых лесов на осушенных болотах. – СПб.: Наука. – 166 с.
- Базилевич Н.И., Титлянова А.А.* 2008. Биотический круговорот на пяти континентах: азот и зольные элементы в природных наземных экосистемах. – Новосибирск: Изд-во СО РАН. – 381 с.
- Бакаева М.В., Галанин А.В.* 1985. Об экологической роли лишайникового покрова в беломошных борах Средней Вычегды // Экология. № 2. С. 25–30.
- Бакшеева Е.О.* 2001. Послепожарное возобновление в среднетаёжных лиственничниках Красноярского края и пути его улучшения. Автореф. ... дисс. ... канд. с-х наук. – Красноярск. – 28 с.
- Бамбалов Н.Н.* 1984. Минерализация и трансформация органического вещества мелиорированных торфяных почв при их сельскохозяйственном использовании (на примере торфяных почв Белоруссии). Автореф. ... дисс. ... д-ра с-х наук. – Ленинград – Пушкин. – 34 с.
- Бахмет О.Н.* 2014. Структурно-функциональная организация органо-профилей почв лесных экосистем Северо-Запада России. Дисс. ... д-ра биол. наук. – Петрозаводск. – 361 с.
- Бахнов В.К.* 1986. Биохимические аспекты болотообразовательного процесса. – Новосибирск: Наука. Сиб. отд-е. – 193 с.

- Безкоровайная И.Н.* 2009. Роль почвенных беспозвоночных в деструкции органического вещества лесных экосистем енисейского меридиана. Автореф. ... дисс. ... д-ра биол. наук– Красноярск. – 44 с.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.* 1989. Экология. Особи, популяции и сообщества: В 2-х т. Т. 1: пер. с нем. – М.: Мир. – 667 с.
- Бобкова К.С.* 1987. Биологическая продуктивность хвойных лесов Европейского Северо-Востока. – Л.: Наука. – 156 с.
- Бобкова К.С., Машика А.В., Смагин А.В.* 2014. Динамика содержания углерода органического вещества в среднетаёжных ельниках на автоморфных почвах. – СПб.: Наука. – 270 с.
- Бобровский М.В.* 2010. Лесные почвы Европейской России: биотические и антропогенные факторы формирования. – М.: КМК. – 359 с.
- Богатырёв Л.Г.* 1990. О классификации лесных подстилок // Почвоведение, № 3. С. 118–127.
- Богатырёв Л.Г.* 2015. Основные концепции, законы и принципы современного почвоведения: Монография. – М.: МАКС Пресс. – 196 с.
- Богатырёв Л.Г., Воронина М.М., Широкова А.Х.* 2011. О некоторых аспектах изучения лесных подстилок // Экологические функции лесных почв в естественных и нарушенных ландшафтах / Ин-т проблем пром. экологии Севера. Аппатиты, 2011. Ч. 2. С. 78–81.
- Богатырёв Л.Г., Малинина М.С., Телеснина В.М., Погожева Е.А., Самсонова В.П., Акишина М.М.* 2013. О генетических и классификационных вопросах в области лесных подстилок // Разнообразие лесных почв и биоразнообразие лесов. Сб. мат. V Всеросс. науч. конф. по лесному почвоведению с междунар. участием / ФГБУН Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН. – Пушкино: ИФХиБПП РАН. С. 29–31.
- Богатырёв Л.Г., Смагин А.В., Акишина М.М., Витязев В.Г.* 2013а. Географические аспекты функционирования лесных подстилок // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 17. Почвоведение. № 3. С. 30–36.
- Болота Западной Сибири и их роль в биосфере. 1998 / Под ред. А.А. Земцова. – Томск: ТГУ; СибНИИТ. – 72 с.
- Боч М.С., Василевич В.И., Константинова Т.П.* 1979. Сопряжённые изменения растительности и почв при заболачивании сосновых лесов (на примере Коми АССР) // Болота и болотные ягодники (Мат. симп.

- «Взаимоотношения леса и болота; болотные ягодники; всплывание торфов на затопленных болотах») Тр. Дарвинского гос. заповед. Вып. XV. – Вологда: Северо-Западное книжное изд-во. С. 32–37.
- Брынцев В.А.* 2017. Концепция вида как проблема теории эволюции и систематики // Леса Евразии – леса Поволжья: Мат. XVII Междунар. конф. мол. учёных, посвящ. 150-летию со дня рожд. проф. Г.Ф. Морозова, 95-летию Казанского гос. аграр. ун-та и Году экологии в России. Москва – Казань, 2017. – М.: ООО «ИПЦ «Маска»». С. 26–30.
- Брянин С.В., Абрамова Е.Р.* 2017. Опад фитомассы в постпирогенных листовенничниках Зейского заповедника (Верхнее Приамурье) // Сибирский лесной журнал. № 2. С. 93–101.
- Бутовец Г.Н.* 2002. Водно-физические свойства почв пихтово-еловых лесов Среднего Сихотэ-Алиня и их изменения под влиянием лесозаготовок: Автореф. дис. ... канд. биол. наук / Биол.-почв. ин-т ДВО РАН. – Владивосток. – 24 с.
- Бутовец Г.Н., Гладкова Г.А.* 2013. Микогоризонт в пихтово-еловых лесах на горном плато (Приморский край) // Разнообразие лесных почв и биоразнообразие лесов. Сб. мат. V Всеросс. науч. конф. по лесному почвоведению с междунар. участием / ФГБУН Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН. – Пущино: ИФХиБПП РАН. С. 31–33.
- Вавилов Н.И.* 1967. Линнеевский вид как система. // Избранные произведения. Т. I. – Л.: Наука. С. 62–87.
- Валендик Э.Н., Иванова Г.А.* 1996. Экстремальные пожароопасные сезоны в бореальных лесах Средней Сибири // Лесоведение. № 4. С. 12–19.
- Валендик Э.Н., Косов И.В.* 2007. Воздействие тепловых потоков лесного пожара на устойчивость хвойных пород // Лесное хозяйство, № 5. С. 43–45.
- Валетов В.В.* 2003. Биопродукционная эффективность гидролесомелиорации в Беларуси // Эколого-экономические аспекты гидролесомелиорации. Сб. науч. тр. / Под ред. Ипатьева В.А. и др. Вып. 58. С. 29–33.
- Варлыгин П.Д.* 1930. О почвенной характеристике торфяных болот // Бюллетень почвоведов, № 1–4. С. 158–160.

- Василевич В.И., Бибикова Т.В.* 2001. Широколиственные леса северо-запада Европейской России. I. Типы дубовых лесов // Бот. журн. Т. 86. № 7. С. 88–101.
- Василевич В.И., Бибикова Т.В.* 2002. Широколиственные леса северо-запада Европейской России. II. Типы липовых, кленовых, ясеневых и ильмовых лесов // Бот. журн. Т. 87. № 2. С. 48–61.
- Василенко А.В.* 1976. Роль огня в лесном хозяйстве // Современные исследования типологии и пирологии леса. – Архангельск. С. 98–102.
- Ведрова Э.Ф., Мухортова Л.В., Метелева М.К.* 2018. Трансформация органического вещества подстилки в лесных культурах // Лесоведение, № 1. С. 24–36 DOI: 10.7868/S0024114818010023\
- Вейнерт А.А.* 1976. О влиянии лесосоушения на промысловую фауну в условиях Ленинградской области / Осушение и освоение заболоченных земель в нечернозёмной зоне РСФСР / Сб. науч. тр. ЛенНИИЛХ, вып. № 24. С. 57–63.
- Винокурова Р.И.* и др. 2002. Роль растений елово-пихтовых лесов в миграции химических элементов: Научное издание / Р.И. Винокурова, О.В. Андриянова, И.Ю. Волкова, Е.В. Тарасенко. – Йошкар-Ола: МарГТУ. – 200 с.
- Возяков Г.С.* 1967. К биологии и экологии лиственницы Сукачева на Урале. Автореф. дис. ... канд. с.-х. н. Свердловск. – 19 с.
- Войтехов М.Я.* 2006. Влияние поверхностного стока на торфообразовательные процессы в осушенных лесных болотах / Мат. междунар. кон. «Торф в решении проблем энергетики, сельского хозяйства и экологии» (Минск, 29 мая – 2 июня 2006). – Минск. С. 289–291.
- Войтехов М.Я.* 2012. Восстановление осушенных лесоболотных угодий (на примере Дубненского лесоболотного массива). Проблемы. Практика. Теория. – М.: АПКИПРРО. – 200 с.
- Войтехов М.Я.* 2012а. К вопросу о своеобразии болот в моделях фитоценологии и ландшафтоведения // Биогеоценология и ландшафтная экология: итоги и перспективы: Мат. IV Междунар. конф., посвящ. памяти Ю.А. Львова. 28–30 ноября 2012 г. – Томск: ТомГУ. С. 24–28.
- Войтехов М.Я.* 2013. К вопросу о необходимости обеспечения водного баланса объектов лесомелиорации в зонах неустойчивого увлажнения / Лесовосстановление в Поволжье: состояние и пути совершенствования: сборник статей / Редкол.: Е.М. Романов [и др.] – Йошкар-

Ола: Поволжский государственный технологический университет. С. 284–290.

- Войтехов М.Я.* 2015. О возможном участии росянки английской (*Drosera anglica* Hyds.) в минеральном питании сфагновых сообществ на обнажённых скалах и уточнении её фитоценопита // Растительность болот: современные проблемы классификации, картографирования, использования и охраны: Мат. II Междунар. науч. сем. (Минск, 24–25 сентября 2015 г.) / НАН Беларуси, Институт экспериментальной ботаники им. В.Ф. Куприевича НАН Беларуси, Беларусское бот. общ. – Минск: Коллоград, 2015. С. 12–14.
- Войтехов М.Я.* 2015а. К вопросу о минеральном питании сфагновых болот / Международный симпозиум: Болота Северной Европы: разнообразие, динамика и рациональное использование (Россия, Петрозаводск, 2–5 сентября 2015 года). Тез. докл. – Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2015. С. 20–21.
- Войтехов М.Я.* 2016. Влияние пирогенной эвтрофикации олиготрофного болота на продуктивность древесного и мохового ярусов спустя 15 лет после пожара // Стационарные исследования лесных и болотных биогеоценозов: экология, продукционный процесс, динамика: Тез. докл. Всерос. науч. конф. с междунар. уч. / Редкол. К.С. Бобкова, С.В. Загирова, М.А. Кузнецов, Т.А. Сизоненко, Н.В. Торлопова, В.В. Тужилкина. – Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 2016. С. 41–43.
- Войтехов М.Я.* 2017. К вопросу о причинах длительной устойчивости водоёмов (озерков, мочажин) среди олиготрофных и дистрофных болот // Труды Инст. биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. – 2017. – Вып. 79(82). Гидробиологические исследования болот. С. 30–35.
- Войтехов М.Я.* 2018. К вопросу о факторах и явлениях, способствующих длительной устойчивости водоёмов (озерков, мочажин) среди олиготрофных и дистрофных болот / IX Галкинские чтения «Естественная и антропогенная динамика болотных экосистем: результаты и методы исследований» 5–7 февраля 2018 г. Бот. ин-т им. В.Л. Комарова РАН. – СПб. С. 32–35.
- Войтехов М.Я.* 2018а. Об участии низко организованных растений в динамике болот // Мат. III междунар. науч. семина. «Растительность болот: современные проблемы классификации, картографирования,

- использования и охраны» 26–28 сентября 2018 г. Минск–Гродно, Беларусь / Национальная академия наук Беларуси, Ин-т экспери ботаники НАН Беларуси, Гродненский гос. универ. им. Я. Купалы, Гродненский дом науки и техники. – Минск: Колорград, 2018. С. 17–20.
- Войтехов М.Я.* 2018b. О некоторых факторах, влияющих на участие дождевых червей в формировании таёжных почв (предварительные данные модельных экспериментов) // Почвы в биосфере: сб. мат. Всерос. науч. конф. с междунар. участием, посвящ. 50-летию Института почвоведения и агрохимии СО РАН. 10–14 сентября 2018 г., г. Новосибирск / отв. ред. А.И. Сысо. – Томск : Изд. Дом ТомскГУ, 2018. – Ч. I. С. 201–205.
- Войтехов М.Я.* 2018с. О некоторых факторах, лимитирующих почвообразовательную роль дождевых червей в Европейской части таежной зоны России // Почвы и окружающ. среда. 2018. № 4. С. 267–276.
- Войтехов М.Я., Анисимова О.В.* 2017. К вопросу о конкуренции болотных и водных парцелл (фаций) на сфагновых болотах // Углеродный баланс болот Западной Сибири в контексте изменения климата: мат. междунар. конф. (Ханты-Мансийск, 19–29 июня 2017 г.) / Под ред. Е.Д. Лапшиной, Н.П. Миронычевой-Токаревой. – Томск: ТомскГУ. С. 45–47.
- Войтехов М.Я., Ахметьева Н.П.* 2015. Различия в эволюции торфяных почв на участках с доминированием сосны и берёзы, подвергшихся осушению и повторному обводнению // Третья Междунар. науч.-практ. конф. «Проблемы изучения и использования торфяных ресурсов Сибири» (27 сентября – 3 октября 2015 года, г. Томск, Россия). С. 57–60.
- Вомперский С.Э.* 1968. Биологические основы эффективности лесосоушения. – М.: Наука. – 312 с.
- Вомперский С.Э., Сабо Е.Д., Формин А.С.* 1975. Лесоосушительная мелиорация. – М.: Лесная промышленность. – 296 с.
- Вомперский С.Э., Глухов А.И.* 1982. Геоморфологическое положение болотных лесов и безлесных болот различного генезиса / Биогеоэкологическое изучение болотных лесов в связи с опытной гидромелиорацией. – М.: Наука. С. 50–57.

- Глазовская М.А. 1974. Биогенное накопление и возможные превращения химических элементов в почвах (факты и гипотезы) // Почвоведение, № 6. С. 3–16.
- Глебов Ф.З. 1978. Динамика и условия взаимосмен леса и болота // Генезис и динамика болот. Выпуск II. – М.: МГУ. С. 65–70.
- Глебов Ф.З. 1988. Взаимоотношения леса и болота в таёжной зоне. – Новосибирск. – 183 с.
- Гворенков Ф.Б. 1973. Биомасса и круговорот элементов в культурном лиственничнике и естественных сосняках Линдуловской рощи (Карельский перешеек). Автореф. ... дис... канд. биол. наук. – Ленинград, – 27 с.
- Головченко А.В., Богданова О.Ю., Глухова Т.В. 2015. Структура микробных сообществ регрессионных пятен верхового торфяника // Болота и биосфера: мат. Всерос. с междунар. уч. 9-ой школы молодых учёных (14–18 сентября 2015 г., г. Владимир) / М-во образования и науки РФ, ФГБОУ ВПО Томский гос. пед. ун-т, МГУ им. М.В. Ломоносова, ФАНО, ФГБНУ «Всероссийский НИИ органических удобрений и торфа», Российское торфяное и биоэнергетическое общество, Докучаевское общество почвоведов. – Иваново: ПресСто. С. 39–44.
- Головченко А.В., Семенова Т.А., Анисимова О.В., Добровольская Т.Г., Глухова Т.В., Степанов А.Л. 2020. Структура микробных сообществ почв регрессивных болот немерзлотного типа // Почвоведение, № 5. С. 618–626.
- Горячкин С.В., Мергелов Н.С., Таргульян В.О..2019. Генезис и география почв экстремальных условий: элементы теории и методические подходы // Почвоведение, № 1. С. 5–19.
- ГОСТ 21123-85. Торф. Термины и определения. Издание официальное. – М.: Государственный комитет СССР по стандартам, 1985.
- Градобоев Н.Д. 1957. Изменение свойств почв под воздействием лесных насаждений // Тр. по лес. хоз. / Западно-Сибирский филиал АН СССР, Новосибирское общество НТОЛфпром. Вып. 3. С. 263–272.
- Грибов С.Е. 2015. Лесоводственная оценка состояния лиственницы Сукачева (*Larix Sukaczewii*) в ландшафтном заказнике «Лиственничный бор» Верховажского района Вологодской области // Молочнохозяйств. вестник, №1 (17). С. 7–12.

- Громцев А.Н.* 2000. Ландшафтная экология таёжных лесов: теоретические и прикладные аспекты. – Петрозаводск: Карельский НЦ РАН. – 160 с.
- Данилкин А.А.* 2002. Свиные (Suidae) / А.А. Данилкин. – М.: ГЕОС. – 309 с.
- Джиллер П.* 1988. Структура сообществ и экологическая ниша. – М.: Мир. – 184 с.
- Дмитриев Е.А.* 1996. Почва и почвоподобные тела // Почвоведение, № 3. С. 310–319.
- Добровольская Т.Г., Головченко А.В., Звягинцев Д.Г.* и др. 2013. Функционирование микробных комплексов верховых торфяников – анализ причин медленной деструкции торфа. – М.: КМК. – 128с.
- Добровольский Г.В., Никитин Е.Д.* 1986. Экологические функции почв. – М.: МГУ. – 136 с.
- Добровольский Г.В., Урусевская И.С.* 2004. География почв: Учебник. – 2-е изд., перераб. и доп. – М.: МГУ; КолосС.– 460 с.
- Докучаев В.В.* 1883. Русский чернозём. Доклады Вольного экономического общества. – СПб.
- Докучаев В.В.* 1994. Дороже золота русский чернозём. – М.: Изд-во МГУ. – 488 с.
- Дубровский Ю.А., Дёгтева С.В., Новаковский А.Б.* 2016. Изменения структуры и состава зеленомошных лесов в ходе послепожарных сукцессий в условиях заповедного режима // Стационарные исследования лесных и болотных биогеоценозов: экология, продукционный процесс, динамика: Тез. докл. Всерос. науч. конф. с междунар. уч. / Редкол. К.С. Бобкова, С.В. Загирова, М.А. Кузнецов, Т.А. Сизоненко, Н.В. Торлопова, В.В. Тужилкина. – Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 2016. С. 54–56.
- Дылис Н.В.* 1981. Лиственница. – М.: Лесная пром-сть. – 96 с.
- Дылис Н.В., Бурова Л.Г., Выгодская Н.Н., Золотокрылин А.Н., Каландадзе Н.И., Носова Л.М., Солнцева О.Н., Холопова Л.Б., Чернова Н.М.* О влиянии эдификаторных синузид на структурно-функциональную организацию лесных биогеоценозов [Текст] // Проблемы биогеоценологии. – М.: Наука, 1973. С. 79–104.

- Дымов А.А. 2018. Почвы послерубочных, постпирогенных и постагрогенных лесных Экосистем Северо-Востока Европейской части России Дисс. ... д-ра биол. наук– М. – 406 с.
- Дымов А.А., Бобкова К.С., Тужилкина В.В., Ракина Д.А. 2012. Растительный опад в коренном ельнике и лиственнно-хвойных насаждениях // Изв.вузов. Лесн.журн. № 3. С. 718.
- Дьяков Ю.Т., Сидорова И.И. 2012. Возможная роль грибов в ранней колонизации суши // Ранняя колонизация суши. Серия «Геобиологические системы в прошлом». М.: ПИН РАН. С. 120–137.
- Дюкарев А.Г. 2005. Ландшафтно-динамические аспекты таёжного почвообразования в Западн. Сибири / А.Г. Дюкарев; Ин-т мониторинга климат. и экол. систем СО РАН. – Томск: Изд-во науч.-техн. лит. – 283 с.
- Дюкарев А.Г., Климова Н.В. 2020. Цикличность почвообразования на южных границах бореальной зоны // Отражение био-, почво-, антропоферных взаимодействий в почвах и напочвенном покрове: сборник мат. лов VII Междунар. научн. конф., посвящ. 90-летию кафедры почвоведения и экологии почв ТГУ (14–19 сентября 2020 г., г. Томск, Россия) / Под ред. С.П. Кулижского. – Томск: Изд. Дом ТомскГУ, 2020. С. 46–49.
- Ефремова Т.Т., Ефремов С.П. 2006. Пирогенная трансформация органич. вещества почв лесных болот // Почвоведение. № 12, с. 1441–1450.
- Жерихин В.В. 1997. Основные закономерности филоценогенетических процессов (на примере неморских сообществ мезозоя и кайнозоя). Автореф. дисс. в виде научного доклада ... д-ра биол. наук. – М. – 80 с.
- Жерихин В.В., Раутиан А.С. 1997. Модели филоценогенеза и уроки экологических кризисов геологического прошлого // Журн. общ. биол. Т. 58, № 4. С. 20–47.
- Заварзин Г.А. 2012. Омброфилы как первичные обитатели суши // Ранняя колонизация суши. М.: ПИН РАН. С. 428.
- Загуральская Л.М., Зябченко С.С. 1993. Микробная трансформация органического вещества в лесных почвах Карелии. РАН КарНЦ, Ин-т леса. – Спб.: Наука, 1993. – 144 с.
- Зайдельман Ф.Р., Морозова Д.И., Шваров А.П., Батрак М.В. 2006. Растительность и почвообразование на пирогенных субстратах торфяных почв // Почвоведение, № 1. С. 19–29.

- Зонн С.В.* 1954. К вопросу о взаимодействии лесной растительности с почвами // Почвоведение, № 4. С. 51–60.
- Зонн С.В.* 1954а. Влияние леса на почвы. – М.: Изд-во АН СССР, 1954. – 160 с.
- Зонн С.В.* 1963. Принципы классификации лесных почв и методы их изучения в СССР // Почвоведение, № 2. С. 1–6.
- Иванов Г.А., Иванов А.В.* 2015. Пожары в сосновых лесах Средней Сибири / Г.А. Иванов, А.В. Иванов. – Новосибирск: Наука. – 240 с.
- Иванов К.Е.* 1975. Водообмен в болотн. ландшафтах. – Л.: Наука. – 280 с.
- Иванова Г.А., Жила С.В., Иванов В.А., Ковалева Н.М., Кукавская Е.А.* 2018. Постпирогенная трансформация основных компонентов сосняков Средней Сибири // Сибирский лесной журнал. № 3. С. 30–41.
- Ивантер Э.В., Якимова А.Е.* 2010. Численность и экологическая структура населения мелких млекопитающих // Мониторинг и сохранение биоразнообразия таёжных экосистем Европейского Севера России / Под общ. ред. П.И. Данилова. – Петрозаводск: Карельский научный центр РАН. С. 170–195.
- Иенни Г.* 1948. Факторы почвообразования / Пер. с англ. проф. А.А. Роде, С.В. и И.А. Море. – М.: Изд-во иностранной литературы. – 348 с.
- Исаков Ю.А., Казанская Н.С., Панфилов Д.В.* 1980. Классификация, география и антропогенная трансформация экосистем. – М.: Наука. – 228 с.
- Исаков Ю.А., Казанская Н.С., Тишков А.А.* 1986. Зональные закономерности динамики экосистем. – М.: Наука. – 152 с.
- Исаченко А.Г.* 1991. Ландшафтоведение и физико-географическое районирование. – М.: Высшая школа. – 366 с.
- Капица Е.А.* 2008. Микогенный ксиллиз пней и валежа в лесных экосистемах Европейской части таежной зоны. Автореф. ... дис. ... канд. биолог. наук – СПб. - 23 с.
- Каравеева Н.А.* 1982. Заболачивание и эволюция почв. – М.: Наука. – 296 с.
- Карофельд Э.К.* 1991. Влияние атмосферного загрязнения на некоторые охраняемые верховые болота С-В Эстонии / Болота охраняемых территорий: проблемы охраны и мониторинга. Тез. докл. XI Всесоюз. полевого семинара-экскурсии по болотоведению 25.08–30.08 1991 г. Центрально-Лесной биосферный гос. заповед. – Ленинград, С. 63–67.

- Карпачевский Л.О.* 1981. Лес и лесные почвы. – М.: Лесн. пром-сть. – 264 с.
- Карпин В.А.* 2012. Сероольшаники Заонежского полуострова // Труды Карельского научного центра РАН, № 1. С. 130–131.
- Карпин В.А., Петров Н.В., Туюнен А.В.* 2017. Восстановление лесных фитоценозов после различных видов сельскохозяйственного использования земель в условиях среднетаёжной подзоны // Сибирский лесной журнал. № 6. С. 120–129.
- Карпов В.Г.* 1969. Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. – Ленинград: Наука. – 336 с.
- Карпов В.Г.* 1983 (Ред) Факторы регуляции экосистем еловых лесов. – Ленинград: Наука. – 368 с.
- Кауричев И.С., Ноздрунова Е.М.* Условия образования и масштабы миграции органо-минеральных соединений в почвах таежно-лесной зоны // Изв. ТСХА, 1969, № 3. С. 103–110.
- Квиткина А.К., Ларионова А.А.* 2013. Влияние азота на минерализацию поступающего в почву опада // Разнообразие лесных почв и биоразнообразие лесов. Сб. мат. V Всеросс. науч. конф. по лесному почвоведению с междунар. участием / ФГБУН Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН. – Пушкино: ИФХИБПП РАН. С. 76–78.
- Киричок Е.И., Истомина И.И., Копцева Н.С.* 2008. Фитогенное поле ели в сосняках-зеленомошниках Неруссо-Деснянского Полесья / Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века: Материалы всеросс. конф. (22–27 сентября 2008 г.). Часть 5: Геоботаника. Петрозаводск: КарНЦ РАН. С. 140–142.
- Ковалёв Р.В., Корсунов В.М., Шоба В.Н.* 1981. Процессы и продукты почвообразования в темнохвойных лесах. – Новосибирск: Наука. – 118 с.
- Ковалёва Н.М., Собачкин Р.С., Екимова Е.Ю.* 2018. Динамика нижних ярусов растительности после экспериментальных пожаров в сосновых древостоях // Сибирский лесной журнал. № 2. С. 61–69.
- Ковда В.А.* 1973. Основы учения о почвах. – М.: Наука. – 448 с.
- Кожина В.С., Семиколенных А.А.* 2013. Скорости и характерные времена разложения древесного опада в темнохвойных лесах Северного Урала (Печоро-Ильчский заповедник). // Разнообразие лесных почв и

- биоразнообразие лесов. Сб. мат. V Всеросс. науч. конф. по лесному почвоведению с междунар. участием / ФГБУН Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН. – Пущино: ИФХиБПП РАН. С. 78–80.
- Козловская Л.С., Медведева В.М., Пьявченко Н.И.* 1978. Динамика органического вещества в процессе торфообразования. — М.-Л. Наука.— 176 с.
- Кочубей А.А.* 2017. Влияние пожаров и конкуренции мохового покрова на начальные этапы возобновления сосны на верховых болотах Западной Сибири // Леса Евразии – леса Поволжья: Мат. XVII Междунар. конф. мол. учёных, посвящ. 150-летию со дня рожд. Проф. Г.Ф. Морозова, 95-летию Казанского гос. аграр. ун-та и Году экологии в России. Москва – Казань, 2017. – М.: ООО «ИПЦ «Маска»». С. 198–200.
- Кощеев А.Л.* 1955. Заболачивание вырубок и меры борьбы с ним. – М.: Изд-во АН СССР. – 285 с.
- Крестов П.В., Омелько А.М.* 2008. Биоклиматы и распространение высших единиц растительности Северной Азии // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века: Мат. всеросс. конф. (22–27 сентября 2008 г.). Часть 5: Геоботаника. – Петрозаводск: КарНЦ РАН. С. 159–162.
- Кривошеина М.Г.* 2007. Экологические предпосылки перехода ряда групп двукрылых насекомых (Diptera) к обитанию в загрязнённых водоёмах // Проблемы водной энтомологии России и сопредельных стран: Мат. III Всеросс. Симп. по амфибиотическим и водным насекомым. – Воронеж: Изд.-полиграф. центр Воронежского гос. ун-та. С. 163–170.
- Кузьмин Г.Ф.* 1993. Болота и их использование. Сб. науч. тр. Вып. 70. – СПб.: ВНИИТП. – 140 с.
- Кунин Е.В.* 2014. Логика случая. О природе и происхожд. биологич. эволюции. Пер. с англ. – М.: ЗАО Издательство Центрполиграф. – 527 с.
- Куркин К.А.* 1980. Параметры биогеоценозов и системный подход к их определению // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 85. Вып. 3. С. 40–56.
- Кутявин И.Н., Манов А.В.* 2019. Биологическая продуктивность естественно развивающегося и нарушенного ветровалом сосняка лишайникового (Республика Коми) // Сибирский лесной журнал. № 2. С. 53–63.

- Кучеров И.Б.* 2015. Зависимость состава и обилия видов растений от типа почвообразующей породы и механического состава почв в сосняках средней и северной тайги Европейской России // Тр. КарНЦ РАН. Сер. Биогеогр. № 6. С. 3–18.
- Кучеров И.Б.* 2018. Эколого-ценотическое разнообразие светлохвойных лесов средней и северной тайги Европейской России. Дис. ... д-ра биол. наук– СПб.
- Кучеров И.Б., Зверев А.А.* 2012. Лишайниковые сосняки средней и северной тайги Европейской России // Вестник Томского гос. ун-та. Биология. № 3(19). С. 46–80.
- Ларикова Ю.С., Кондратьев М.Н.* 2015. Физиология древесных растений: учебное пособие / Ю.С. Ларикова, М.Н. Кондратьев. – М.: Изд-во РГАУ-МСХА. – 346 с.
- Лесная подстилка* [Электронный ресурс]: справочник по лесу. – Режим доступа: <http://www.derev-grad.ru/lesovodstvo/lesnaya-podstilka.html>
- Лир Х., Польстер Г., Фидлер Г.-И.* 1974. Физиология древесных растений. – М.: Лесная промышленность. – 424 с.
- Лисс О.Л., Астахова В.Г.* 1982. Лесные болота. – М.: Лесная промышленность. – 128 с.
- Листов А.А.* 1974. Об угнетенном росте подроста сосны в северотаёжных лишайниковых борах // Лесоведение, № 2. С. 35–43.
- Лопатин В.Д.* 1949. О гидрологическом значении верховых болот // Вестник Ленинградского ун-та, № 2. – С. 37–49.
- Лопатин В.Д.* 1958. О микрокомплексности растительного покрова // Сообщения Сахалинского комплексного НИИ СО АН СССР. Вып. 6. С. 131–142.
- Лукина Н.В., Полянская Л.М., Орлова М.А.* 2008. Питательный режим почв северотаёжных лесов. – М.: Наука. – 342 с.
- Лукина Н.В., Орлова М.А., Исаева Л.Г.* 2010. Плодородие лесных почв как основа взаимосвязи почва-растительность // Лесоведение. №5 С. 45–56.
- Магарлеф Р.* 2012. Перспективы в экологической теории. – Тольятти: Кассандра. – 122 с.

- Макаров М.И. 2019. Роль микоризы в трансформации соединений азота в почве и в азотном питании растений (обзор) // Почвоведение. № 2. С. 220–233.
- Мамонтов В.Г. 2015. Методы почвенных исследований: учебное пособие / В.Г. Мамонтов. – М.: Изд-во РГАУ-МСХА. – 193 с.
- Манаков К.Н., Никонов В.В. 1981. Биологический круговорот химических элементов и почвообразование в ельниках Крайнего Севера. – Л.: Наука. – 196 с.
- Манько Ю.И., Гладкова Г.А. Усыхание ели в свете глобального ухудшения темнохвойных лесов. – Владивосток: Дальнаука, 2001. – 228 с.
- Маслов А.Д. 2010. Короед-типограф и усыхание еловых лесов / А.Д. Маслов. – М.: ВНИИЛМ, 2010. – 138 с.
- Матюшенко В.П. 1934. О геоботанических основах гидрологии торфяных болот // Труды Научно-исследовательского торфяного института. Вып. 14. С. 182–199.
- Махатков И.Д., Ермолов Ю.В. 2019. Особенности температурного режима лесных почв северной тайги Западной Сибири // Почвы и окружающая среда. Т. 2. № 4. e105. doi: 10.31251/pos.v2i4.105
- Мейен С.В. 1987. Основы палеоботаники: Справочное пособие. – М.: Недра, – 403 с.
- Мейен С.В. 2009. Теоретические основы палеоботанических исследований (неизданные главы к «Основам палеоботаники» [М., Недра, 1987]) / отв. ред. И.А. Игнатъев, Ю.В. Мосейчик. – М.: ГЕОС. – 108 с.
- Мелехов И.С. 1944. О взаимоотношениях между сосной и елью в связи с пожарами в лесах европейского Севера СССР // Ботанический журнал. Т. 29, № 4. С. 131–135.
- Мельник Л.А. 2007. Правовая охрана почв. – М.: Изд-во Международного юридического института при Минюсте России. – 172 с.
- Мещерякова Е.Н. 2011. Устойчивость дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae, Moniligastridae) к отрицательным температурам. Автореф. дис. ... канд. биол. наук – СПб. – 19 с.
- Миркин Б.М. 1985. Теоретические основы современной фитоценологии. – М.: Наука. – 137 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. 2014. Краткий энциклопедический словарь науки о растительности. – Уфа: Гилем, Башк. Энцикл. – 288 с.

- Морозов Г.Ф. 1930. Учение о лесе. / Изд. 5-е, под ред. В.В. Матренинского. – М., Л. – 440 с.
- Москалюк Т.А. 2008. Пространственно-временная структура лиственничников на крайнем Северо-Востоке России // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века: Мат. всеросс. конф. (22–27 сентября 2008 г.). Часть 5: Геоботаника. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 228–231.
- Мухамедшин К.Д., Таланцев Н.К. 1982. Можжевельниковые леса. – М.: Лесн. пром-сть. – 184 с.
- Нешатаев В.Ю. Антропогенная динамика таёжной растительности Европейской России. Дисс. ... д-ра биол. наук – СПб. 2017. – 312 с.
- Николин Е.Г., Якшина И.А. 2019. Распространение некоторых древесных видов на северном пределе в Усть-Ленском заповеднике (Якутия). Сообщение I. Лиственница Каяндера *Larix cajanderi* Mayr // Сибирский лесной журнал. № 2. С. 16–31. DOI: 10.15372/SJFS20190202
- Никонов В.В. 1986. Запасы и состав подстилок вторичных сосняков на северном пределе произрастания // Почвоведение, № 8. С. 79–88.
- Ниценко А.А. 1959. Линдуловская лиственничная роща (*Larix sukaczewii* Dyl). Геоботаническое исследование // Бот. жур. Т. 44, № 9. С. 1250–1260.
- Ниценко А.А. 1969, Об изучении экологической структуры растительного покрова // Бот. жур. Т. 54 №5. С. 1002–1014.
- Одум Ю. 1975. Основы экологии. – М.: Мир. – 740 с.
- Ольчев А.В., Дещеревская О.А., Курбатова Ю.А., Молчанов А.Г., Новенко Е.Ю., Придача В.Б., Сазонова Т.А. 2013. CO₂ и H₂O обмен в лесных экосистемах южной тайги при климатических изменениях // Доклады Академии Наук. №450(6). С. 731–735
- Онипченко В.Г. 2013. Функциональная фитоценология: Синэкология растений. – М.: КРАСАНД. – 576 с.
- Орлова М.А. 2013. Формирование плодородия почв – экосистемная функция лесов // Разнообразие и динамика лесных экосистем России. В 2 кн. Кн. 2 // А.С. Исаев (ред.) ФГБУ Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН. – М.: КМК. С. 235–258.
- Основы лесной биогеоценологии, 1964 / Под ред. В.Н. Сукачёва и Н.В. Дылиса. – М.: Наука. – 595 с.

- Павлов И.Н. 2003. Глобальные изменения среды обитания древесных растений. – Красноярск: СибГТУ. – 156 с.
- Погребняк П.С. 1968. Общее лесоводство. – М.: Колосс. – 440 с.
- Подоляко В.М., Бамбалов Н.Н., Вергейчик М.Н., Козулин А.В., Пугачевский А.В., Ракович В.А., Савченко В.В., Яцунзо В.М. 2003. Биосферно-совместимое использование лесных и болотных экосистем (мировые тенденции и опыт Беларуси) / Минск. – 190 с.
- Полевой определитель почв. – М.: Почвенный ин-т им. В.В. Докучаева, 2008. – 182 с.
- Полынов Б.Б. 1965. Учение о ландшафтах (первые главы незаконченной монографии, над которой Б.Б. Полынов начал работать в последний год жизни) / Избранные труды. – М.: Изд-во АН СССР. С. 492–511.
- Понкин И.В., Редькина А.И. 2020. Методология научных исследований и прикладной аналитики: Учебник / РОО «Институт государственно-конфессиональных отношений и права». – М.: Буки Веди. – 365 с.
- Пономарёва В.В. 1970. Лес как элювиальноустойчивый тип растительности // Ботанический журнал. № 11. С. 1585–1595.
- Пономарёва В.В. 1972. Условия водно-минерального питания растений, типы растительности и почвообразование // География, генезис и плодородие почв. Сб. тр. Центр. музея почвоведения им. Докучаева. Вып. 5. С. 24–57.
- Пономаренко А.Г. 2007. Эволюция экосистем континентальных водоёмов // Проблемы водной энтомологии России и сопредельных стран: мат. III Всерос. симп. по амфибиотическим и водным насекомым. – Воронеж: Воронеж. гос. ун-т. С. 228–260.
- Пономаренко А.Г. 2013. Ранние этапы эволюции почвенных экосистем // Журнал общей биологии. Т. 74, №6. С. 420–433.
- Попов П.П. 2018 Распространение особей промежуточной формы в популяциях елей европейской и сибирской // Сибирский лесной журнал. 2018. № 4. С. 13–19.
- Работнов Т.А. 1978. Фитоценология. – М.: МГУ. – 290 с.
- Работнов Т.А. 1978а. О значении пирогенного фактора для формирования растительного покрова // Бот. жур. Т. 63. № 11. С. 1605–1611.

- Работнов Т.А.* 1980. Некоторые вопросы изучения автотрофных растений как компонентов наземных биогеоценозов // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 85. Вып. 3. С. 64–79.
- Работнов Т.А.* 1985. О типах стратегии растений // Экология. № 3. С. 3–11.
- Работнов Т.А.* 1992. Фитоценология: Уч. пос. – 3-е изд., перераб. и доп. М.: МГУ, 1992. – 352 с.
- Разумовский С.М.* 1981. Закономерности динамики биоценозов. – М.: Наука. – 231 с.
- Разумовский С.М., Галицкий В.В.* 1979. Основные закономерности сукцессионной динамики фитоценозов АН СССР. Научный центр биологич. исследований. Ин-т агрохимии и почвоведения. Препринт. Пущино.
- Раменский Л.Г.* 1952. О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники // Бот. жур. Т. 37, № 2. С. 181–201.
- Ремезов Н.П.* 1953. О роли леса в почвообразовании // Почвоведение, № 12. С. 74–83.
- Ремезов Н.П.* 1956. Ещё о роли леса в почвообразовании // Почвоведение, № 4. С. 70–79.
- Роде А.А.* 1947. Почвообразовательный процесс и его типы. – М.: Изд-во геогр. лит. – 143 с.
- Роде А.А.* 1954. К вопросу о роли леса в почвообразовании // Почвоведение, № 5. С. 50–62.
- Роде А.А.* 1956. Водный режим почв и его типы // Почвоведение. № 4. С. 1–23.
- Родин Л.Е., Базилевич Н.И.* 1965. Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности земного шара. М.–Л.: Наука.– 264 с.
- Рысин Л.П.* 2013. Разнообразие хвойных лесов России на экосистемном уровне // Разнообразие и динамика лесных экосистем России. В 2 кн. Кн. 2 // А.С. Исаев (ред.) ФГБУ Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН. – М.: КМК. С. 14–41.
- Рысин Л.П., Савельева Л.И.* 2002. Еловые леса России. – М.: Наука. – 335 с.
- Сабиров А.Т. Газизуллин А.Х.* 2001. Почвенно-экологические условия произрастания еловых и пихтовых фитоценозов Среднего Поволжья. – Казань: ДАС. – 207 с.

- Савенков О.А., Наумова Н.Б. 2020. Заразительное рядом: о некоторых аспектах методологии и терминологии почвенных исследований и публикаций // Почвы и окружающая среда. Т. 3. № 1. e109. doi: 10.31251/pos.v3i1.10
- Санников С.Н. 1974. О принципах построения рядов климатически замещающих типов леса // Экология. № 1. С. 5–12.
- Санников С.Н. 1981. Лесные пожары как фактор преобразования структуры, возобновления и эволюции биогеоценозов // Экология, № 6. С. 23–33.
- Санников С.Н. 1985. Гипотеза импульсной пирогенной стабильности сосновых лесов // Экология. № 2. С. 13–20.
- Санников С.Н. 1992. Экология и география естественного возобновления сосны обыкновенной. – М.: Наука. – 263 с.
- Санников С.Н., Санникова Н.С. 2009. Эволюционные аспекты пирозологии светлохвойных видов // Лесоведение. № 3. С. 3–10.
- Семёнов В.М., Иванникова Л.А., Кузнецова Т.В. 2006. Структурно-функциональное состояние органического вещества почвы // Почвенные процессы и пространственно-временная организация почв. – М.: Наука. С. 230–247.
- Семенов В.М., Козут Б.М. 2015. Почвенное органическое вещество. – М.: ГЕОС. – 233 с.
- Семенюк О.В., Телеснина В.М., Богатырёв Л.Г., Бенедиктова А.И., Кузнецова Я.Д. 2020. Оценка внутрибиогеоценозной изменчивости лесных подстилок и травяно-кустарничковой растительности в еловых насаждениях // Почвоведение. № 1. С. 1–14.
- Смагин А.В. 1996. Биогеоценологическое направление в почвоведении // Почвоведение. 1996, № 3. С. 298–309.
- Смирнова О.В. 2008. Некоторые аспекты формирования развития евразийской тайги // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века: Материалы всеросс. конф. (22–27 сентября 2008 г.). Часть 5: Геоботаника. Петрозаводск: КарНЦ РАН. С. 289–292.
- Смирнова О.В., Торопова Н.А. 2008. Сукцессия и климакс как экосистемный процесс // Успехи соврем. биол. Т. 128. № 2. С. 129–144.
- Смирнова О.В., Торопова Н.А., Луговая Д.Л., Алейников А.А. 2010. Методология исследования популяционной организации и сукцессионной

- динамики лесных экосистем (биогеоценозов) // Методические подходы к экологической оценке лесного покрова в бассейне малой реки / Заугольнова Л.Б., Браславская Т.Ю. (ред.). – М: КМК. С. 20–40.
- Смирнова О.В., Чистякова А.А., Попадюк Р.В., Евстигнеев О.И., Коротков В.Н., Митрофанова М.В., Пономаренко Е.В. 1990. Популяционная организация растительного покрова лесных территорий (на примере широколиственных лесов европейской части СССР). – Пущино: Научный центр биологических исследований АН СССР; Мос. гос. пед. ин-т им. В.И. Ленина. – 92 с.
- Смит С.Э., Рид Д.Дж. Микоризный симбиоз / Пер. с англ. 3 изд. Е.Ю. Ворониной. – М.: КМК, 2012. – 776 с.
- Смоляницкий Л.Я. 1979. Метаболизм верховых болот в связи с проблемой их взаимоотношений с лесными экосистемами // Болота и болотные ягодники (Материалы симпозиума «Взаимоотношения леса и болота; болотные ягодники; всплывание торфов на затопленных болотах»). Тр. Дарвинск.ого гос. заповед. Вып. XV. – Вологда: Сев.-Зап. кн. изд-во. С. 21–32.
- Скворцов А.К. 1949. О растительности реликтового болота близ г. Епифани // Бюл. МОИП, Отд. биол. Т. 54. Вып. 4. С. 101–104.
- Сокол А.П. 1980. Экологические шкалы болотных растений. // Взаимосвязи компонентов лесных и болотных экосистем средней тайги Приуралья. – Л.: Наука, С. 230–240.
- Сокол А.П. 1981. Экологические шкалы болотных растений (болота северо-восточной части Печоро-Илычского заповедника) // Бот. жур. Т. 66, № 2. С. 227–233.
- Соколов И.А. 1993. Теоретические проблемы генетического почвоведения. – Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние. – 232 с.
- Соколов И.А. 1996. Парадигма генетического почвоведения от Докучаева до наших дней // Почвоведение, № 3. С. 250–262.
- Соколов Д.Ф. Влияние лесной растительности на состав гумуса почв различных природных зон. М.: Изд-во АН СССР, 1962. – 185 с.
- Справочная книга по химизации сельского хозяйства. 1969. / Под ред. В.М. Борисова – М.: Колосс. – 656 с.
- Степанов Н.Н. 1940. Процесс минерализации опадающей листвы и хвои деревьев и кустарников // Почвоведение, № 9. С. 15–34.

- Стороженко В.Г.* 2017. Естественное возобновление в коренных разновозрастных ельниках европейской тайги России // Сибирский лесной журнал. № 3. С. 87–92.
- Стороженко В.Г., Засадная В.А.* 2019. Структура древесного опада девственных ельников северной и южной тайги Европейской части России // Сибирский лесной журнал. № 2. С. 16–31.
- Стрелкова А.А., Морозова Р.М.* 1979. О соотношении процессов биогенной аккумуляции и миграции веществ в подзолистых почвах Карелии // Почвоведение, № 6. С. 62–74.
- Стриганова Б.Р.* 1980. Питание почвенных сапрофагов. – М.: Наука. – 245 с.
- Стриганова Б.Р.* 2006. Системный анализ биогеоценотических связей в почвенных сообществах // Чтения памяти академика М.С. Гилярова, 1 октября 2002, г. Йошкар-Ола. – М.: КМК. С. 16–38.
- Стриганова Б.Р., Порядина Н.М.* 2005. Животное население почв бореальных лесов Западно-Сибирской равнины. – М.: КМК. – 234 с.
- Сукачѳ В.Н.* (Ред.) 1938. Дендрология с основами лесной геоботаники / Сост.: Богданов П.Л., Соколов С.П., Сукачѳ В.Н., Шенников А.П. – Л.: Гослестехиздат, – 572 с.
- Танфильев Г. И.* 1894. Пределы лесов на юге России.
- Телеснина В.М.* 2018. Динамика свойств почв южной тайги в ходе постагрогенного лесовосстановления при разных типах сельскохозяйств. использования // Почвы в биосфере: сб. мат. Всерос. науч. конф. с междунар. уч., посвящ. 50-летию Института почвоведения и агрохимии СО РАН. 10–14 сентября 2018 г., г. Новосибирск / отв. ред. А.И. Сысо. – Томск: ТомскГУ. – Ч. II. С. 159–163.
- Терехова В.А.* Микромикеты в экологической оценке водных и наземных экосистем / В.А. Терехова; Ин-т проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Ин-т экологического почвоведения МГУ. – М.: Наука, 2007. – 215 с.
- Титов И.А.* 1961. Взаимодействие растительных сообществ и условий среды. 2-е изд. – М.: Высшая школа. – 520 с.
- Тиунов А.В.* 2007. Метабиоз в почвенной системе: влияние дождевых червей на структуру и функционирование почвенной биоты. Автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. – 44 с.

- Тихонов В.В. Участие дождевых червей и бактерий в модификации биологических и химических свойств гумусовых веществ. Автореф. ... дисс. ... канд. б.н. – М., 2011. – 24 с.
- Тихонова Н.А., Тихонова И.В. 2016. Индивидуальная изменчивость сосны обыкновенной по признакам засухоустойчивости в лесостепных борах Южной Сибири // Сибирский лесной журнал. № 5. С. 114–124.
- Товстолес Д.И. 1907. Лиственничные насаждения Линдуловской рощи // Изв. Императ. Лесн. инст., Вып. XV. С. 3–160.
- Толмачёв А.И. 1954. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги / Отв. ред. А.П. Шенников. – М.; Л.: Изд-во АН СССР. – 155 с.
- Толпышева Т.Ю. 2005. Биотические связи лишайников в лесных и болотных экосистемах. Автореф. дис. в виде науч. док. ... д-ра биол. наук. – Петрозаводск. – 69 с.
- Торлопова Н.В., Ильчуков С.В. 2007. Сосновые леса европейского Северо-Востока: структура, сосояние, флористический комплекс. – Екатеринбург: УрО РАН. – 191 с.
- Уиттекер Р. 1980. Сообщества и экосистемы. / Сокращ. перевод с англ. Б.М. Миркина и Г.С. Розенберга. Редакция и предисловие Т.А. Работнова. – М.: Прогресс. – 328 с.
- Федорец Н.Г., Бахмет О.Н. 2003. Экологические особенности трансформации соединений углерода и азота в лесных почвах. – Петрозаводск: Карельский НЦ РАН. – 240 с.
- Фирсова В.П. 1960. Об изменении физико-химических свойств почв Урала под влиянием лесных пожаров. // Лесной журнал. Изв. Вузов. – Архангельск, 1960. №1. С. 13–20.
- Харук В.И., Пономарев Е.И. 2020. Пожары и гари сибирской тайги // Наука из первых рук, №2(87). С. 56–71.
- Холодова В.П., Нето Д.С., Мещеряков А.Б., Борисова Н.Н., Александрова С.Н., Кузнецов В.В. 2002. Обеспечивает ли стресс-индуцируемое формирование САМ реализацию онтогенетической программы растений *Mesembryanthemum crystallinum* в условиях длительного засоления? // Физиология растений. Т. 49. № 3, С. 376–384.
- Цветков П.А. 2011. Пирогенные свойства древесных пород // Лесоведение, № 2. С. 25–31.

- Цветков П.А., Фуряев В.В. 2014. Роль пожаров в лесообразовательном процессе // Лесные биогеоценозы бореальной зоны: география, структура, функции, динамика. Мат-лы Всероссийской науч. конф. с междунар. уч., посвящ. 70-летию созд. Ин-та леса им. В.Н. Сукачёва СО РАН. Красноярск, 16–19 сент. 2014. – Новосибирск: Изд-во СО РАН. С. 46–49.
- Цыганов Д.Н. 1983. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. – М.: Наука. – 197 с.
- Чертов О.Г. Экология лесных земель (почвенно-экологическое исследование лесных местообитаний). – Л: Наука, 1981. – 192 с.
- Чертов О.Г., Надпорожская М.А. 2018. Формы гумуса лесных почв: концепции и классификации // Почвоведение. № 10. С. 1202–1214.
- Чертов О.Г., Надпорожская М.А., Паленова М.М., Припутина И.В. 2018. Эдафология в структуре почвоведения и экосистемной экологии / О.Г. Чертов, М.А. Надпорожская, М.М. Паленова, И.В. Припутина // Russian Journal of Ecosystem Ecology. V. 3 (3). DOI 10.21685/2500-0578-2018-3-2.
- Шилов И.А. 2011. Экология: учебник для студентов высших биологич. и медицинских специальностей высших учебных заведений / И.А. Шилов. – 7-е изд. – М.: Юрайт. – 512 с.
- Эдельштейн К.К. 2014. Гидрология озёр и водохранилищ. Учебник для вузов. – М.: Перо. – 399 с.
- Юрковская Т.К. 2008. Темнохвойные коренные леса России на аналитических картах // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века: Материалы всеросс. конф. (22–27 сентября 2008 г.). Часть 5: Геоботаника. Петрозаводск: КарНЦ РАН, С. 354–356.
- Юрцев Б.А. 1986. Продукционные стратегии и жизненные формы растений // Жизненные формы и экология сосудистых растений: Межвуз. сб. науч. тр. – М.: МГПИ им. В.И. Ленина. С. 9–23.
- Юрцев Б.А., Кучеров И.Б. 1995. Методы выявления и изучения рядов дигрессионных и восстановительных смен растительности под влиянием нарушений // Антропогенная динамика растительного покрова Арктики и Субарктики: принципы и методы изучения / Тр. Бот. ин-та им. В.Л. Комарова РАН. Вып. 15. СПб. С. 64–96.
- Якушев А.В., Добровольская Т.Г., Головченко А.В., Юрченко Е.Н. 2015. Отличительные особенности физиологического разнообразия, физио-

- логического состояния и преобладающей экологической стратегии среди членов гетеротрофного бактериального комплекса верховых болот // Междунар. науч. конф. «Роль почв в биосфере и жизни человека». К 100-летию со дня рождения акад. Г.В. Добровольского, к Международному году почв. Москва, Россия, МГУ им. М.В. Ломоносова, 5–7 октября 2015 г. Мат. док. С. 272–274.
- Adamczyk B., Ahvenainen A., Sietio O.-M., Kanerva S., Kieloaho A.-J., Smolander A., Kitunen V., Saranpaa P., Laakso T., Strakova P., Heinonsalo J.* 2016. The contribution of ericoid plants to soil nitrogen chemistry and organic matter decomposition in boreal forest soil // *Soil Biol. Biochem.* V. 103. P. 394–404.
- Addison J.A.* 2009. Distribution and impacts of invasive earthworms in Canadian forest ecosystems // *Biol Invasions.* V. 11. P. 59–79.
- Aerts R.* 1995. The advantages of being evergreen // *Trends in Ecology and Evolution.* V. 10: No 10. P. 402–407.
- Agnew A.D.Q., Rapson G.L., Sykes M.T., Wilson B.J.* 1993. The functional ecology of *Empodisma minus* (Hook, f.) Johnson & Cutler in New Zealand ombrotrophic mires // *New Phytol.* (1993). V. 124. P. 703–710.
- Alien E.B., Allen M.F., Helm D.J., Trappe J.M., Molina R., Rincon. E.* 1995. Patterns and regulation of mycorrhizal plant and fungal diversity // *Developments in Plant and Soil Sciences.* V. 63. Collins H.P., Robertson G.P., Klug M.I. (eds.), The significance and regulation of soil biodiversity. P. 47–62.
- Allison S.D.* 2006. Brown Ground: A Soil Carbon Analogue for the Green World Hypothesis? // *Am. Nat.* 2006. V. 167. P. 619–627.
- Ammer S., Weber K., Abs C., Ammer C., Prietzel J.* 2006. Factors influencing the distribution and abundance of earthworm communities in pure and converted Scots pine stands // *Applied Soil Ecology.* V. 33 P. 10–21.
- Andersen S.T.* 1966. Interglacial vegetational succession and lake development in Denmark. *Palaeobotanist.* V. 15. P. 117–127.
- Andersen S.T.* 1969. Interglacial vegetation and soil development. *Meddelelser fra Dansk geologisk Forening.* V. 19. P. 90–102.
- Anderson J.M.* 1995. Soil organisms as engineers: microsite modulation of macroscale processes. In: Jones C.G., Lawton J.H. (eds.) *Linking species and ecosystems.* N.Y., Chapman and Hall. P. 94–106.

- Averill C., Turner B.L., Finzi A.C. 2014. Mycorrhiza-mediated competition between plants and decomposers drives soil carbon storage. // *Nature*. V. 505. P. 543–545.
- Bardgett R.D., Wardle D.A. 2010. Aboveground-Belowground Linkages. Biotic Interactions, Ecosystem Processes, and Global Change. Oxford University Press Inc., Published in the United States, New York. – 453 p.
- Bardgett R.D. 2018. Linking Aboveground–Belowground Ecology: A Short Historical Perspective // Chapter 8 in: T.Ohgushi, S.Wurst, S.N.Johnson – Eds. Aboveground–Belowground Community Ecology, Ecological Studies. V. 234. P. 175–200.
- Bennett J.A., Maherali H., Reinhart K.O., Lekberg Y., Hart M.M., Klironomos J. 2017. Plant-soil feedbacks and mycorrhizal type influence temperate forest population dynamics // *Science*. V. 355. P. 181–184.
- Berendse F. 1998. Effects of dominant plant species on soils during succession in nutrient-poor ecosystems // *Biogeochemistry*. V. 42: No 4. P. 73–88.
- Bergeron, Y., Engelmark, O., Harvey, B., Morin, H. & Sirois, L. 1998. Key issues in disturbance dynamics in boreal forests: Introduction // *Journal of Vegetation Science*. V. 9. P. 464–468.
- Bernier N., Ponge J.F. 1994. Humus form dynamics during the sylvogenetic cycle in a mountain spruce forest // *Soil Biol. Biochem.* V. 26, No 2. P. 183–220.
- Bertness M.D., Callaway R.M. 1994. Positive interactions in communities // *Trends in Ecology and Evolution*. V. 9. P. 191–195.
- Binkley D., Giardina C. 1998. Why do tree species affect soils? The Warp and Woof of tree-soil interactions // *Biogeochemistry*. V. 42. No 1–2. P. 89–106.
- Bogar L.M., Peay K.G. 2017. Processes Maintaining the Coexistence of Ectomycorrhizal Fungi at a Fine Spatial Scale // L. Tedersoo (ed.), *Biogeography of Mycorrhizal Symbiosis*, Ecological Studies. V. 230. P. 79–106,
- Bohlen P.J., Scheu S., Hale C.M., McLean M.A., Migge S., Gruffman P.M., Parkinson D. 2004. Non-native invasive earthworms as agents of change in northern temperate forests. // *Frontiers in Ecology and the Environment*. V. 2: P. 427–435.

- Botkin D.B.* 1981. Causality and succession // Forest succession: Concepts and application. N.-Y.: Springer-Verlag. P. 36–55.
- Bradford M.A., Berg B., Maynard D.S., Wieder W.R., Wood S.A.* 2016. Understanding the dominant controls on litter decomposition // *Journal of Ecology*. V. 104. P. 229–238.
- Brethes A., Brun J.J., Jabiol B., Ponge J., Toutain F.* 1995. Classification of forest humus forms: a French proposal // *Ann. Sci. For.* V. 52. P. 535–546.
- Bronstein J.L.* 2009. The evolution of facilitation and mutualism // *Journal of Ecology*. V. 97. P. 1160–1170.
- Brown G.G., Barois I., Lavelle P.* 2000. Regulation of soil organic matter dynamics and microbial activity in the drilosphere and the role of interactions with other edaphic functional domains // *Eur. J. Soil Biol.* V. 36. P. 177–198.
- Brown G.G., Doube B.M.* 2004. Functional Interactions between Earthworms, Microorganisms, Organic Matter, and Plants // *Earthworm ecology* / Edited by C.A. Edwards. – 2nd ed. CRC PRESS. P. 213–240.
- Brundrett M.C.* 2002. Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants // *New Phytologist*. V. 154. P. 275–304.
- Bruno J.F., Stachowicz J.J., Bertness M.D.* 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory // *TRENDS in Ecology and Evolution*. Vol. 18. No. 3. P. 119–125.
- Callaway R.M.* 1995. Positive interactions among plants // *Botanical Review*. V. 61. P. 306–349.
- Callaway R.M., Walker, L.R.* 1997. Competition and Facilitation: a Synthetic Approach to Interactions in Plant Communities // *Ecology*, V. 78. No. 7. P. 1958–1965.
- Cajander A.K.* 1926. The theory of forest types // *Acta For. Fenn.* V. 29(3): P. 1–108.
- Carnol M., Bazgir M.* 2013. Nutrient return to the forest floor through litter and throughfall under 7 forest species after conversion from Norway spruce // *Forest Ecology and Management* V. 309. P. 66–75.
- Chapin F.S.* 1980. The mineral nutrition of wild plants // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* V. 11. P. 233–260.
- Chapin F.S.* 1993. The evolutionary basis of biogeochemical soil development. // *Geoderma*. V. 57. P. 223–227.

- Chertov O.G., Nadporozhskaya M.A.* 2018. Humus Forms in Forest Soils: Concepts and Classifications // Eurasian Soil Science, V. 51, No. 10. P. 1142–1153.
- Clarkson B.R., Schipper L.A., Clarkson B.D.* 2004. Vegetation and peat characteristics of restiad bogs on Chatham Island (Rekohu), New Zealand // New Zealand Journal of Botany. V. 42. P. 293–312.
- Clarkson B.R., Schipper L.A., Lehmann A.* 2004a. Vegetation and peat characteristics in the development of lowland restiad peat bogs, North Island, New Zealand // Wetlands. V. 24. No. 1. P. 133–151.
- Clarkson B.R., Schipper L.A., Silvester W.B.* 2009. Nutritional niche separation in co-existing bog species demonstrated by ¹⁵N-enriched simulated rainfall. // Austral Ecology. V. 34: P. 377–385.
- Clarkson B., Whinam J., Good R., Watts C.* 2016. Restoration of *Sphagnum* and restiad peatlands in Australia and New Zealand reveals similar approaches // Restoration Ecology. doi: 10.1111/rec.12466
- Clements F.E.* 1916. Plant succession; an analysis of the development of vegetation. – Washington: Carnegie Institution of Washington. – xiii, 512 p. – (Publ. Carnegie Ins. of Washington; N 242).
- Clements F.E.* 1936. Nature and Structure of the Climax // The Journal of Ecology, V. 24, №. 1: P. 252–284. Published by: British Ecological Society Stable URL: <http://www.jstor.org/stable/2256278>
- Clemmensen K.E., Bahr A., Ovaskainen O., Dahlberg A., Ekblad A., Wallander H., Stenlid J., Finlay R.D., Wardle D.A., Lindahl B.D.* 2013. Roots and Associated Fungi Drive Long-Term Carbon Sequestration in Boreal Forest // Science. V. 339(6127). P. 1615–1618.
- Clemmensen K.E., Finlay R.D., Dahlberg A., Stenlid J., Wardle D.A., Lindahl B.D.* 2014. Carbon sequestration is related to mycorrhizal fungal community shifts during long-term succession in boreal forests // New Phytologist. doi: 10.1111/nph.13208
- Clymo R.S.* 1984. The Limits to Peat Bog Growth // Philosophical Transactions Royal Society of London. B (Biological Sciences). V. 303. P. 605–654.
- Coley Ph.D., Bryant J.P., Chapin F.S. III.* 1985. Resource Availability and Plant Antiherbivore Defense // Science. V. 230. P. 895–899.

- Connell J.H., Slatyer R.O.* 1977. Mechanisms of Succession in Natural Communities and Their Role in Community Stability and Organisation // *American Naturalist*. V. 111. P. 1119–1144.
- Corenblit D., Gurnell A.M., Steiger J., Tabacchi E.* 2008. Reciprocal adjustments between landforms and living organisms: Extended geomorphic evolutionary insights // *Catena*. V. 73. P. 261–273.
- Cornwell W.K., Cornelissen J.H.C., Amatangelo K., Dorrepaal E., Eviner V.T., Godoy O., Hobbie S.E., Hoorens B., Kurokawa H., Perez-Harguindeguy N., Queded H.M., Santiago L.S., Wardle D.A., Wright I.J., Aerts R., Allison S.D., van Bodegom P., Brovkin V., Chatain A., Callaghan T.V., Diaz S., Garnier E., Gurvich D.E., Kazakou E., Klein J.A., Read J., Reich P.B., Soudzilovskaia N.A., Vaieretti M.V., Westoby M.* 2008. Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide // *Ecology Letters*. V. 11: P. 1065–1071.
- Cortet J., Joimel S., Nahmani J. Hedde M.* 2018. Soil Fauna: Determinants of Community Structure and Impacts on Soil Functioning. Chapter 6 in: *Soils as a Key Component of the Critical Zone 6: Ecology*, First Edition. Ed. by P. Lemanceau, M. Blouin. ISTE Ltd and John Wiley & Sons, Inc. P. 84–105.
- Currie W.S., Harmon M.E., Burke I.C., Hart S.C., Parton W.J., Silver W.* 2010. Cross-biome transplants of plant litter show decomposition models extend to a broader climatic range but lose predictability at the decadal time scale // *Global Change Biology*. V. 16. P. 1744–1761.
- Curry J.P.* 2004. Factors Affecting the Abundance of Earthworms in Soils // *Earthworm ecology* / Edited by C.A. Edwards. – 2nd ed. CRC PRESS. P. 91–114.
- Dawkins R.* 1982. *The Extended Phenotype*. – Oxford University Press, Oxford.
- Dawkins R.* 2004. Extended phenotype – but not too extended. A reply to Laland, Turner and Jablonka. // *Biology and Philosophy*. V. 19. P.377–396.
- Defrenne C.E.* 2019. Going underground: patterns of fine-root and mycorrhizal fungal trait variation across a biogeographic gradient in western Canada. Diss. ... doctor of philosophy. University of British Columbia (Vancouver). – 104 p.
- Dehlin H.* 2006. *Ecosystem Functioning and Plant-Soil Interactions in Forests*. Influences of quality and diversity of resources. Doctoral thesis Swedish University of Agricultural Sciences. Umea. – 79 p.

- de Lange P.J., Heenan P.B., Clarkson B.D., Clarkson B.R. 1999. Taxonomy, ecology, and conservation of *Sporadanthus* (Restionaceae) in New Zealand // New Zealand Journal of Botany. V. 37: P. 413–431.
- DeLuca T.H., Nilsson M.-C., Zackrisson O. 2002. Nitrogen mineralization and phenol accumulation along a fire chronosequence in northern Sweden // Oecologia. V. 133: P. 206–214.
- Diaz S., Hodgson J.G., Thompson K., Cabido M., Cornelissen J.H.C., Jalili A., Montserrat-Marti G., Grime J.P., Zarrinkamar F., Asri Y., Band S.R., Basconcelo S., Castro-Diez P., Funes G., Hamzehee B., Khoshnevi M., Perez-Harguindeguy N., Perez-Rontome M.C., Shirvany F.A., Vendramini F., Yazdani S., Abbas-Azimi R., Bogaard A., Boustani S., Charles M., Dehghan M., de Torres-Espuny L., Falczuk V., Guerrero-Campo J., Hynd A., Jones G., Kowsary E., Kazemi-Saeed F., Maestro-Martinez M., Romo-Diez A., Shaw S., Siavash B., Villar-Salvador P., Zak M.R. 2004. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents // Journal of Vegetation Science. V. 15: P. 295–304.
- Dickie I.A., Bing Xu, Koide R.T. 2002. Vertical niche differentiation of ectomycorrhizal hyphae in soil as shown by T-RFLP analysis // New Phytologist. V. 156. P. 527–535.
- Dimbleby G.W. 1953. Natural regeneration of pine and birch on the heather moors of north-east Yorkshire. // Forestry. V. 26: P. 41–52.
- Egunjobi J.K., Onweluzo B.S. 1979. Litterfall, mineral turnover, and litter accumulation in *Pinus caribea* L. stands at Ibadan, Nigeria // Biotropica. V. 11: P. 251–255.
- Emiliani G., Fondi M., Fani R., Gribaldo S. 2009. A horizontal gene transfer and the origin of phenylpropanoid metabolism: a key adaptation of plants to land // Biology Direct. V. 4. P. 1–12.
- Falster D.S., Westoby M. 2003. Plant height and evolutionary games // Trends in Ecology and Evolution. V.18. No.7. P. 337–343.
- Fernandez C.W., Kennedy P.G. 2018. Melanization of mycorrhizal fungal necromass structures microbial decomposer communities // Journal of Ecology. V. 106. P. 468–479.
- Flatberg K., Whinam J., Lebouvier M. 2011 Three species of *Sphagnum* endemic to the Amsterdam, Terres Australes et Antarctiques Françaises: *S. cavernulosum* sp. nov., *S. complanatum* sp. nov. and *S. islei* // Journal of Bryology. V. 33. No. 2. P. 105–121.

- Flanagan P.W., Van Cleve K. 1983. Nutrient cycling in relation to decomposition and organic-matter quality in taiga ecosystems // Can. J. For. Res. 13: 795–817.
- Franklin O., Nasholm T., Högberg P., Högberg M.N. 2014. Forests trapped in nitrogen limitation – an ecological market perspective on ectomycorrhizal symbiosis // New Phytologist. V. 203. P. 657–666.
- Frangi J.L., Richter L.L., Barrera M.D., Aloggia M. 1997. Decomposition of *Nothofagus* fallen woody debris in forests of Tierra del Fuego, Argentina // Can. J. For. Res. Vol. 27. P. 1095–1102.
- Fraser L.H., Grime J.P. 1997. Primary productivity and trophic dynamics investigated in a North Derbyshire, UK, dale // Oikos. V. 80. P. 499–508.
- Freligh L.E., Hale C.M., Scheu S., Holdsworth A.R., Heneghan L., Bohlen P.J., Reich P.B. 2006. Earthworm invasion into previously earthworm-free temperate and boreal forests // Biol Invasions. No 8. P. 1235–1245.
- Gehrig H, Schußler A, Kluge M. 1996. *Geosiphon pyriforme*, a fungus forming endocytobiosis with *Nostoc* (cyanobacteria), is an ancestral member of the glomales: Evidence by SSU rRNA analysis. // Journal of Molecular Evolution. V. 43. Is. 1. P. 71–81.
- Gallardo A., Merino J. 1993. Leaf decomposition in two Mediterranean ecosystems of southwest Spain: influence of substrate quality // Ecology. V. 74: P. 152–161.
- Geraskina A.P. 2019. Restoration of Earthworms Community (Oligochaeta: Lumbricidae) at Sand Quarries (Smolensk Oblast, Russia) // Ecological Questions. V. 30. No 3: P. 7–15.
- Glasspool I.J., Edwards D., Axe L. 2004. Charcoal in the Silurian as evidence for the earliest wildfire // Geology. V. 32 (5). P. 381–383.
- Gonzalez G., Seastedt T.R., Donato Z. 2003. Earthworms, arthropods and plant litter decomposition in aspen (*Populus tremuloides*) and lodgepole pine (*Pinus contorta*) forests in Colorado, USA // Pedobiologia. V. 47. P. 863–869.
- Goñi M.A., Hedges J.I. 1989. The diagenetic behavior of cutin acids in buried conifer needles and sediments from a coastal marine environment // Geochimica et Cosmochimica Acta. V. 54. PD. P. 3083–3093.
- Grime J.P. 1979. Plant strategies and vegetation processes. J. Wiley & Sons, Chichester. – 371 p.

- Grime J.P. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects // *Journal of Ecology*. V. 86. P. 902–910.
- Grime. J.P. 2001. Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties / J.P. Grime. – 2nd ed. Rev. ed. of: *Plant strategies and vegetation processes*. 1979. – 419 p.
- Grime, J.P., Hodgson, J.G. 1987. Botanical contributions to contemporary ecological theory // *The New Phytologist*. V. 106. P. 283–295.
- Grime J.P., Thompson K., Hunt R. et al. 1997. Integrated screening validates primary axes of specialization in plants // *Oikos*. V. 79. P. 259–281.
- Grootjans A., Iturraspe R., Fritz C., Moen A., Joosten H. 2014. Mires and mire types of Peninsula Mitre, Tierra del Fuego, Argentina // *Mires and Peat*. V. 14: P. 1–20.
- Iversen J. 1958. The bearing of glacial and interglacial epochs on the formation and extinction of plant taxa // *Uppsala Universitets Arsskrift*. 1958. P. 210–215.
- Iversen J. 1964. Retrogressive vegetational succession in the Postglacial // *Journal of Ecology*. V. 52. P. 65–73.
- Hagenbo A., Hadden D., Clemmensen K.E., Grelle A., Manzoni S., Molder M., Ekblad A., Fransson P. 2019. Carbon use efficiency of mycorrhizal fungal mycelium increases during the growing season but decreases with forest age across a *Pinus sylvestris* chronosequence // *Journal of Ecology*. V. 106, № 5. doi: 10.1111/1365-2745.13209.
- Helle T., Aspi J. 1983: Effects of winter grazing by reindeer on vegetation. // *Oikos*. V. 40. P. 337–343.
- Hendriksen N.B. 1990. Leaf litter selection by detritivore and geophagous earthworms // *Biol Fertil Soils*. V. 10. P. 17–21.
- Heusser C.J. 1982. Palynology of Cushion Bogs of the Cordillera Pelada, Province of Valdivia, Chile // *Quaternary Research*, V. 17. P. 71–92.
- Heusser C.J. 1995. Palaeoecology of a *Donatia/Astelina* cushion bog, Magellanic Moorland – Subantarctic Evergreen Forest transition, southern Tierra del Fuego, Argentina // *Palaeobotany and Palynology*. V. 89. P. 429–440.
- Hilli S., Stark S., Derome J. 2010. Litter decomposition rates in relation to litter stock in boreal coniferous forest along climatic and soil fertility gradients // *Applied Soil Ecology*. V. 46. P. 200–208.

- Hiltbrunner E., Korner C., Meier R., Braun S., Kahmen A. 2019. Data do not support large-scale oligotrophication of terrestrial ecosystems // *Nat. Ecol. Evol.* <https://doi.org/10.1038/s41559-019-0948-5>
- Hobbie S. 1992. Effects of plant species on nutrient cycling // *Trends Res. Ecol. Evolution*. V. 7. P. 336–339.
- Hoffmann W.A., Orthen B., Vargas Do Nascimento P.K. 2003. Comparative fire ecology of tropical savanna and forest trees // *Functional Ecology*. V.17. P. 720–726.
- Hodges T.A., Rapson G.L. 2010. Is *Empodisma minus* the ecosystem engineer of the FBT (fen-bog transition zone) in New Zealand? // *Journal of the Royal Society of New Zealand*. V. 40, No. 3–4, P. 181–207.
- Högberg M.N., Baath E., Nordgren A., Arnebrant K., Högberg P. (2003. Contrasting effects of nitrogen availability on plant carbon supply to mycorrhizal fungi and saprotrophs – a hypothesis based on field observations in boreal forest // *New Phytologist*. V. 160. P. 225–238.
- Högberg M.N., Myrold D.D., Giesler R., Högberg P. 2006. Contrasting patterns of soil N-cycling in model ecosystems of Fennoscandian boreal forests // *Oecologia*. V. 147. P. 96–107.
- James S.W. 2004. Planetary Processes and Their Interactions with Earthworm Distributions and Ecology // *Earthworm ecology* / Edited by C.A. Edwards. – 2nd ed. CRC PRESS. P. 53–62.
- Jassey V.E.J., Chiapusio G., Binet P., Buttler A., Laggoun-Defarge F., Delarue F., Bernard N., Mitchell E.A.D., Toussaint M.L., France A.J., Gilbert D. Above- and belowground linkages in Sphagnum peatland: climate warming affects plant-microbial interactions // *Global Change Biology* (2013). V. 19. P. 811–823
- Janzen D.H. 1985. Natural history of mutualism // *Biology of Mutualism. Ecology and Evolution*. Ed. D H Boucher. Croom. Helm, London, Sydney. P. 40–99.
- Jenny H. 1958. Role of the Plant factor in the Pedogenic functions // *Ecology*. V. 39, No. 1. P. 5–16.
- Jobbagy E.G., Jackson R.B. 2000. The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation // *Ecological Applications*. V. 10(2). P. 423–436.

- Jones C.G., Lawton J.H., Shachak M. 1994. Organisms as ecosystem engineers // *Oikos*. V. 69: P. 373–386.
- Kampichler C., Bruckner A. 2009. The role of microarthropods in terrestrial decomposition: a meta-analysis of 40 years of litterbag studies // *Biol. Rev.* V. 84. P. 375–389.
- Kardol P., De Long J.R., Mariotte P. Soil Biota as Drivers of Plant Community Assembly // *Aboveground–Belowground Community Ecology* / T.Ohgushi, S.Wurst, S.N. Johnson Eds. *Ecological Studies*. V. 234. 2018. P. 293–318.
- Kellman M. 1984. Synergistic relationships between fire and low soil fertility in Neotropical savannas: A hypothesis // *Biotropica*. V. 16. P. 158–160.
- Kleinebecker T., Holzel N., Vogel A. 2007. Gradients of Continentality and Moisture in South Patagonian Ombrotrophic Peatland Vegetation // *Folia Geobotanica*. V. 42. P. 363–382.
- Klinger L.F., Elias S.A., Behan-Pelletier V.M. Williams N.E. 1990. The bog climax hypothesis: fossil arthropod and stratigraphic evidence in peat sections from southeast Alaska, USA. // *Holarct. Ecol.* V. 13: P. 72–80.
- Kuzyakov Y., Horwath W. R., Dorodnikov M., Blagodatskaya E. 2019. Review and synthesis of the effects of elevated atmospheric CO₂ on soil processes: no changes in pools, but increased fluxes and accelerated cycles // *Soil Biol. Biochem.* V. 128. P. 66–78.
- Lalanne A., Bardat J., Lalanne-Amara F., Gautrot T., Ponge J.-F. 2008. Opposite responses of vascular plant and moss communities to changes in humus form, as expressed by the Humus Index // *Journal of Vegetation Science*, Wiley, V. 19 (5). P. 645–652.
- Lagerstrom A., Nilsson M.-C., Wardle D.A. 2013. Decoupled responses of tree and shrub leaf and litter trait values to ecosystem retrogression across an island area gradient // *Plant Soil*. V. 367. P. 183–197.
- Lambers H., John A.R., Gaius R.S., Smith S.E. 2008. Plant nutrient-acquisition strategies change with soil age // *Trends in Ecology and Evolution*. V. 23. P.95–103.
- Lappalainen M., Kukkonen J.V.K., Piirainen S., Sarjala T., Setälä Heikki, Kouvusalo H., Finer L., Lauren A. 2013. Nitrogen release in decomposition of boreal mor and peat as affected by enchytraeid worms // *Boreal Environment Research*. V. 18. P. 181–194.

- Lavelle P. 1983. The structure of earthworm communities. // *Earthworm Ecology: from Darwin to Vermiculture*. Ed. E Satchell. London. Chapman and Hall. P. 449-466.
- Lavelle P. 1997. Faunal Activities and Soil Processes: Adaptive Strategies That Determine Ecosystem Function // *Advances in ecological research*. V. 27. P. 93–132.
- Lavelle P. 2002. Functional domains in soils // *Ecological Research*. V. 17. P. 441-450.
- Lavelle P., Barot S., Blouin M., Decaëns T., Jimenez J.J., Jouquet P. 2007. Earthworms as key actors in self-organized systems // Cuddington C et al (eds) *Ecosystem engineers. Plants to protists*. Academic/Elsevier, Amsterdam. P. 77–106.
- Lavelle P., Lattaud C., Trigo D., Barois I. 1995. Mutualism and biodiversity in soils // *The Significance and Regulation of Soil Biodiversity*, H.P. Collins, G.P. Robertson, and M.J. Klug, Eds. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers. P. 23–33.
- Lavelle P., Spain A., Blouin M., Brown G., Decadns T., Grimaldi M., Jimenez J.J., McKey D., Mathieu J., Velasquez E., Zangerle A. 2016. Ecosystem Engineers in a Self-organized Soil: A Review of Concepts and Future Research Questions // *Soil Science*. V. 181, No. 3/4. P. 91–109
- Leake J.R., Donnelly D.P., Boddy L. 2002. Interactions Between Ectomycorrhizal and Saprotrophic Fungi // *Ecological Studies*, Vol. 157. M.G.A. van der Heijden I.R. Sanders (Eds.). Mycorrhizal Ecology. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. P. 346–372.
- Leake, J.R., Johnson, D., Donnelly, D., Muckle, G.E., Boddy, L., Read, D.J. 2004. Networks of power and influence: the role of mycorrhizal mycelium in controlling plant communities and agroecosystem functioning. // *Can. J. Bot.* V. 82. P. 1016–1045.
- Liebeke M., Strittmatter N., Fearn S., Morgan A. J., Kille P., Fuchser J., Wallis D., Palchykov V., Robertson J., Lahive E., Spurgeon D.J., McPhail D., Takats Z., Bundy J.G. 2015. Unique metabolites protect earthworms against plant polyphenols // *Nat. Commun.* 6:7869 doi: 10.1038/ncomms8869.
- Leigh E.G. 2010. The evolution of mutualism // *J. Evol. Biol.* V. 23. P. 2507–2528.
- Lenton T.M., Dahl T.W., Daines S.J., Mills B.J.W., Ozaki K., Saltzman M.R., Porada Ph. 2016. Earliest land plants created modern levels of atmospheric oxygen // *PNAS*. V. 113. No. 35. P. 9704–9709.

- Leshchinskiy S.V. 2017. Strong evidence for dietary mineral imbalance as the cause of osteodystrophy in Late Glacial woolly mammoths at the Berelyokh site (Northern Yakutia, Russia) // Quaternary International, <http://dx.doi.org/10.1016/j.quaint.2017.02.036>
- Lindahl B.D., Ihrmark K., Boberg J., Trumbore S.E., Hogberg P., Stenlid J., Finlay R.D. 2007. Spatial separation of litter decomposition and mycorrhizal nitrogen uptake in a boreal forest // New Phytologist. V. 173. P. 611–620.
- Lindahl B.D., Tunlid A. 2015. Ectomycorrhizal fungi – potential organic matter decomposers, yet not saprotrophs // New Phytologist. V. 205. P. 1443–1447.
- Lu M., Hedin L.O. 2019. Global plant–symbiont organization and emergence of biogeochemical cycles resolved by evolution-based trait modelling // Nat. Ecol. Evol. V.3. P. 239–250.
- Luo Y., Su B., Currie W.S., Dukes J.S., Finzi A., Hartwig U., Hungate B., McMurtrie R.E., Oren R., Parton W.J., Pataki D.E., Shaw R.M., Zak D.R., Field C.B. 2004. Progressive Nitrogen Limitation of Ecosystem Responses to Rising Atmospheric Carbon Dioxide // BioScience. V. 54. Is. 8. P. 731–739,
- Maherali H., Oberle B., Stevens P.F., Cornwell W.K., McGlenn D.J. 2016. Mutualism persistence and abandonment during the evolution of the mycorrhizal symbiosis // American Naturalist. V. 188. P. E113–E125.
- Mallik A.U., Biswas S.R., Siegwart-Collier L.C. 2016. Belowground interactions between *Kalmia angustifolia* and *Picea mariana*: roles of competition, root exudates and ectomycorrhizal association // Plant Soil. V. 403. P. 471–483.
- Martin Ph.St., Mallik A.U. 2017. The status of non-vascular plants in trait-based ecosystem function studies // Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics. V. 27. P. 1–8.
- McIntire E.J.B., Fajardo A. 2014. Facilitation as a ubiquitous driver of biodiversity // New Phytologist. V. 201. P. 403–416.
- McLean M.A., Parkinson D. 1997. Changes in structure, organic matter and microbial activity in pine forest soil following the introduction of *Dendrobaena octaedra* (Oligochaeta, Lumbricidae). // Soil Biol Biochem. V. 29. P. 537–540.
- McNickle G.G., Dybzinski R. 2013. Game theory and plant ecology // Ecol Lett. V. 16. P. 545–555.

- Michalet R., Pugnaire F.I.* 2016. Facilitation in communities: underlying mechanisms, community and ecosystem implications // *Functional Ecology*. V. 30. P. 3–9.
- Miles J.* 1985. The pedogenic effect of different species and vegetation types and the implications of succession // *J. Soil Sci.* V. 36. P. 571–589.
- Minayeva T., Bragg O., Cherednichenko O., Couwenberg J., van Duinen G.-J., Giesen W., Grootjans A., Grundling P.-L., Nikolaev V., van der Schaaf S.* 2008. Peatlands and Biodiversity // *Assessment on Peatlands, Biodiversity and Climate Change: Main Report / Global Environment Centre, Wetlands International* <http://istina.msu.ru/collections/1606790/>
- Molina R., Horton T.R.* 2015. Mycorrhiza Specificity: Its Role in the Development and Function of Common Mycelial Networks // *Mycorrhizal Networks*. Ed. by Thomas R. Horton. Dordrecht: Springer. [Ecological Studies no. 224]. P. 1–39.
- Mori K., Bernier N., Kosaki T., Ponge J.-F.* 2009. Tree influence on soil biological activity: What can be inferred from the optical examination of humus profiles? // *European Journal Soil Biology*. V. 45. P. 290–300.
- Morris D.M., Kimmins, J.P., Duckert, D.R.* 1997. The use of soil organic matter as a criterion of the relative sustainability of forest management alternatives: a modelling approach using FORECAST // *Forest Ecology and Management*. V. 94. P. 61–78.
- Müller P.* 1987. Studien über die natürlichen Humusformen und deren Einwirkung auf Vegetation und Boden. – Berlin: Verlag von Julius Springer. – 324 p.
- Müller P.E.* 1884. Studier over Skovjord, som Bidrag til Skovdyrkningens Theori. II. Om Muld og Mor i Egeskove og paa Heder. *Tidsskr. Skovbrug*. V. 7, P. 1–232.
- Nasholm, T., Ekblad, A., Nordin, A., Giesler, R., Hogberg, M., Hogberg, P.* 1998. Boreal forest plants take up organic nitrogen // *Nature*. V. 392. P. 914–916.
- Nelsen M.P., DiMichele W.A., Peters S.E., Boyce C.K.* 2015. Delayed fungal evolution did not cause the Paleozoic peak in coal production www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1517943113
- Niklasson M., Granstrom A.* 2004. Fire in Sweden – History, Research, Prescribed Burning and Forest Certification // *International Forest Fire News*

- (IFFN) No. 30 (January -June 2004, 80–83).
<http://gfmconline/programmes/natcon/swedfires.pdf>
- Nilsson L.O., Wallander H.* 2003. Production of external mycelium by ectomycorrhizal fungi in a norway spruce forest was reduced in response to nitrogen fertilization // *New Phytologist*. V. 158. P. 409–416.
- Northup R, Dahlgren R, McColl J.* 1998. Polyphenols as regulators of plant-litter-soil interactions in northern California's pygmy forest: A positive feedback? // *Biogeochemistry*. V. 42: P. 189–220.
- Novaes E., Kirst M., Chiang V., Sederoff H.W., Sederoff R.* 2010. Lignin and Biomass: A Negative Correlation for Wood Formation and Lignin Content in Trees // *Plant Physiol*. Vol. 154. P. 555–564.
- Novoplansky A.* 2009. Picking battles wisely: Plant behaviour under competition // *Plant, Cell Environ*. V. 32. P. 726–741.
- Odling-Smee F.J., Laland K.N., Feldman M.W.* 2003. Niche Construction. The Neglected Process in Evolution. Princeton University Press. – 473 pp.
- Ordoñez J.C., van Bodegom P.M., Witte J.-P.M., Wright I.J., Reich P.B., Aerts R.* 2009. A global study of relationships betw. leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility // *Global Ecol. Biogeogr*. V. 18. P. 137–149.
- Osnas J.L.D., Lichstein J.W., Reich P.B., Pacala S.W.* 2013. Global leaf trait relationships: mass, area, and the leaf economics spectrum // *Science*. V. 340. P. 741–744.
- Paine R.T.* 1969. A note on trophic complexity and community stability // *American Naturalist*. V. 103. Is. 1929. P. 91–93.
- Park G.N.* 1970. Concepts In Vegetation/Soil System Dynamics. I. Stability, Climax, Maturity and Steady-State // *Tuatara*. V. 18. Is. 3. P. 132–145.
- Park G.N.* 1972. Concepts in Vegetation/Soil System Dynamics. – II. Post Steady-State // *Tuatara*: V. 19. Is. 3. P. 106–129.
- Pastor J., Dewey B., Naiman R.J., McInnes P.F., Cohen Y.* 1993. Moose Browsing and Soil Fertility in the Boreal Forests of Isle Royale National Park // *Ecology*, Vol. 74, No. 2. P. 467–480.
- Patoine G., Thakur M.P., Friese J., Nock C., Eisenhauer N.* 2017. Plant litter functional diversity effects on litter mass loss depend on the macro-detrivore community // *Pedobiologia*. V. 65. P. 29–42.
- Peltzer D.A., Wardle D.A., Allison V.J., Baisden W.T., Bardgett R.D., Chadwick O.A., Condon L.M., Parfitt R.L., Porder S., Richardson S.J., Tilner B.L., Vi-*

- tousek P.M., Walker J., Walker L.R.* 2010. Understanding ecosystem retrogression // *Ecological Monographs*. V. 80(4). P. 509–529.
- Perel T.S., Karpachevsky L.O., Fegorova S.V.* 1971. The role of Tipilidae (Diptera) larvae in decomposition of forest leaf-litter // *Pedobiologia*. B. 11. No 1. P. 66–70.
- Persson H.A.* 1983. The status and function of fine roots in boreal forests // *Plant and Soil*. Vol.71. P.87–101.
- Persson I.-L., Danell K., Bergstrom R.* 2000: Disturbance by large herbivores in boreal forests with special reference to moose. // *Ann. Zool. Fennici*. V. 37: P. 251–263.
- Phillips J.D.* 2009. Soils as extended composite phenotypes // *Geoderma*. V. 149. P. 143–151.
- Phillips R.P., Brzostek E., Midgley M.G.* 2013. The mycorrhizal-associated nutrient economy: a new framework for predicting carbon-nutrient couplings in temperate forests // *New Phytologist*. V. 199: P. 41–51.
- Ponge J.-F.* 2003. Humus forms in terrestrial ecosystems: a framework to biodiversity // *Soil Biology & Biochemistry*. V. 35. P. 935–945.
- Ponge J.-F., Andre J., Zackrisson O., Bernier N., Nilsson M.C., Gallet C.* 1998. The forest regeneration puzzle // *BioScience*. V. 48. P. 523–530.
- Ponge J.-F., Patzel N., Delhaye L., E. Levieux D.C., Beros P., Wittebroodt R.* 1999. Interactions between earthworms, litter and trees in an old-growth beech forest *Biol Fertil Soils*. V. 29. P. 360–370.
- Ponge J.-F., Zanella A., Sartori G., Jabiol B.* 2010. Terrestrial humus forms: ecological relevance and classification. <hal-00521337>
- Potila H.* 2008. Mycorrhizal fungi and nitrogen dynamics in drained peatland. Academic dissertation in environmental ecology. Finland. Lahti. – 26 p.
- Prescott C.E., Maynard D.G., Laiho R.* 2000. Humus in northern forests: friend or foe? // *Forest Ecology and Management*. V. 133(1–2). P. 23–36.
- Prescott C.E.* 2005. Do rates of litter decomposition tell us anything we really need to know? // *Forest Ecology and Management*. V. 220. P. 66–74.
- Prescott C.E.* 2010. Litter decomposition: what controls it and how can we alter it to sequester more carbon in forest soils? // *Biogeochemistry*. V. 101. P. 133–149.

- Promis A., Allen R.B.* 2017. Tree seedlings respond to both light and soil nutrients in a Patagonian evergreen-deciduous fores. // PLoS ONE 12(11): e0188686. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0188686>
- Rantalainen M.-L., Fritze H., Haimi J., Kiikkila O., Pennanen T., Setälä H.* 2004. Do enchytraeid worms and habitat corridors facilitate the colonisation of habitat patches by soil microbes? // Biol Fertil Soils. V. 39. P. 200–208.
- Räty M., Huhta V.* 2004. Earthworm communities in birch stands with different origin in central Finland // Pedobiologia. V. 48. P. 283–291.
- Read D.J.* 1991. Mycorrhizas in ecosystems. // Experientia. V. 47. P. 376–391.
- Read D.J.* 2001. Mycorrhiza // Encyclopedia of Life Sciences, John Wiley & Sons, Ltd. New York, USA.
- Read D.J., Leake J.R., Perez-Moreno J.* 2004. Mycorrhizal fungi as drivers of ecosystem processes in heathland and boreal forest biomes // Can. J. Bot. V. 82. P. 1243–1263.
- Read D.J., Perez-Moreno J.* 2003. Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems – a journey towards relevance? // New Phytologist. V. 157. P. 475–492.
- Rebertus A.J., Veblen T.T.* 1993. Structure and tree-fall gap dynamics of old-growth *Nothofagus* forests in Tierra del Fuego, Argentina // Journal of Vegetation Science. V. 4. P. 641–654.
- Reich P.B., Walters M.B., Ellsworth D.S.* 1997. From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning // PNAS USA. V. 94. P. 13730–13734.
- Reich P.B., Oleksyn J.* 2004. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude // PNAS July 27, 101 (30) 11001–11006.
- Reich P.B., Oleksyn J., Modrzyński J., Mrozinski P., Hobbie S.E., Eissenstat D., Chorover J., Chadwick O.A., Hale C.M., Tjoelker M.G.* 2005. Linking litter calcium, earthworms, and soil properties: a common garden test with 14 tree species. // Ecol Lett. V. 8: P. 811–818.
- Reich P.B.* 2014, The world-wide ‘fast-slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto // Journal of Ecology. V. 102. P. 275–301.
- Robinson C.H., Pearce T.G., Ineson P., Dickson D.A., Nys C.* 1992. Earthworm communities of limed coniferous soils: field observations and implications for forest management // For. Ecol. Manage. V. 55. P. 117–134.
- Robinson J.M.* 1990. Lignin, land plants, and fungi: Biological evolution affecting Phanerozoic oxygen balance // Geology. V. 15. P. 607–610.

- Romanya J., Fons J., Sauras-Yera T., Gutierrez E., Vallejo V.R. 2005. Soil-plant relationships and tree distribution in old growth *Nothofagus betuloides* and *Nothofagus pumilio* forests of Tierra del Fuego // *Geoderma*. V. 124(1): P. 169–180.
- Rosling A., Landeweert R., Lindahl B.D., Larsson K.-H., Kuyper T.W., Taylor A.F.S., Finlay R.D. 2003. Vertical distribution of ectomycorrhizal fungal taxa in a podzol soil profile // *New Phytologist*. V. 159. P. 775–783.
- Rossow L.J., Bryant J.P., Kielland K. 1997. Effects of above-ground browsing by mammals on mycorrhizal infection in an early successional taiga ecosystem // *Oecologia*. V. 110. P. 94–98.
- Ruess R.W., Hendrick R.L., Burton A.J., Pregitzer K.S., Sveinbjornsson B., Allen M.F., Maurer G.E. 2003. Coupling fine root dynamics with ecosystem carbon cycling in black spruce forests of interior Alaska // *Ecol. Monogr*. V. 73. P. 643–662.
- Rumpel C., Kogel-Knabner I. 2011. Deep soil organic matter – a key but poorly understood component of terrestrial C cycle // *Plant Soil*. V. 338. P. 143–158.
- Sanders, R.L. 1969. Benthic Marine Diversity and the Stability-Time Hypothesis // *Diversity and Stability in Ecological Systems*. Brookhaven Symposia in Biology No. 22: 71–81: U.S. Atomic Energy Comm.
- Shetler G., Turetsky M.R., Kane E., Kasischke E. 2008. *Sphagnum* mosses limit total carbon consumption during fire in Alaskan black spruce forests // *Can. J. For. Res.* 38: 2328–2336.
- Six J., Bossuyt H., Degryze S., Denef K. 2004. A history of research on the link between (micro)aggregates, soil biota, and soil organic matter dynamics // *Soil & Tillage Research*. V. 79. P. 7–31.
- Scott A.C. 2000. The Pre-Quaternary history of fire // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. V. 164. P. 297–345.
- Schäfer K.V.R., Oren R., Lai C.T., Katul G.G. 2002. Hydrologic balance in an intact temperate forest ecosystem under ambient and elevated atmospheric CO₂ concentration // *Global Change Biology* V. 8. P. 895–911.
- Scheffer M., Carpenter S.R. 2003. Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation // *Trends Ecol. Evol.* V. 18. No.12. P. 648–656.

- Shaw A.J., Carter B.E., Aguero B., da Costa D.P., Crowl A.A. 2019. Range change evolution of peat mosses (*Sphagnum*) within and between climate zones // *Global Change Biology*. V. 25. No. 1. P. 108–120.
- Shurin J.B., Gruner D.S., Hillebrand H. 2006. All wet or dried up? Real differences between aquatic and terrestrial food webs // *Proc. Roy. Soc. L. B.* V. 273. P. 1–9.
- Spies T.A., Franklin J.F., Klopsch M. 1990. Canopy gaps in Douglas-fir forests of the Cascade Mountains // *Can. J. For. Res.* V. 20. P. 649–658.
- Stachowicz J.J. 2012. Niche expansion by positive interactions: realizing the fundamentals. A comment on Rodriguez-Cabal et al. // *Ideas in Ecology and Evolution*. V. 5. P. 42–43, doi:10.4033/iee.2012.5.10.c
- Strullu-Derrien C., Selosse M.-A., Kenrick P., Martin F.M. 2018. The origin and evolution of mycorrhizal symbioses: from palaeomycology to phylogenomics. *New Phytol.* V. 220. P. 1012–1030.
- Schwartz M.W., Hoeksema J.D. 1998. Specialization and resource trade: biological markets as a model of mutualisms // *Ecology*. V. 79. Is. 3. P. 1029–1038.
- Tedersoo L., Brundrett M.C. 2017. Evolution of Ectomycorrhizal Symbiosis in Plants // L. Tedersoo (ed.), *Biogeography of Mycorrhizal Symbiosis, Ecological Studies*. V. 230. P. 407–468.
- Talbot J.M., Bruns T.D., Smith D. P., Branco S., Glassman S.I., Erlandson S., Vilgalys R., Peay K.G. 2013. Independent roles of ectomycorrhizal and saprotrophic communities in soil organic matter decomposition // *Soil Biol. Biochem.* V. 57. P. 282–291.
- Tansley A.G. 1920. The classification of vegetation and the concept of development. // *Journal of Ecology*. V. 8: P. 118–144.
- Tansley A.G. 1935. The Use and Abuse of Vegetational Concepts and Terms // *Ecology*. V. 16. P. 284–307.
- Tansley A.G. 1939. British Ecology During the Past Quarter-Century: The Plant Community and the Ecosystem // *Journal of Ecology*. V. 27, №. 2. P. 513–530.
- Targulian V.O., Krasilnikov P.V. 2007. Soil system and pedogenic processes: Self-organization, time scales, and environmental significance // *Catena*. V. 71(3). P. 373–381.

- Taylor T.N., Osborn J.M.* 1996. The importance of fungi in shaping the paleoecosystem // Review of Palaeobotany and Palynology. V. 90. P. 249–262.
- Tegelaar E.W., Kerp H., Visscher H., Schenck P.A., de Leeuw J.W.* 1991. Bias of the paleobotanical record as a consequence of variations in the chemical composition of higher vascular plant cuticles // Paleobiology. V. 17(2). P. 133–144.
- Terrer C., Vicca S., Hungate B.A., Phillips R.P., Prentice I.C.* 2016. Mycorrhizal association as a primary control of the CO₂ fertilization effect. // Science. V. 353, 6294. P. 72–74.
- Tilman D.* 1982. Resource competition and community structure. Princeton Univ. Press Princeton. – 290 p.
- Tilman D.* 1990. Constraints and tradeoffs: toward a predictive theory of competition and succession // Oikos. V. 58. P. 3–15.
- Tiunov A.V., Hale C.M., Holdsworth A.R., Vsevolodova-Perel T.S.* 2006. Invasion patterns of Lumbricidae into previously earthworm-free areas of northeastern Europe and the western Great Lakes region of North America // Biological Invasions. V: P. 1223–1234.
- Thorley R.M.S., Taylor L.L., Banwart S.A., Leake J.R., Beerling D.J.* 2015. The role of forest trees and their mycorrhizal fungi in carbonate rock weathering and its significance for global carbon cycling // Plant, Cell and Environment. V. 38. P. 1947–1961.
- Trigo D., Lavelle P.* 1992. Changes in respiration rate and some physico-chemical properties of soil during gut transit through *Allolobophora molleri* (Lumbricidae). // Biol. Fert. Soil. V. 15, P. 185–188.
- Ugolini F.C., Mann D.H.* 1979. Biopedological origin of peatlands in South East Alaska // Nature. V. 281. P. 366–368.
- Ulrich B.* 1987. Stability, elasticity, and resilience of terrestrial ecosystems with respect to matter balance // Ecological Studies. V. 61. P. 11–49.
- Valverde-Barrantes O.J., Freschet G.T., Roumet C., Blackwood C.B.* 2017. A worldview of root traits: the influence of ancestry, growth form, climate and mycorrhizal association on the functional trait variation of fine-root tissues in seed plants // New Phytologist. V. 215. P. 1562–1573.
- Van Breemen N.* 1995. How *Sphagnum* bogs down other plants. // Trends Ecol. Evol. V. 10. P. 270–275.

- Van Breemen N, Finzi A.C.* 1998. Plant-soil interactions: ecological aspects and evolutionary implications // *Biogeochemistry*. V. 42. P. 1–19.
- van Breemen N., Lundstrom U.S., Jongmans A.G.* 2000. Do plants drive podzolization via rock-eating mycorrhizal fungi? // *Geoderma*. V. 94. P. 163–171.
- Vandenkoornhuysen P., Quaiser A., Duhamel M., Le Van A., Dufresne A.* 2015. The importance of the microbiome of the plant holobiont // *New Phytologist*. V. 206. P. 1196–1206.
- van der Heijden M.G.A., Martin F.M., Selosse M.-A., Sanders I.R.* 2015. Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future // *New Phytologist*. V. 205. P. 1406–1423.
- van der Putten W.H., Bradford M.A., Brinkman E.P., van de Vooorde T.F.J., (Ciska) Veen G.F.* 2016. Where, when and how plant-soil feedback matters in a changing world // *Funct. Ecol.* V. 30. P. 1109–1121.
- Van Wagner C.E.* 1983. Fire Behaviour in Northern Conifer Forests and Shrublands // *The Role of Fire in Northern Circumpolar Ecosystems*. New York: John Wiley & Sons. P. 65–80.
- Väre H., Ohtonen R., Mikkola K.* 1996. The effect and extent of heavy grazing by reindeer in oligotrophic pine heaths in northeastern Fennoscandia // *Ecography*. V. 19. P. 245–253.
- Vasander H.* 1982. Plant biomass and production in virgin, drained and fertilized sites in a raised bog in southern Finland // *Ann. Bot. Fennici*. V. 19, No 2. P. 103–125.
- Vitousek P.* 1982. Nutrient cycling and nutrient use efficiency // *The American Naturalist*. V. 119. P. 553–572.
- Vivrette N.J.* 1977. Mechanism of invasion and dominance of coastal grassland by *Mesembryanthemum crystallinum* // *Ecological Monographs*. V. 47, No. 3 (Summer, 1977). P. 301–318.
- Vowles T., Bjork R.G.* 2019. Implications of evergreen shrub expansion in the Arctic. // *J Ecol.* V. 107. No. 2. P. 650–655.
- Wagstaff S.J., Clarkson B.R.* 2012. Systematics and ecology of the Australasian genus *Empodisma* (Restionaceae) and description of a new species from peatlands in northern New Zealand. // *PhytoKeys*. V. 13: P. 39–79.
- Walker B.H.* 1992. Biodiversity and Ecological Redundancy // *Conservation Biology*. V. 6. No. 1. P. 18–23.

- Wallace M.W., Hood A.S., Shuster A., Greig A., Planavsky N.J., Reed C.P. 2017. Oxygenation history of the Neoproterozoic to early Phanerozoic and the rise of land plants // *Earth and Planetary Science Letters*. V. 466. P. 12–19.
- Wallander H. 2006. External mycorrhizal mycelia – the importance of quantification in natural ecosystems // *New Phytologist*. V.171. No.2. P. 240–242.
- Wardle D.A., Zackrisson O., Hornberg G., Gallet C. 1997. The Influence of Island Area on Ecosystem Properties // *Science*. V. 277. P. 1296–1299.
- Wardle D.A., Hornberg G., Zackrisson O., Kalela-Brundin M., Coomes D.A. 2003. Long-Term Effects of Wildfire on Ecosystem Properties Across an Island Area Gradient // *Science*. V. 300. P. 972–975.
- Wardle D.A., Bardgett R.D., Walker L.R., Bonner K.I. 2009. Among- and within-species variation in plant litter decomposition in contrasting long-term chronosequences // *Functional Ecology*. V. 23. P. 442–453.
- Waring B.G., Álvarez-Cansino L., Barry K.E., Becklund K.K., Dale S., Gei M.G., Keller A.B., Lopez R., Markesteijn L., Mangan S., Riggs C.E., Rodriguez-Ronderos M.E., Segnitz R.M., Schnitze S.A., Powers J.S. 2015. Pervasive and strong effects of plants on soil chemistry: a meta-analysis of individual plant 'Zinke' effects. *Proc R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 282:1812.
<http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2015.1001>
- Wein R.W., MacLean D.A. (eds.) 1983. *The Role of Fire in Northern Circumpolar Ecosystems*. New York: John Wiley & Sons. – 322 p.
- West R.G. 1980. Pleistocene forest history in East Anglia // *New Phytol.* V. 85: P. 571–622.
- Whinam J., Hope G.S., Adam P., Clarkson B.R., Alspach P.A., Buxton R.P. 2003. Sphagnum peatlands of Australasia: the resource, its utilisation and management // *Wetlands Ecology and Management*. V. 11. P. 37–49.
- Whittaker R.H. 1953: A Consideration of Climax Theory: the Climax as a Population and Pattern // *Ecol. Monogr.* V. 23. P. 41–78.
- Whittaker R.H. 1975. Design and stability of plant communities. In: *Unifying Concepts in Ecology* (Ed. by W.W. van Dobben & R.H. Lowe-McConnell). P. 169–181. Junk, The Hague.
- Wironen M., Moore T.R. 2006. Exotic earthworm invasion increases soil carbon and nitrogen in an old-growth forest in southern Quebec // *Can. J. For. Res.* V. 36. P. 845–854.

- Wright I.J., Reich P.B., Westoby M., Ackerly D.D., Baruch Z., Bongers F., Cavender-Bares J., Chapin T., Cornelissen J.H.C., Diemer M., Flexas J., Garnier E., Groom P.K., Gulias J., Hikosaka K., Lamont B.B., Lee T., Lee W., Lusk C., Midgley J.J., Navas M.-L., Niinemets Ü., Oleksyn J., Osada N., Poorter H., Poot P., Prior L., Pyankov V.I., Roumet C., Thomas S.C., Tjoelker M.G., Veneklaas E.J., Villar R. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. // *Nature*. V. 428. P. 821–827.
- Wright J.P., Jones C.G. 2006. The Concept of Organisms as Ecosystem Engineers Ten Years On: Progress, Limitations, and Challenges // *BioScience*. V. 56. No. 3. P. 203–209.
- Wurst S., Sonnemann I., Zaller J.G. 2018. Soil Macro-Invertebrates: Their Impact on Plants and Associated Aboveground Communities in Temperate Regions // Chapter 8 in: T.Ohgushi, S.Wurst, S.N.Johnson – Eds. Aboveground–Belowground Community Ecology, *Ecological Studies*. V. 234. P. 1–19.
- Wurzburger N., Hendrick R.L. 2009. Plant litter chemistry and mycorrhizal roots promote a nitrogen feedback in a temperate forest // *Journal of Ecology*. doi: 10.1111/j.1365-2745.2009.01487.x
- Wurzburger N., Brookshire E.N.J., McCormack M.L., Lankau R.A. 2017. Mycorrhizal fungi as drivers and modulators of terrestrial ecosystem processes. DOI: 10.1111/nph.14409.
- Yaalon D.H. 1971. Soil forming processes in time and space. In: D.H. Yaalon (Editor), *Paleopedology: Origin, Nature, and Dating of Paleosols*. – Jerusalem: Israel University Press. P. 29–39.
- Yamasaki S.H., Fyles J.W., Egger K.N., Titus B.D. 1998. The effect of *Kalmia angustifolia* on the growth, nutrition, and ectomycorrhizal symbiont community of black spruce // *For Ecol Manag.* V. 105. P. 197–207.
- Yang J., Yang Y., Wu W.-M., Zhao J., Jiang L. 2014. Evidence of Polyethylene Biodegradation by Bacterial Strains from the Guts of Plastic-Eating Waxworms // *Environ. Sci. Technol.* V. 48. P. 13776–13784.
- Zackrisson O. 1977. Influence of forest fires on the North Swedish boreal forest // *Oikos*. V. 29: P. 22–32.
- Zanella A., Jabiol B., Ponge J.-F., Sartori G., De Waal R., et al. 2011. European Humus Forms Reference Base. <hal-00541496v2>

- Zanella A., Ascher-Jenuf J. (Eds.) Humusica 1, 2 and 3 – Natural terrestrial Humus Systems // Special Issue, Appl. Soil Ecol. 2018. V. 122 Parts 1, 2, 3. P. 1–578.
- Zavgorodnyaya Yu.A., Demin V.V., Kurakov A.V. 2002. Biochemical degradation of soil humic acids and fungal melanins // Organic Geochemistry. V. 33. P. 347–355.
- Zhang D., Hui D., Luo Y., Zhou G. 2008. Rates of litter decomposition in terrestrial ecosystems: global patterns and controlling factors // Journal of Plant Ecology, № 1. P 85–93.
- Zilber-Rosenberg I., Rosenberg E. 2008. Role of microorganisms in the evolution of animals and plants: the hologenome theory of evolution // FEMS Microbiology Reviews. V. 32. P. 723–735.
- Zobel M. 1988: Autogenic succession in boreal mires – a review // Folia Geobot. Phytotax., Praha. V.23: P. 417–445.
- Zhu J., Zhu H., Cao Y., Li J., Zhu Q., Yao J., Xu C. 2020. Effect of simulated warming on leaf functional traits of urban greening plants // BMC Plant Biology (2020) 20:139. <https://doi.org/10.1186/s12870-020-02359-7>



«Журавлиная родина»

Михаил Ярославович Войтехов

Mihail-Voytehov@yandex.ru

**О роли эдификаторов как экосистемных инженеров,
управляющих доступностью минерального питания
при развитии разных моделей сукцессий в таёжной зоне**

Издание 2-е, переработанное и дополненное

Компьютерная верстка *Д.С. Кузнецов*

Подписано в печать 11.01.2021

Формат 60x84/16.

Бумага офсетная. Гарнитура «Таймс».

Усл. печ. л. 21,5. Тираж 500. Заказ 17

Отпечатано в типографии Белый Ветер