

УДК 630*182.22

ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРИНЦИПЫ УСТОЙЧИВОСТИ ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ

В. Г. Стороженко

Институт лесоведения РАН

143030, п/о Успенское, Московская обл., ул. Советская, 21

E-mail: lesoved@mail.ru

Поступила в редакцию 23.01.2020 г.

В статье обсуждается проблема устойчивости лесных сообществ. Изучены структуры коренных девственных разновозрастных лесов еловых формаций подзоны южной тайги, расположенных в заповеднике «Кологривский лес» (Костромская обл.). В древостоях трех биогеоценозов различны параметры динамических характеристик – демутационных, дигрессивных и близких к климаксовым. В наиболее производительных типах леса заложены пробные площади, на которых определяли возрастные, горизонтальные структуры древостоев с разделением на возрастные поколения и мозаики возрастных поколений, количество и объемы древесного опада по стадиям разложения валежных стволов, параметры естественного возобновления основной и сопутствующих пород, величину пораженности деревьев и древостоев дереворазрушающими грибами биотрофного комплекса, состав и структуру видов грибов био- и ксилотрофного комплексов. Все изученные биогеоценозы имеют разновозрастное строение, но различное соотношение объемов деревьев в возрастных поколениях. На площади биогеоценозов выделяются мозаики различного размера, относящиеся к разным возрастным поколениям возрастного ряда древостоев. Определено количество подроста ели и других пород по грациям высоты и возраста, характерного для ельников подзоны южной тайги в сравнении с подзоной северной тайги. Рассмотрены величины пораженности древостоев гнилевыми фаунами, вызванными дереворазрушающими грибами биотрофного комплекса. Определен видовой состав дереворазрушающих грибов, относящихся к различным типам питания. Все изученные показатели структур коренных ельников южной тайги являются необходимыми в формировании устойчивости лесных сообществ лесов не только еловых, но и других породных формаций.

Ключевые слова: *устойчивость лесов, еловые формации, возрастные структуры, мозаичность, подрост ели, гнилевые фауны.*

DOI: 10.15372/SJFS202004010

ВВЕДЕНИЕ

Количественные и качественные признаки устойчивости в биологических, в том числе лесных, сообществах формируются в эволюционном пространстве развития биоты. Эта известная парадигма согласуется с высказыванием В. В. Докучаева (1889, с. 20) о «генетической вековечной и всегда закономерной связи, какая существует между силами, телами и явлениями». Эволюционно развивающиеся лесные экосистемы, состоящие из видов растений, сформированных в сообщества в процессе филогенетического развития, имеют такие же «генетические,

вековечные, закономерные» связи. Мы называем эти связи «генетической памятью».

Мы полагаем, что лесоведение, особенно лесоводство, должны в своих научных и производственных направлениях при создании и формировании устойчивых лесов руководствоваться выработанными эволюцией закономерностями развития лесных сообществ. В противном случае возникают огромные риски массовых поражений лесов от био-, антропо- и техногенных, а также других негативных для природных экосистем воздействий. На заре лесоведения как науки о закономерностях развития лесных сообществ российские и зарубежные ученые отдавали себе

в этом отчет (Ивашкевич, 1929; Clements, 1936; Selleck, 1960; Сукачев, 1964; Морозов, 1970; Побединский, 1988 и др.). Г. Ф. Морозов (1970, с. 317), например, говорил: «...тем сообщество лесное будет устойчивее, чем оно в большей мере использует всю географическую обстановку, то есть климат и почву, ... чем больше точек соприкосновения между членами одного сообщества, чем разнообразнее их взаимное отношение, тем устойчивее такое сообщество, тем более обеспечено возобновление такого леса и тем легче он залечивает раны, причиняемые или человеком, или разными стихийными бедствиями, например пожарами или нападением насекомых, ... тем сообщество будет более устойчиво».

Руководствуясь вышеизложенными положениями, можно утверждать, что коренные девственные леса, не затронутые антропогенными воздействиями, являются незаменимым полигоном для исследований закономерностей эволюционной динамики лесных сообществ. Наиболее приемлемыми для этих исследований являются леса еловых формаций, в наименьшей степени подверженные абиотическим воздействиям, например пожарам.

Задачи исследований:

- изучить возрастную структуру древостоев коренных разновозрастных ельников в числовом и объемном выражении;

- рассмотреть показатели мозаичности распределения по площади лесных сообществ деревьев, относящихся к разным возрастным поколениям;

- изучить породный состав и количество естественного возобновления коренных и сопутствующих пород разного возраста, обеспечивающих формирование устойчивой разновозрастной структуры еловых древостоев;

- определить количественные и качественные характеристики древесного опада;

- определить характеристики гнилевого поражения древостоев дереворазрушающими грибами биотрофного комплекса;

- изучить видовой состав дереворазрушающих грибов био- и ксилотрофного комплексов, поражающих живые деревья и разлагающих древесный опад.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследовали еловые древостои заповедника «Кологривский лес», расположенного в подзоне южной тайги в Костромской обл. (58°96′ с. ш.; 43°83′52″ в. д.). В наиболее производительных

типах леса отобрали три биогеоценоза с разными динамическими показателями, в которых заложили постоянные пробные площади (ПП). Биогеоценозу, находящемуся в фазе, близкой к климаксу, соответствует ПП 1, фазе дигрессии – ПП 2, фазе демутации – ПП 3 (Дыренков, 1984). Проведены следующие виды работы: лесоводственные описания (состав, тип леса, полнота, бонитет, фаза динамики и запас), нумерация деревьев, сплошное бурение стволов у шейки корня возрастным буром Пресслера, определение возраста деревьев и присутствия гнилей с измерением их диаметра, типа и стадии развития, картирование расположения деревьев на плане пробы по квадратам 10 × 10 м, подсчет естественного возобновления всех пород по грациям высоты с последующим определением их возраста, изучение видового состава дереворазрушающих грибов био- и ксилотрофного комплексов совместно с В. М. Котковой (БИН РАН), учет древесного опада по стадиям разложения (Стороженко, 2007; Стороженко и др., 2018), измерение линейных параметров стволов валежа, картирование его на площади пробы с последующим определением объемных показателей стволов с переводом на 1 га. Проведенные исследования позволили представить основные параметры структурного строения коренных устойчивых ельников эволюционного формирования подзоны южной тайги.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Возрастные структуры. Рассмотрены возрастные структуры древостоев коренных ельников, составляющие основной объем биомассы лесного биогеоценоза, на примере которых определяются основные параметры устойчивого лесного сообщества. Массивы коренных девственных лесов сложены биогеоценозами различных динамических показателей, находящимися на разных стадиях сукцессионной динамики: в фазе климакса, дигрессии, демутации и переходных между ними (Дыренков, 1984). Из общего массива коренных древостоев таежной зоны, в которых заложено в разные годы более 300 ПП, отобрано 3 биогеоценоза разных фаз динамики (табл. 1).

Распределение объемов деревьев по возрастным поколениям показало, что древостой ПП 1 ближе остальных находится к фазе климакса. На это указывают близкие показатели объемов деревьев в возрастных поколениях средней и старшей групп. Некоторые исследователи, од-

Таблица 1. Возрастные структуры коренных разновозрастных ельников различных динамических характеристик заповедника «Кологривский лес»

Характеристика древостоя: состав, тип леса, полнота, бонитет, ФД	Запас древостоя, м³/га	Доля деревьев в возрастных поколениях, % от запаса						
		До 40	41–80	81–120	121–160	161–200	201–240	241–280
8Е2Б + Пх; черн-кисл; 0.8; I; Кл	304.5	Подрост	0.1	25.8	20.4	25.0	22.8	5.0
10Е + Б, Пх; кисл-пап; 0.7; I; Дг	365.3		3.0	8.0	18.0	12.0	43.0	16.0
8Е1Б1Лп + Пх; черн-кисл; 0.7; I; Дм	461.2		22.0	56.6	10.7	0.7	10.0	–

Примечание. ФД – фаза динамики: Кл – климакс; Дг – дигрессия; Дм – демутация; типы леса: черн-кисл – чернично-кисличный; кисл-пап – кислично-папоротниковый; Е – ель *Picea A. Dietr.*; Б – береза *Betula L.*; Пх – пихта *Abies Mill.*; Лп – липа *Tilia L.*

нако, полагают, что фаза, близкая к климаксу, характеризуется одним эксцессом объемов стволов деревьев, приуроченным к возрастному поколению середины возрастного ряда ельников (180–160 лет) с нисходящими значениями в область более молодых и более старых поколений (Гусев, 1964). Предложенная нами версия, вероятно, более адекватно описывает движение объемов деревьев по возрастной шкале с сохранением их равномерности в возрастных поколениях.

Древостой ПП 2, имея большие суммарные объемы деревьев в первых двух старших поколениях, относится к фазе дигрессии. Тем не менее биогеоценоз имеет абсолютно разновозрастное строение с определенным числом деревьев во всех возрастных поколениях. В скором времени старшие по возрасту поколения будут распадаться, но в перспективе от 40 до 60 лет биогеоценоз снова войдет в фазу дигрессии и будет находиться в ней довольно долгий период, пока не сформируются объемы деревьев в поколениях младшего возраста. При таком распределении объемов деревьев можно представить и его вертикальное строение: первый ярус составляют деревья старшего возраста, второй и третий – остальные деревья, а с учетом подростка древостой сложен четырьмя ярусами.

Древостой ПП 3 имеет явные демутационные характеристики, при которых 78.6 % запаса древостоя вместе с подростом сосредоточено в последних трех поколениях – до 120 лет. Возрастной ряд с таким распределением объемов деревьев в возрастных поколениях также можно характеризовать как абсолютно разновозрастной, если принимать во внимание присутствие деревьев во всех возрастных поколениях, или относительно разновозрастной, если принимать во внимание большие объемы запасов деревьев,

сосредоточенные в молодых поколениях. Учитывая такие особенности структуры древостоя, можно предположить, что в динамике развития биогеоценоза в недалеком прошлом произошел довольно большой по объему вывал деревьев, что и отмечено ниже.

Из более чем 300 биогеоценозов, изученных в коренных разновозрастных девственных лесах таежной зоны по описанной методике, не было ни одного с похожими структурными характеристиками. Многообразие их уникально. Как известно, на этой парадигме основаны методы генетического анализа видовой идентификации растительных объектов. Можно предположить, что применение этих методов даст интересные результаты и для определения генетической однородности деревьев, биогеоценозов, массивов коренных девственных разновозрастных устойчивых лесов.

Мозаичность. Одним из важнейших условий, характеризующих качество устойчивости лесов, является мозаичное размещение по площади лесного сообщества деревьев, относящихся к определенным возрастным поколениям. Такое размещение определяет куртинное расположение деревьев разных поколений, формирует сложность структуры древостоев по возрастным, горизонтальным, вертикальным параметрам, что связывается с мозаичностью отпада деревьев и с долговременным функционированием самого лесного сообщества. М. А. Проскуряков (1982) такие однородные по возрасту мозаики размещения деревьев определял как «элементарные группы».

Мозаики возрастных поколений как структурные единицы горизонтального строения лесного биогеоценоза имеют два основных параметра измерения – количественный и каче-

Таблица 2. Распределение деревьев в пределах мозаик возрастных поколений древостоя ПП 1 – 8Е2Б + Пх; чернично-кисличный; 0.7; I; климакс

Параметр		Распределение деревьев по возрастным поколениям, лет						Однородность мозаики, доли 1				
		241–280	201–240	161–200	121–160	81–120	41–80	40 и менее	1–0.85	0.84–0.7	0.69–0.5	Менее 0.5
Площадь мозаики	м ²	310	700	680	3050	260	Нет	Подрост	2120	1890	490	500
	%	6.2	14.0	13.6	61.0	5.2	»		42.4	37.8	9.8	10.0
Доля деревьев, % от запаса		5.9	22.8	25.0	20.4	25.8	0.1		–	–	–	Ср. А – 140 лет

Примечание. Нет – мозаика не выделяется; Ср. А – средний возраст деревьев мозаики невыделенного поколения, включая подрост.

ственный. Количественный параметр выражается в площадных характеристиках мозаик (м²), качественный (в долях единицы) – в степени их однородности (чистоте), т. е. в присутствии на площади мозаики деревьев других возрастных поколений. Абсолютно однородные мозаики сложены деревьями только одного возрастного поколения – индекс 1. Группы деревьев с индексом менее 0.5 не выделяются как мозаики определенных поколений, а характеризуются средним возрастом входящих в них деревьев. На плане ПП мозаики возрастных поколений легко ограничиваются.

В табл. 2 приведен пример разделения древостоя ПП 1 на мозаики возрастных поколений – фаза, близкая к климаксу. Сравнивая объемы деревьев в возрастных поколениях табл. 1 и 2, можно видеть расхождения в их показателях. В различных по чистоте (однородности) мозаиках могут присутствовать деревья разных возрастных поколений, что снижает их однородность и общий объем деревьев.

В таежных ельниках средняя площадь мозаик, по нашим данным, составляет ~1000 м² (может быть меньше или значительно больше). Например, после сплошных вывалов в резуль-

тате прошедших ураганов или объединений хвоегрызущими вредителями, такими как сибирский шелкопряд *Dendrolimus sibiricus* Tschetverikov, могут формироваться коренные леса с огромными площадями мозаик одного возрастного поколения, не обладающие в полной мере устойчивостью, тем более лесные культуры регулярных посадок.

Естественное возобновление – один из основных консортов устойчивых лесов, имеющих решающее значение в поддержании смены поколений леса и способности к самовосстановлению на определенной территории. Количество и породный состав его должны соответствовать динамике роста древостоя и стадии его сукцессионного развития (табл. 3).

В разных по структуре еловых биогеоценозах количество подроста будет различным. В древостое ПП 1 определен возраст подроста, характерного для ельников южной тайги (табл. 4).

Для сравнения приводим возраст елового подроста в коренных разновозрастных девственных древостоях северной тайги по тем же грациям высоты и кратность превышения его возраста по отношению к возрасту подроста южной тайги.

Таблица 3. Естественное возобновление ели и сопутствующих пород в еловых биогеоценозах заповедника «Кологривский лес»

Лесоводственная характеристика	Доля возобновления коренной породы по грациям высот (м), % от общего						Количество подроста всех пород на 1 га		
	До 0.5	0.6–1.0	1.1–1.5	1.6–2.0	2.1–2.5	Более 2.5	Е, Пх	Б, Ос	Всего
8Е2Б + Пх; черн-кисл; 0.8; I	72	14	7	5	1	1	15 880	175	16 055
10Е + Лп, Б, Пх; кисл-пап; 0.7; I	68	18	8	3	2	1	4230	205	4435
8Е1Б1Лп + Пх; кисл-черн; 0.7; I	63	17	8	5	1	6	1284	148	1432

Примечание. Тип леса: кисл-черн – кислично-черничный.

Таблица 4. Средние значения возраста подроста в древостое ПП 1

Подзона тайги	Средний возраст подроста ели (лет) по грациям высоты (м) ± ошибка среднего					
	До 0.5	0.6–1.0	1.1–1.5	1.6–2.0	2.1–2.5	2.6 и более
Южная	9 ± 0.7	20 ± 1.0	27 ± 4.4	32 ± 2.3	28 ± 3.8	38 ± 9.0
Северная	22 ± 1.5	32 ± 1.0	38 ± 1.9	50 ± 4.1	57 ± 3.8	74 ± 5.2
Кратность возраста подроста от северной к южной тайге	2.5	1.6	1.4	1.5	2.0	1.9

Из данных табл. 4 видно, что в ельниках южной тайги подрост высотой более 2.5 м составляет последнее 40-летнее поколение возрастной структуры древостоев. Отметим, что подрост той же высоты северных ельников может включать два возрастных поколения.

В южной тайге в биогеоценозах дигрессивных или постдигрессивных фаз динамики, где отмечено большое количество валежа последних стадий разложения (4–5-й стадий), как правило, присутствует и большое количество возобновления ели, произрастающего на разлагающихся стволах валежа большого диаметра. Например, на ПП 1 на валеже ели 5-й стадии разложения диаметром более 80 см насчитали более 500 шт. подроста ели разного возраста. Учет подроста ели, появившегося на разлагающихся стволах валежа, показал, во-первых, что первые всходы появляются на стволах, начиная с 3-й стадии их разложения, во-вторых, в условиях южной тайги и более северных регионов в среднем 80 % всего подроста ели произрастает на валеже и только 20 % – на почве. Такие приоритеты понятны, если учитывать, что при разложении древесины валежных стволов грибами ксилотрофного комплекса выделяются H₂O, CO₂, зольные элементы и энергия, чем создаются более благоприятные условия для прорастания семян и роста всходов ели.

В коренных ельниках в составе подроста и древостоев всегда присутствует примесь лиственных пород. Древесный отпад в условиях южной тайги является приоритетным субстратом для появления и роста естественного возобновления ели.

Древесный отпад является важным и неотъемлемым в структурах коренных разновозрастных, эволюционно сформированных лесов многофункциональным консортом в общей цепи круговорота вещества и энергии, непосредственно участвующим в генезисе лесного сообщества и формировании его устойчивости. Можно перечислить основные функции древесного отпада в жизни коренных лесов:

- с позиций структурного строения лесного биогеоценоза он может быть отнесен к структурам ценотического статуса и трактоваться как мортценоз (Стороженко, 2007);

- принимает непосредственное участие в общем стоке продуктов ксилолиза (CO₂, H₂O и Q) био- и мортмассы в лесных экосистемах;

- является природным эндогенным поставщиком органики, минеральных элементов и воды в структуры лесного сообщества;

- служит трофотопической основой появления и роста значительного количества естественного возобновления коренных пород, особенно в лесах еловых формаций, способствуя сохранению сложной многоярусной разновозрастной структуры древостоев и мозаичности их горизонтальных структур.

Физические параметры древесного отпада в принятых для анализа ельниках приведены в табл. 5.

Здесь не приводятся характеристики стадий разложения валежных стволов ели и их временные датировки в полном объеме, разработанные нами ранее (Стороженко, 2007). Данные табл. 5 наглядно показывают возможность проследить динамику жизни биогеоценозов в ретроспекти-

Таблица 5. Характеристики древесного отпада (валежа) по стадиям разложения в ельниках заповедника «Кологривский лес»

Объем валежа, м ³ /га	Стадии разложения (1–5) – период разложения (3–45 лет), %					Средняя стадия разложения
	1 – до 3 лет	2 – до 15 лет	3 – до 25 лет	4 – до 35 лет	5 – до 40–45 лет	
163.3	9.4	32.7	6.2	18.5	33.2	3.3
204.5	2.0	16.7	11.3	16.8	53.2	4.0
94.8	3.1	35.5	29.0	17.8	14.6	3.1

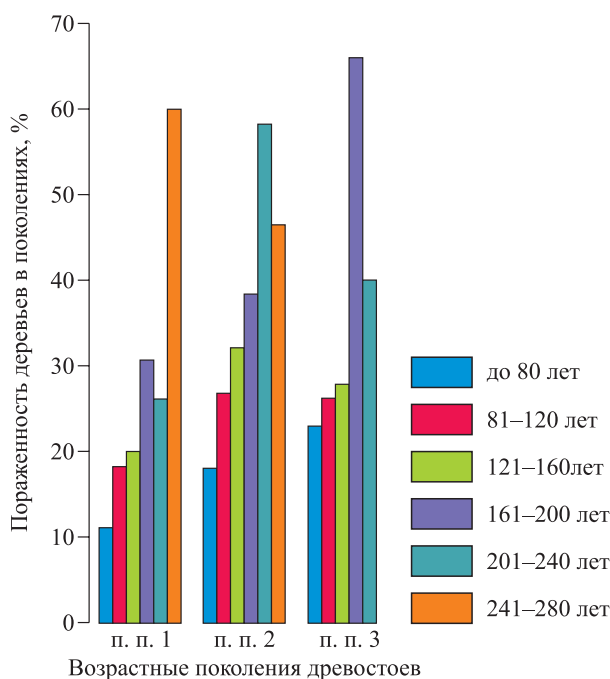
ве до 50 лет. В древостое ПП 1 можно видеть два периода значительных объемов отпада ели – примерно 15 и 40 лет в ретроспективе с незначительными объемами отпада между ними. Для биогеоценозов климаксовых фаз динамики такое распределение древесного отпада по стадиям разложения вполне нормально, но не оптимально. Оптимально распределение с равномерными объемами отпада по стадиям разложения.

Древостой, находящийся в фазе дигрессии, ожидаемо имеет большие общие объемы отпада деревьев из первого поколения возрастного ряда (см. табл. 1), сосредоточенные в основном в ретроспективе до 40 лет. Можно предположить, что именно в период от 200 до 280–300 лет в древостое происходили массовые вывалы старовозрастных деревьев, причем в два периода с промежутком примерно в 20 лет.

Древостой ПП 3 демулационной фазы динамики имеет большие объемы отпада деревьев, образовавшиеся в ретроспективе от 15 до 25 лет. Если суммировать объемы стволов валежа диаметром от 30 до предельных 42 см, то их объем равен 51.7 м³/га, что составляет 54.5 % от общего объема валежа на 1 га такого древостоя. Именно эти объемы валежа, по всей вероятности, составляли первые поколения древостоя ~ 40 лет назад (см. табл. 1).

Рядом находящиеся биогеоценозы будут иметь отличные от представленных выше показатели объемов деревьев в возрастных рядах и древесного отпада, тем более по стадиям разложения. Тем не менее по приведенным примерам можно представить, какое огромное значение имеет древесный отпад в динамике лесных биогеоценозов и формировании структур устойчивых лесов.

Гнилевое поражение древостоев. Дереворазрушающие грибы биотрофного комплекса начинают поражать деревья в древостоях уже с молодого возраста (последние поколения), и к концу поколений предельного возраста (первые поколения) гнилевое поражение может составлять значительную величину. Болезни деревьев, вызванные грибными возбудителями, ослабляют деревья, особенно в первых поколениях предельных возрастов, способствуют снижению механических свойств стволов, являются причиной появления буреломов и ветровалов. В организме лесного биогеоценоза грибное поражение, вызванное дереворазрушающими грибами биотрофного комплекса, рассматривается нами как необходимый в структуре сообщества консорт, предназначенный эволюцией для поддер-



Пораженность деревьев дереворазрушающими грибами биотрофного комплекса в возрастных поколениях древостоев ПП.

жания баланса биомассы в лесном сообществе, т. е. для формирования качества устойчивости леса. В динамике развития коренных девственных разновозрастных лесов, обладающих устойчивостью, дереворазрушающие грибы никогда не образуют очагового поражения, как это часто можно видеть в простых по структуре лесах, в которых часто возникают эпифитотии от корневых и стволовых возбудителей болезней, например от корневой губки *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. в хвойных лесах европейской части России или эпизоотии от сибирского шелкопряда в Сибири.

На рисунке приведены диаграммы, отражающие участие дереворазрушающих грибов биотрофов в поражении деревьев разных возрастных поколений в анализируемых биогеоценозах.

Пораженность гнилевыми фаунами деревьев в возрастных поколениях неуклонно возрастает от последних поколений к первым, сложным наиболее старовозрастными деревьями со сниженным иммунитетом. Такая тенденция прослеживается в коренных биогеоценозах всех обследованных еловых лесов европейской тайги. Связь между этими двумя предикторами очень тесная и трактуется как закономерность: $r = 0.94$ при $m_r = 0.006$ и $t = 156.6$ (Стороженко и др., 2018).

Видовой состав дереворазрушающих грибов. Грибы дереворазрушающего комплекса био- и ксилотрофов выполняют в формировании

устойчивости лесного сообщества важнейшую двуединую функцию. Во-первых, эволюцией на них возложена главная и самая ответственная в структуре гетеротрофных организмов лесного сообщества задача по разложению накапливаемой автотрофами биомассы, во-вторых, опосредованно, но также в контексте общей эволюционной парадигмы по формированию устойчивых структур, задача ослабления деревьев через их поражение и отпад из состава древостоев в объемах, соизмеримых с накоплением биомассы древостоями. При этом скорость разложения древесного отпада дереворазрушающими грибами ксилотрофного комплекса соизмеряется со скоростью его поступления в структуру валежа.

В целом деятельность дереворазрушающего комплекса грибов укладывается в следующую цепь формирования устойчивого лесного сообщества: процессы ослабления деревьев фитоценоза, отмирания их определенной части в структуру текущего древесного отпада, перевода и накопления их в структуры валежа (биотрофы), скорость разложения древесного отпада в согласованном с процессами накопления биомассы временном пространстве, перевод его в консорцию верхних слоев почвы (ксилотрофы),

участие в формировании естественного возобновления коренных и сопутствующих пород составляют единый, сбалансированный с накоплением биомассы автотрофами процесс (механизм) функционирования устойчивого лесного сообщества.

Такое заключение определяется следующими положениями функционирования лесной биоты. Во-первых, генезис коренных устойчивых лесных формаций предполагает непрерывное сохранение баланса биомассы, который поддерживается между консортами авто- и гетеротрофов. Во-вторых, только грибы разных таксономических групп в цепи круговорота вещества и энергии лесного биогеоценоза ответственны за деструкцию живой и отмершей биомассы. Дереворазрушающие грибы более чем на 90 % участвуют в этих процессах (Рипачек, 1967; Соловьев, 1992) и, следовательно, напрямую связаны с формированием баланса биомассы и устойчивости лесного сообщества.

В ельниках заповедника «Кологривский лес» идентифицирован (с участием В. М. Котковой) видовой состав дереворазрушающих грибов биотрофов, поражающих живые деревья, и ксилотрофов, разлагающих древесный отпад (табл. 6).

Таблица 6. Основные виды дереворазрушающих грибов еловых лесов заповедника «Кологривский лес»

Вид	Субстрат
1	2
Антродия извилистая <i>Antrodia sinuosa</i> (Fr.) P. Karst.	Валеж ели
» золотистая <i>Antrodia xantha</i> (Fr.) Ryvarden	Тот же
» рядовая <i>Antrodia serialis</i> (Fr.) Donk	»
» толстая <i>Antrodia crassa</i> (P. Karst.) Ryvarden	»
Бьеркандера опаленная <i>Bjerkandera adusta</i> (Willd.) P. Karst.	Валеж лиственных пород
Вешенка обыкновенная <i>Pleurotus ostreatus</i> (Jacq.) P. Kumm.	Рябина <i>Sorbus</i> L., береза ослабленная и сухостойная
Гетеробазидион мелкопоровый <i>Heterobasidion parviporum</i> Niemelä & Korhonen	Корни ветровальной ели
Глеофиллум заборный <i>Gloeophyllum sepiarium</i> (Wulfen) P. Karst.	Валеж ели
» пахучий <i>Gloeophyllum odoratum</i> (Wulfen) Imazeki	Тот же
Датрония мягкая <i>Datronia mollis</i> (Sommerf.) Donk	Валеж осины <i>Populus</i> L.
Дедалеопсис бугристый <i>Daedaleopsis confragosa</i> (Bolton) J. Schröt.	Валеж березы
Еловая губка <i>Phellinus chrysoloma</i> (Fr.) Donk	Живые деревья и валеж ели
Инонотус заячий <i>Inonotus leporinus</i> (Fr.) P. Karst.	Живые деревья ели
Ишнодерма смолисто-пахучая <i>Ischnoderma benzoinum</i> (Wahlenb.) P. Karst.	Валеж ели
Климакоцистис северный <i>Climacocystis borealis</i> (Fr.) Kotl. & Pouzar	Живые деревья и валеж ели
Кониофора сухая <i>Coniophora arida</i> (Fr.) P. Karst.	Валеж ели
Кортициум розовый <i>Corticium roseum</i> Pers.	Валеж ивы <i>Salix</i> L.
Лейкогирофана мягкая <i>Leucogyrophana mollusca</i> (Fr.) Pouzar	Валеж ели
Опенек северный <i>Armillaria borealis</i> Marxm. & Korhonen	Береза живая и сухостойная

Окончание табл. 6

1	2
Постия серо-белая <i>Polyporus tephroleucus</i> (Fr.) Jülich	Валеж ели
Ригидопорус шафранно-желтый <i>Rigidoporus crocatus</i> (Pat.) Ryvarden	Тот же
Скелетокутис бесформенный <i>Skeletocutis amorpha</i> (Fr.) Kotl. & Pouzar	»
» пахучий <i>Skeletocutis odora</i> (Sacc.) Ginns	»
Стереум слабовойлочный <i>Stereum subtomentosum</i> Pouzar	Валеж березы
Траметес охряный <i>Trametes ochracea</i> (Pers.) Gilb. & Ryvarden	Валеж осины
Трихептум двоякий <i>Trichaptum bifforme</i> (Fr.) Ryvarden	Валеж березы
» еловый <i>Trichaptum abietinum</i> (Dicks.) Ryvarden	Валеж ели
Трутовик березовый <i>Piptoporus betulinus</i> (Bull.) P. Karst.	Валеж березы
» Гартига <i>Phellinus hartigii</i> (Allesch. & Schnabl) Pat.	Пихта живая и ослабленная
» Каяндера <i>Fomitopsis cajanderi</i> (P. Karst.) Kotl. & Pouzar	Ель ослабленная и сухостойная
» ложный <i>Phellinus igniarius</i> (L.) Quel.	Береза и ива живые
» ложный осиновый <i>Phellinus tremulae</i> (Bondartsev) Bondartsev & P. N. Borisov	Осина живая
» настоящий <i>Fomes fomentarius</i> (L.) Fr.	Береза живая и сухостойная
» плоский <i>Ganoderma applanatum</i> (Pers.) Pat.	Валеж березы
» розовый <i>Fomitopsis rosea</i> (Alb. & Schwein.) P. Karst.	Валеж ели
» скошенный <i>Inonotus obliquus</i> (Ach. ex Pers.) Pil.	Береза живая и ослабленная
Феллинус виноградный <i>Phellinus viticola</i> (Schwein.) Donk	Валеж ели
» » <i>Phellinus cinereus</i> (Niemelä) M. Fisch.	Береза живая
» раковинообразный <i>Phellinus conchatus</i> (Pers.) Quéf.	Валеж ивы
» ржавчинно-бурый <i>Phellinus ferrugineofuscus</i> (P. Karst.) Bourd. & Galzin	Валеж ели
» черноограниченный <i>Phellogilus nigrolimitatus</i> (Romell)	Тот же
» » <i>Phellinus punctatus</i> (P. Karst.) Pilát	Ива живая
Флебия дрожаящая <i>Phlebia tremellosa</i> (Schrad.) Nakasone & Burds.	Валеж березы
» радиальная <i>Phlebia centrifuga</i> P. Karst.	Валеж ели
Церрена одноцветная <i>Cerrena unicolor</i> (Bull.) Murrill	Валеж березы
Цистостереум Мюррея <i>Cystostereum murrayi</i> (Berk. & M. A. Curtis) Pouzar	Валеж ели

Приведенный перечень видов далеко не полно отражает видовой состав дереворазрушающих грибов коренных ельников. В биогеоценозах ПП из всего числа определенных дереворазрушающих грибов 52 % ассоциированы с древесиной ели и пихты, остальные виды – с древесиной лиственных пород. Тем не менее основные виды в списке представлены.

Весь состав грибов можно разделить по типу питания в следующих пропорциях: факультативные сапротрофы – 27 % видов, факультативные паразиты – 11 % и облигатные сапротрофы – 62 % видов. Такое представительство видов по типу питания характерно для коренных устойчивых ельников южной тайги Европейской России.

ВЫВОДЫ

Эволюционно формирующиеся леса коренных еловых формаций всегда имеют разновозрастную структуру древесного полога самых

различных динамических показателей, разнообразное мозаичное строение по площадному и однородному составу деревьев разных возрастных поколений. При этом, чем равномернее распределены объемы деревьев в возрастных поколениях, чем меньше площади мозаик деревьев разных возрастных поколений и чем выше их однородность, тем устойчивее эти лесные сообщества. Все они обеспечены естественным возобновлением коренной и сопутствующих пород для формирования последующих возрастных поколений, разновозрастности и устойчивости древостоев.

Древесный отпад как структура ценоотического статуса лесов выполняет важную функцию по формированию основных параметров устойчивости лесных сообществ – разновозрастности, мозаичности, трофотопического субстрата для древостоя и грибного комплекса в деструктивном звене общего баланса биомассы лесов.

Устойчивость лесных сообществ является фундаментальной парадигмой лесоведения как

науки о жизни леса и лесоводства как науки о практических методах формирования лесов. Все вышеизложенное хотелось бы подытожить словами Г. Ф. Морозова (1970, с. 469): «Стремление к созданию и сохранению устойчивости насаждений является верховным принципом лесоводства, наиболее верным путем ведет, прежде всего, к удовлетворению основной задачи – постоянству пользования...». Хотелось бы верить, что не только промышленного, но и экосистемного.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ (REFERENCES)

- Гусев И. Н. Строение и особенности таксации ельников Севера. М.: Лесн. пром-сть, 1964. 76 с. [Gusev I. N. Stroenie i osobennosti taksatsii el'nikov Severa (The structure and specifics of inventory of spruce forests of the North). Moscow: Lesn. prom-st' (Timber Industry), 1964. 76 p. (in Russian)].
- Докучаев В. В. К учению о зонах природы. Горизонтальная и вертикальная почвенные зоны. СПб.: Тип. СПб. Градоначальства, 1889. 28 с. [Dokuchaev V. V. K ucheniyu o zonakh prirody. Gorizontalnaya i vertikalnaya pochvennyye zony (To the doctrine of the laws of nature. Horizontal and vertical soil zones). St. Petersburg: Tip. SPb. Gradonachalstva (Typography of St. Petersburg Mayor), 1889. 28 p. (in Russian)].
- Дыренков С. А. Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1984. 176 с. [Dyrenkov S. A. Struktura i dinamika taezhnykh el'nikov (The structure and dynamics of taiga spruce forests). Leningrad: Nauka. Leningrad Br., 1984. 230 p. (in Russian)].
- Ивашкевич Б. А. Девственный лес, особенности его строения и развития // Лесн. хоз-во и лесн. пром-сть. 1929. № 10. С. 36–44; № 11. С. 40–47; № 12. С. 41–46 [Ivashkevich B. A. Devstvenny les, osobennosti ego stroeniya i razvitiya (Virgin forest, features of its structure and development)] // Lesn. khoz-vo i lesn. prom-st' (Forestry and Timber Industry). 1929. N. 10. P. 36–44; N. 11. P. 40–47; N. 12. P. 41–46 (in Russian)].
- Морозов Г. Ф. Избранные труды. В 2-х т. М.: Лесн. пром-сть, 1970. Т. 1. 559 с. [Morozov G. F. Izbrannyye trudy (Selected Works). In 2 volumes. Moscow: Lesn. prom-st' (Timber Industry), 1970. V. 1. 559 p. (in Russian)].
- Побединский А. В. Сравнительная оценка одновозрастных и разновозрастных древостоев // Лесн. хоз-во. 1988. № 2. С. 40–43 [Pobedinskiy A. V. Sravnitel'naya otsenka odnovozrastnykh i raznovozrastnykh drevostoev (Comparative evaluation of even-age and uneven-age tree stands). Lesnoye khoz-vo (Forestry). 1988. N. 2. P. 40–43 (in Russian)].
- Проскуряков М. А. Закономерности формирования пространственной структуры древостоев темнохвойных горных лесов Тянь-Шаня и Рудного Алтая: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Красноярск, 1982. 44 с. [Proskuryakov M. A. Zakonomernosti formirovaniya prostranstvennoy struktury drevostoev temnokhvoynykh gornyykh lesov Tyan-Shanya i Rudnogo Altaya: avtoref. dis. ... d-ra biol. nauk (Regularities in the formation of the spatial structure of stands of dark coniferous mountain forests of the Tien Shan and Ore Altai: Dr. biol. sci. (DSc) thesis). Krasnoyarsk, 1982. 44 p. (in Russian)].
- Рипачек В. Биология дереворазрушающих грибов. М.: Лесн. пром-сть, 1967. 276 с. [Ripachek V. Biologiya derevorazrushayushchikh gribov (Biology of wood-destroying fungi). Moscow: Lesn. prom-st' (Timber industry), 1967. 276 p. (in Russian)].
- Соловьев В. А. Микогенный ксиллиз, его экологическое и технологическое значение // Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам. М.: Наука, 1992. С. 140–171 [Solov'ev V. A. Mikogenny ksililiz, ego ekologicheskoe i tekhnologicheskoe znachenie (Mycogenic xylolysis, its ecological and technological significance) // Nauchnye osnovy ustoychivosti lesov k derevorazrushayushchim gribam (Scientific foundations of the resistance of forests to wood-destroying fungi). Moscow: Nauka, 1992. P. 140–171 (in Russian)].
- Стороженко В. Г. Устойчивые лесные сообщества. Теория и эксперимент. М.: Гриф и К, 2007. 190 с. [Storozhenko V. G. Ustoychivyye lesnye soobshchestva. Teoriya i eksperiment (Sustainable forest communities. Theory and experiment). Moscow: Grif and K, 2007. 190 p. (in Russian)].
- Стороженко В. Г., Быков А. В., Бухарева О. А., Петров А. В. Устойчивость лесов. Теория и практика биогеоэкологических исследований. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2018. 171 с. [Storozhenko V. G., Bykov A. V., Bukhareva O. A., Petrov A. V. Ustoychivost' lesov. Teoriya i praktika biogeotsenoticheskikh issledovaniy (Sustainability of forests. Theory and practice of biogeocenotic studies). Moscow: Tov-vo nauch. izd. KMK (Partnership Sci. Publ. KMK), 2018. 171 p. (in Russian)].
- Сукачев В. Н. Основы лесной биогеоэкологии. М.: Наука, 1964. 574 с. [Sukachev V. N. Osnovy lesnoy biogeotsenologii (Fundamentals of forest biogeocenology). Moscow: Nauka, 1964. 574 p. (in Russian)].
- Clements F. E. Nature and structure of the climax // J. Ecol. 1936. V. 24. N. 1. P. 252–284.
- Selleck G. W. The climax concept // Bot. Rev. 1960. V. 26. N. 4. P. 535–545.

THE EVOLUTIONARY PRINCIPLES OF SUSTAINABILITY OF FOREST COMMUNITIES

V. G. Storozhenko

*Institute of Forest Science, Russian Academy of Sciences
Sovetskaya str., 21, Uspenskoe, Moscow Oblast, 143030 Russian Federation*

E-mail: lesoved@mail.ru

The article discusses the problem of sustainability of forest communities. The structures of indigenous virgin forests of different ages of spruce formations of the southern taiga subzone located in the nature reserve «Kologrivsky Forest» (Kostroma Oblast) were studied. In the tree stands of three biogeocenoses, dynamic characteristics are different – de-mutational, digressive, and close to climax. In the most productive types of forests, sample plots are laid, on which the age-related, horizontal structures of stands with the division into age-related generations were determined and mosaics of age generations the number and volume of wood mortality at the stages of decomposition of dead trunks, parameters of natural regeneration of the main and associated breeds, the magnitude of the damage to trees and stands by wood-destroying fungi of the biotrophic complex, composition and structure of species of fungi of biotrophic and xylophilic complexes. All studied biogeocenoses have a different age structure, but a different ratio of tree volumes in age generations. On the area of biogeocenoses, mosaics of various sizes are distinguished, which belong to different age generations of the age group of tree stands. The number of undergrowth of spruce and other species was determined by gradations of height and age, characteristic of spruce forests of the southern taiga subzone in comparison with the northern taiga subzone. Values of affliction of stands by rotten faunas caused by tree-destroying fungi of the biotrophic complex are considered. The species composition of wood-destroying fungi belonging to different types of nutrition is determine. All the studied indices of the structures of indigenous spruce forests of the southern taiga are necessary in shaping the quality of sustainability of forest communities not only of spruce forest formations, but also of forests of other species formations.

Keywords: *forest sustainability, spruce formations, age structures, mosaic, undergrowth of spruce, rotten fouts.*

How to cite: *Storozhenko V. G. The evolutionary principles of sustainability of forest communities // Sibirskij Lesnoj Zurnal (Sib. J. For. Sci.). 2020. N. 4. P. 87–96 (in Russian with English abstract and references).*