

Устойчивость лесных экосистем к изменениям климата

А. Г. ДЮКАРЕВ, Н. В. КЛИМОВА, А. Н. НИКИФОРОВ, Н. А. ЧЕРНОВА, С. Г. КОПЫСОВ

*Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН
634055, Томск, просп. Академический, 10/3
E-mail: DAG@imces.ru*

Статья поступила 17.12.2021

После доработки 23.12.2021

Принята к печати 24.12.2021

АННОТАЦИЯ

Многолетние исследования динамики лесных экосистем в разных ландшафтно-геоморфологических условиях показали их пространственную неоднородность, господство лесов, находящихся на разных стадиях восстановления. Отмечена тесная связь с почвообразованием в восстановительных циклах лесной экосистемы: деградация почв в фазу климаксного хвойного древостоя и восстановление в фазу производных лиственных лесов. Отмечено, что продолжительность сукцессии является основным фактором устойчивости лесных экосистем. Время восстановления определяется условиями эдафотоп, биологическими особенностями лесообразующей породы и варьирует от 150 до 600 лет, что превышает длительность региональных (вековых и внутривековых) климатических циклов. В то же время сложное строение гумусового профиля почв свидетельствует об изменении ландшафтных условий, связанных с глобальными изменениями климата в тысячелетних циклах. Антропогенные трансформации выводят экосистему из равновесия, что существенно затягивает ее восстановление или делает его недостижимым.

Ключевые слова: лесные экосистемы, эдафотоп, сукцессия, фитоценоз, продуктивность, почва, гумус, климат, устойчивость.

Современные изменения климата привлекают внимание исследователей из разных областей знания. Неслучайно изучение глобальных изменений природной среды является важнейшей задачей специализирующихся в различных областях знания исследователей: от биологии и экологии до физики и экономики. В “Климатической доктрине Российской Федерации” отмечается: “Ожидаемые изменения климата неизбежно отражаются на жизни людей, состоянии животного и растительного мира во всех регионах”. Изменение климата, с точки зрения научно-технической доктрины РФ, является наиболее значимым фактором, “утрата экосистемных

услуг” (утрата возможности воспроизводства используемых ресурсов) неизбежно вызовет рост рисков жизни и здоровью населения, поставит под угрозу продовольственную безопасность регионов.

С современным потеплением связывают изменение границы леса в высотном и широтном экотонах [Харук и др., 2004; Albert et al., 2015; Kuchler et al., 2015; Wielgolaski et al., 2017; Fibbi et al., 2019]. С лесными экосистемами бореальной зоны, особенно при нарушающих естественные циклы антропогенных нагрузках, не все так очевидно. Это определяется высоким разнообразием лесов и лесорастительных условий, различием

сукцессионных циклов, которые по продолжительности могут перекрывать климатические. На территории таежной зоны Западной Сибири в настоящее время господствуют леса, находящиеся на разной стадии восстановления. Деградация лесов имеет антропогенную природу, связана с обширными пожарами при земледельческом освоении в начале прошлого столетия и высокими лесохозяйственными нагрузками на последующих этапах.

Целью наших исследований является выявление основных закономерностей сукцессионных циклов в лесных экосистемах на разных типах ландшафтно-геоморфологических поверхностей, богатства почв, оценка факторов потенциальной устойчивости к прогнозируемым изменениям климата.

ОБЪЕКТ И МЕТОДЫ

Исследования динамики лесообразовательного процесса проведены на территории южной тайги Западной Сибири, на полигонах, отражающих четыре типа ландшафтно-геоморфологических поверхностей, различающихся составом отложений, богатством почв и условиями увлажнения (рис. 1).

Чулымская наклонная равнина (Кеть-Чулымское междуречье) отличается высоким разнообразием литологического состава почвообразующих пород и неоднородностью почвенного и растительного покрова [Пологова, 1992]. Господствующими типами леса в автономных положениях рельефа являются кедровые мелкотравно-зеленомошные леса, в подчиненных позициях – в различной степени переувлажненные леса и олиготрофные болота, на вырубках – лиственные, чаще березовые молодняки. Почвы подзолистые и слабодерново-подзолистые, характеризуются слабо развитым гумусовым профилем, низким содержанием гумуса.

Васюганская наклонная равнина, сложенная карбонатными отложениями тяжелого гранулометрического состава, характеризуется высокой заболоченностью. Почвенный покров здесь отличается высокой вариабельностью: от дерново-подзолистых и темно-гумусовых органоаккумулятивных почв дренированных местообитаний до различного типа полугидроморфных. Общей чертой почв является сложное строение гумусового профиля, включающего как современные, так и реликтовые горизонты [Дюкарев, 2005; Дю-

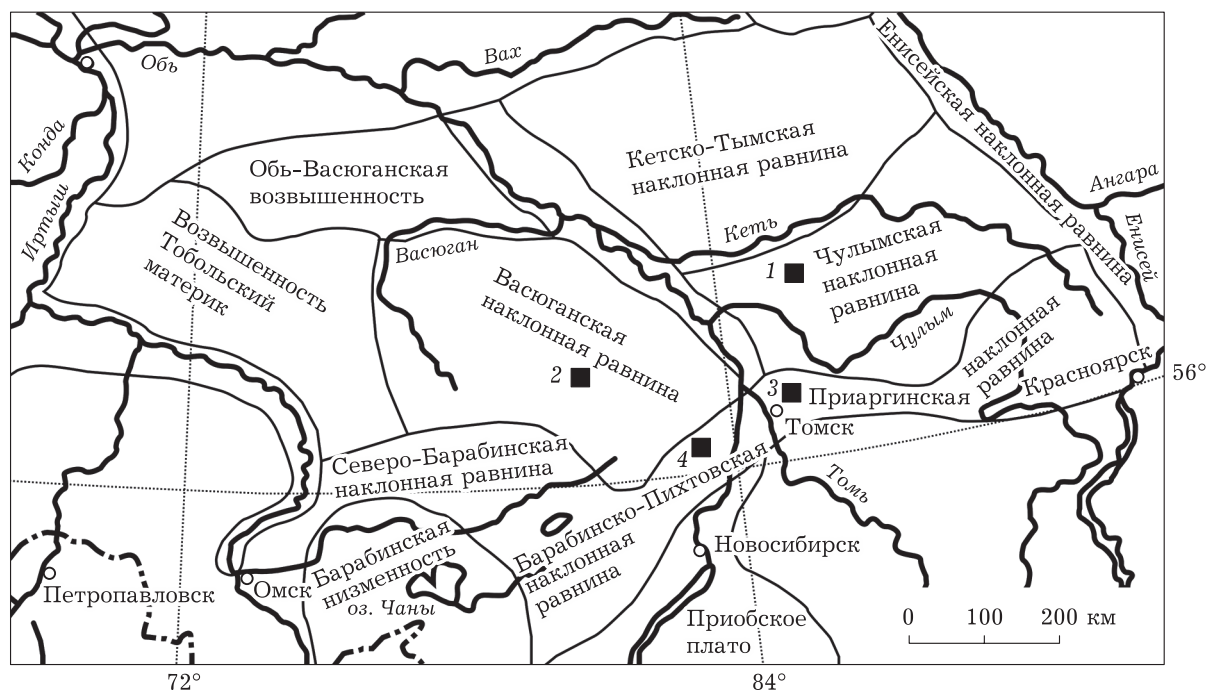


Рис. 1. Объекты исследования на схеме геоморфологического районирования Западной Сибири (по В. Н. Олюнину).

1 - Чулымская наклонная равнина; 2 - Васюганская наклонная равнина; 3 - Приаргинская наклонная равнина; 4 - Барабинско-Пихтовская наклонная равнина

карев, Пологова, 2011]. “Зональными” типами считаются темнохвойные мелкотравные или разнотравные типы леса. Однако в настоящее время господствуют производные, преимущественно осиновые, реже березовые, разнотравные леса. Территория – лесохозяйственного назначения, поэтому коренные пихтовые леса сохранились небольшими фрагментами по берегам рек и на островах среди болот.

Приаргинская наклонная равнина выделяется в районе крутого погружения Алтае-Саянской горной области, отличается высокой дренированностью рельефа. Перепады высот достигают 80 м. Почвы дерново-подзолистые, малопромерзающие, с мощным, до 80 см, элювиальным горизонтом, формируются в условиях интенсивного делювиального выноса продуктов педогенеза по “подошве” плотных тайгинских глин [Дюкарев, 2005]. Несмотря на богатство растительного покрова, делювиальный вынос не способствует накоплению гумуса и формированию гумусового горизонта в элювиальных позициях рельефа. Территория характеризуется высокой антропогенной трансформированностью лесного покрова. Леса достаточно разнообразные с преобладанием на песках сосновых, на суглинистых отложениях – пихтачей, а на слоистых отложениях – кедровников.

Барабинско-Пихтовская наклонная равнина выделяется на исследуемой территории небольшими фрагментами между Васюганской и Приаргинской равнинами. В целом территория является подтаежной с господством лиственных и редкими фрагментами темнохвойных лесов. Поверхность сложена высококовскипающими слабосолонцеватыми суглинками. Почвы серые и темно-гумусовые гидрометаморфизированные, в различной степени осолоделые.

В основу статьи легли материалы многолетних исследований бореальных лесов Западной Сибири, проводимых сотрудниками лаборатории мониторинга лесных экосистем ИМКЭС СО РАН. В процессе их изучения (с 1980 г.) отработана технология комплексного биогеоценотического анализа, включающая сопряженное описание почв и напочвенного покрова в местообитаниях, ранжированных по состоянию древостоя и его положению в восстановительно-возрастном ряду. Иссле-

довательские полигоны и точки закладывались в относительно однотипных по рельефу условиях с учетом фитогенного поля деревьев (приствольная, подкروновая и межкروновая части).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Проведенные исследования выявили существенные различия в функционировании и восстановительной динамике лесных экосистем в различных условиях увлажнения и богатства почв, взаимосвязи почвенного и растительного компонентов, механизмы устойчивости их к изменениям климата.

Кетско-Чулымское междуречье (Чулымская наклонная равнина). На этой территории темнохвойные леса с неодинаковой долей кедр формируются в различных местообитаниях. Кедр сибирский (*Pinus sibirica* Du Tour) доминирует в составе насаждений на всех отложениях, за исключением однородных суглинков, где преобладает пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb.). Структурные изменения кедровых древостоев прослеживаются в том, что с нарастанием увлажнения формируются насаждения разного возраста и состояния, связанные с высокой адаптивностью его к условиям увлажнения. На доминирование кедр в избыточно влажных лесорастительных условиях и формирование разновозрастной структуры кедровых древостоев с участием сосны (*Pinus sylvestris* L.) и березы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.) указывалось многими исследователями [Смолоногов, 1990; Седых, 2009; и др.]. В пожарных рефугиумах – влажных местообитаниях, не повреждаемых пожарами на протяжении многих веков, кедр накапливается в процессе непрерывного естественного возобновления благодаря способности его подроста формировать придаточные корни по мере нарастания моховой (сфагновой) подстилки. Накопление на поверхности органических горизонтов снижает прогреваемость почв до такой степени, что мерзлота под деревом может сохраняться практически до конца лета.

Флористический состав кедровых лесов на территории в целом беден и типичен для лесов кедровой формации подзоны средней тайги [Пологова и др., 2013]. В мелкотравно-зеленомошных лесах основу напочвенного

покрова формируют виды таежного мелкотравья, в основном кислица обыкновенная (*Oxalis acetosella* L.), майник двулистный (*Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt) и линнея северная (*Linnaea borealis* L.), а в моховом покрове преобладает гилокомиум блестящий (*Hylocomium splendens* (Hedw.) Bruch et al.). В кустарничково-зеленомошных и зеленомошных кедрово-елово-пихтовых лесах в моховом покрове содоминируют типичные лесные мезофиты плеврозиум Шребера (*Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt.) и гилокомиум, а более или менее хорошо развитый кустарничковый ярус сформирован черникой (*Vaccinium myrtillus* L.) и брусникой (*Vaccinium vitis-idaea* L.). В полугидроморфных местообитаниях формируются моховые кедровники, в которых примерно равное участие принимают лесные зеленые мхи, лесоболотные мхи (сфагнум Гиргензона (*Sphagnum girgensohnii* Russow), политрихум обыкновенный (*Polytrichum commune* Hedw.) и др.) и болотные сфагнумы (*S. russowii* Warnst., *S. angustifolium* (C.E.O. Jensen ex Russow) C.E.O. Jensen) и др.).

В производных долгомошных березовых лесах, сформировавшихся на месте старых вырубок, идет успешное восстановление темнохвойного компонента древостоя, образующего второй ярус, а основу напочвенного покрова составляет политрихум обыкновенный и, меньше, плеврозиум Шребера. По мере восстановления исходных коренных темнохвойных лесов в напочвенном покрове постепенно увеличивается обилие плеврозиума, сокращается обилие политрихума и формируются близкие по флористическому составу к коренным кустарничково-зеленомошные березняки. В смешанных темнохвойно-мелколиственных мелкотравно-зеленомошных лесах с распадающимся березово-осиновым компонентом древостоев, находящихся на одной из последних стадий восстановительных смен темнохвойно-кедровых лесов, основу напочвенного покрова, как и в коренных лесах, формирует таежное мелкотравье (в основном линнея северная и голокучник трехраздельный (*Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newman)).

Основной фон почвенного покрова – подзолистые, подзолистые поверхностно-глееватые и торфянисто-глеевые почвы. Мозаику почвенного покрова составляют почвы коренных и производных фитоценоtiche-

ских парцелл. В коренных парцеллах древостоя изменчивость почв обусловлена направленностью фитогенного поля эдификатора. В производных межкروновых парцеллах изменчивость почв подчинена закономерности восстановления почвенного профиля после вывала. Ветровалы играют существенную роль в формировании микропестроты почвенного покрова, и ветровальные комплексы разной степени сохранности имеют широкое распространение. Полное восстановление фонового сочетания почв на месте вывала практически недостижимо [Васенев, Таргульян, 1995], так как следы его в виде турбации почвенных горизонтов сохраняются до следующего ветровального цикла (300–500 лет). Следует отметить несогласованность восстановительной динамики почвенного и растительного компонента.

Влияние кедрового древостоя на почву сказывается в первую очередь на составе и мощности подстилки. По мере удаления от ствола происходит ее качественная смена. Возрастает мощность подстилки с заменой опадной на мохово-кустарничковую и сфагновую, запасы увеличиваются в 5–6 раз; отношение углерода к азоту, как показатель снижения качества органического вещества в подстилках, увеличивается (табл. 1). В этом же направлении возрастает и степень гидроморфности подподстилочных элювиальных горизонтов. Элювиально-глееватые горизонты замещаются глеевыми, повышается влажность почв. На месте вывала крупных деревьев возрастает контрастность почв. Наряду с мощным бугром осыпания мелкозема, подстилки с вывернутых корней, формируются микрозападины, которые заселяют сфагновые мхи. Погребенные под сфагновым слоем лишенные органики горизонты приобретают тиксотропные свойства, снижается несущая способность грунтов, что при высокой парусности взрослых древостоев способствует их вывалу.

В целом, естественная динамика кедровых лесов слабодренированных поверхностей носит четко направленный характер. В спелых древостоях вследствие их изреживания и образования на поверхности почв покрова из гидрофильных растений увеличивается общая влажность местообитаний, ухудшается прогреваемость почв. Происходит наложение глеевого процесса на основной, подзолистый.

Т а б л и ц а 1
Органопрофили почв кедрового биогеоценоза

Состав подстилки	Структура подстилки	Запасы подстилки, кг/м ²	C/N	Запасы гумуса в слое 0,5 м, кг/м ²
Приствольные парцеллы				
Опадная	LF + F1 + F2 + FH + АН	6,8–9,7	26,8–30,5	–
Межкروновые (окожные) парцеллы				
Кустарничково-зеленомошная	(L) + F	3,3	26,8 ± 1,3	5,5–8,2
Кустарничково-сфагново-долгомошная	(L) + F1 + FH + АН	9,6	21,3 ± 1,7	7,1–9,7
Чернично-сфагновая	(Lсф) + F1 + F2 + Н	10,0	27,9 ± 1,3	3,9–5,0

В конечном счете, происходят старение лесного биогеоценоза и трансформация продуктивных зеленомошных кедровников в малопродуктивные сфагновые.

Сдерживающим фактором гидроморфной трансформации являются пожары. Выгорание лесных подстилок и смена хвойных пород на лиственные оказывают благоприятное влияние на почву. Березовые леса обладают мелиорирующим действием, обогащают почву зольными элементами, разрыхляют и повышают прогреваемость корнеобитаемой зоны на 3–5 °С. К 4–6-летнему возрасту в средне-таежных березняках уже формируется бурый гумусово-аккумулятивный горизонт [Дюкарев, 2005]. За 30–40 лет с развитием травяного покрова в лиственных лесах содержание гумуса в поверхностных горизонтах почв может увеличиться в 1,5–2 раза.

Таким образом, динамика темнохвойно-кедровых лесов Чулымской равнины имеет многофакторный характер и при продолжительных восстановительных циклах 300–500 лет определяется больше заболачиванием стареющих кедровых биогеоценозов, чем изменением климата с продолжительностью цикла короче сукцессионного – периода восстановления основной лесобразующей породы.

Васюганская равнина занимает особое место в изучении палеоклиматических процессов. Именно здесь в начале прошлого века при изучении “переселенческого ресурса” Сибири исследованы почвы со сложным строением гумусового профиля [Дюкарев, Пологова, 2011]. Формирование их связано с неоднократной, климатически обусловленной сменой растительности. Богатство почвообразующих по-

род, различия в условиях дренированности, наложение разных по интенсивности климатических циклов в голоцене сформировали высокую неоднородность почвенного и растительного покрова, сочетающих как собственные таежные, так и подтаежные элементы.

“Зональными” на территории являются темнохвойные леса с доминированием пихты [Лазинский, Королук, 2015]. Древесный полог в них слагают пихта, кедр и ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.) с участием березы и осины (*Populus tremula* L.). В подросте (до 8000 экз./га) представлены те же виды, преобладает пихта. Подлесок формируют рябина сибирская (*Sorbus sibirica* Hedl.), малина (*Rubus idaeus* L.), смородина колосистая (*Ribes spicatum* E. Robson), черемуха (*Padus avium* Mill.), карагана древовидная (*Caragana arborescens* Lam.) и др. Основу густого (до 70 %) травяного яруса составляют осока большехвостая (*Carex macroura* Meinsh.), вейник притупленный (*Calamagrostis obtusata* Trin.), кислица обыкновенная, звездчатка Бунге (*Stellaria bungeana* Fenzl), хвощ луговой (*Equisetum pratense* Ehrh.) и др. Однако крупные лесные пожары в начале прошлого века и интенсивные антропогенные трансформации нарушили структуру лесного фонда, и в настоящее время более 70 % площади лесов представлено лиственными лесами. Коренные леса сохранились небольшими массивами вдоль рек и на островах среди болот. В травяных лиственных лесах, при сомкнутом древостое из осины и березы пушистой высотой 22–25 м, диаметром 25–35 см, подрост темнохвойных пород очень редкий, что позволяет относить эти сообщества к длительно-произ-

водным. Подлесок хорошо развит (5–25 %), травяной ярус густой (45–95 %). По флористическому составу сообщества – южно-таежные, основу их составляют виды, дифференцирующие южно-таежные леса: карагана древовидная, шиповник иглистый (*Rosa acicularis* Lindl.), рябина, осока большехвостая, вейник притупленный, звездчатка Бунге, значительное участие принимают виды, общие для южно-таежных и подтаежных лесов – черемуха, малина, сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria* L.), костяника (*Rubus saxatilis* L.), медуница мягкая (*Pulmonaria mollis* Wulfen ex Hornem.). Полугидроморфные экотопы с перегнойно-органонакопительными почвами заняты лиственными лесами с признаками начального заболачивания. Древостой в них, как и в автоморфных местообитаниях, состоит из березы и осины. Подрост редкий, пихтовый с участием кедра и ели. Напочвенный покров густой (45–70 %), в нем доминируют более влаголюбивые виды – вейник тростниковидный (*Calamagrostis phragmitoides* Hartm.) с участием осок (*Carex globularis* L., *C. canescens* L., *C. vaginata* Tausch) и трав (*Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Equisetum sylvaticum* L.) и др. Моховой покров (3–30 %) представлен лесоболотными видами (*Plagiomnium ellipticum* (Brid.) T. J. Кор., *Calliergon cordifolium* (Hedw.) Kindb., *Climacium dendroides* (Hedw.) F. Weber & D. Mohr, *Sphagnum girgensohnii*).

Свойства гумусовых профилей тесно связаны с продуктивностью растительных сообществ. Так, в производных лиственных лесах продуктивность травяного яруса составляет 0,30–0,56 кг/м² (рис. 2). К этому количеству следует добавить 0,30–0,35 кг/м² быстро разлагаемой листвы. В зональных темнохвойных лесах продуктивность напочвенного покрова в 6–10 раз ниже, а ежегодный опад редко превышает 0,06–0,07 кг/м². Основу опада составляет хвоя, больше мхов. Формируется травяно-древесная по составу подстилка мощностью до 5 см, массой 1,18–1,64 кг/м². В полугидроморфных условиях ложбин и понижений продуктивность травяного яруса лиственных лесов снижается до 0,23–0,34 кг/м². Состав опада тоже травяно-древесный. Однако здесь, в условиях повышенного поверхностного увлажнения, минерализация опада замедлена, что ведет к формированию более мощных (до 10 см) подстилок массой 1,63–

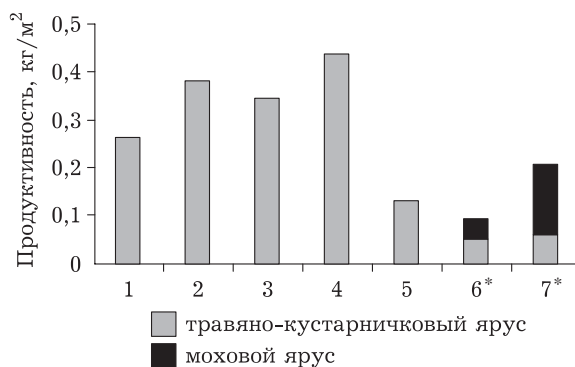


Рис. 2. Продуктивность напочвенного покрова в коренных темнохвойных и производных лиственных лесах юга таежной зоны Западной Сибири.

1–4 – парковые березовые разнотравные леса; 5 – осинный разнотравный лес; 6 – темнохвойный осочково-зеленомошный лес; 7 – темнохвойный хвощево-зеленомошный лес. * – по данным [Храмов, Валуцкий, 1977]

1,83 кг/м², характеризующихся высокой зольностью (до 17 %).

В почвенном покрове господствуют почвы со сложным строением гумусового профиля. Мощность современного гумусово-аккумулятивного горизонта характеризуется широкой вариабельностью и содержанием гумуса. Реликтовая часть выделяется во всех исследованных почвах в нижней части элювиального профиля и варьируется от темно-серого, почти черного, сливающегося по окраске с современным, горизонта до сероватых пятен [Дюкарев, Пологова, 2011]. Отмечается тесная связь растительного и почвенного компонента. К лиственным травяным лесам приурочено формирование органоаккумулятивных почв, к темнохвойным – дерново-подзолистых. Качественный состав гумуса отражает различия в генезисе гумусовых горизонтов и динамику климата в постледниковую эпоху. Современный горизонт дерновых оподзоленных почв формируется в соответствии с климатическими условиями юга таежной зоны и имеет фульватно-гуматный состав гумуса. Отношение $C_{гк}/C_{фк}$ колеблется от 1,1 до 1,6. Остаточно-гумусовые горизонты характеризуются повышенным содержанием гуминовых кислот и самым широким в профиле отношением $C_{гк}/C_{фк}$ (более 2,0). Фитолитные комплексы реликтовых гумусовых горизонтов близки к современному комплексу фитолитов гумусово-гидрометаморфических почв более южных территорий [Климова, Дюкарев, 2018].

Все остальные экотопы занимают промежуточное положение в эволюционном ряду и в соответствии с ним различаются развитием элювиального почвообразования и сохранностью реликтового гумусового горизонта. Следует отметить, что прослеживается связь между сохранностью реликтового гумусового горизонта и стадийностью лесообразовательного процесса. Чем больше растянуты по времени лесовосстановительный процесс и стадия травяных лиственных лесов, тем выше сохранность реликтового гумусового горизонта и больше мощность современного. Это связано с сукцессионной динамикой почвообразования. На стадии коренных темнохвойных лесов под кислыми лесными подстилками идет деградация гумусового горизонта. На восстановительном этапе под травяными березовыми лесами активизируются гумусово-аккумулятивные процессы, идет восстановление гумусового горизонта.

Нами также отмечено в травяных лесах активное проникновение корней в реликтовый горизонт. Следовательно, и здесь отмечается “подновление” и омоложение гумуса, что выявляется и при датировании южно-таежных почв по разным материалам [Гаврилов, 2016]. Возможно, именно поэтому в длительно-производных лесах отмечена большая сохранность как современных, так и реликтовых гумусовых горизонтов. В то же время вторые гумусовые горизонты являются фактором, обеспечивающим стабильность продуктивности фитоценоза и лесной экосистемы в целом при изменении погодных и климатических условий. Суммарное богатство гумусового профиля способно, в некоторой степени, компенсировать недостаток тепла. Поэтому при нарушениях естественных экосистем здесь отмечается внедрение видов, характерных для более южных территорий, что отмечалось и на других территориях [Steenberg et al., 2013]. Видимо, поэтому единичные находки липы (*Tilia cordata* Mill.) на Васюганской равнине не случайны, а могут рассматриваться как реликт предшествующих более теплых эпох, и свидетельствуют о перспективе их более широкого распространения при прогнозируемом потеплении. Исследование фитолитных и спорово-пыльцевых спектров показало, что на всех этапах голоценовой эволюции в растительном покрове Васюган-

ской равнины травяные лиственные леса всегда имели широкое распространение [Бляхарчук, 2000; Гаврилов, 2016; Бляхарчук и др., 2019]. Можно предположить, что именно лесные экосистемы Васюганской равнины имеют наибольший потенциал изменчивости при прогнозируемых изменениях климата, особенно на уровне фитоценоза. Сдерживающим фактором восстановления пихты являются особенности семенного размножения, недостаток семенной базы, развитый травяной напочвенный покров.

Приаргинская наклонная равнина. Исследованный участок расположен на северных отрогах Алтае-Саянской горной области в зоне сопряжения горной и равнинной темнохвойной тайги и отличается от описанных ранее высокой дренированностью. Перепады высот достигают 60–80 м и более. Объектом исследования здесь выбраны пихтовые леса, формирующиеся в простых сукцессионных циклах (пихта – осина – пихта) [Лацинский, Королук, 2015]. Предельный возраст пихты 80–120 лет, осины – 50–60 лет. Почвы территории малопромерзающие, что в сочетании с формирующимся зимой глубоким снежным покровом обеспечивает высокую биологическую активность на поверхности и быструю деструкцию растительного опада. Высокая биологическая активность проявляется и в распространении грибковых заболеваний. Поэтому, в отличие от рассмотренной в лесах Дальнего Востока вывальной структуры [Васенев, Таргульян, 1995], здесь более распространен слом старых деревьев (как пихты, так и осины) без перемешивания и обновления поверхностных горизонтов почв.

Сукцессионная динамика проявляется в смене напочвенного покрова, изменении видового состава с постоянным замещением доминантов [Сукцессии..., 1993]. При этом происходит последовательная трансформация не только в структуре фитоценоза, но и в верхних горизонтах почвенного профиля. Важным в динамике исследуемых лесов являются скоротечность сукцессии, постоянное изменение структуры леса, образование относительно крупных (на месте выпавших деревьев) окон с высокотравьем и их быстрое зарастание с формированием преимущественно осино-вых разнотравных лесов. Быстро протекающие сукцессии являются причиной неоднородно-

сти в лесных экосистемах, проявляющейся на всех ярусах: древостое, подлеске, напочвенном покрове, гумусовом профиле почв.

Коренные леса – пихтовые разнотравные. Под пологом разновозрастного пихтового леса (сомкнутость крон 0,6–0,8, возраст до 80 лет) формируется разреженный разнотравный покров, основу которого образует сныть обыкновенная. Продуктивность травяного яруса невелика (табл. 2). Основу опада составляет хвоя. Гумусовый горизонт (АУ) светло-серый, с невысоким содержанием гумуса (3–4 %) и резким снижением (до 1,5 %) его уже на глубине 20–25 см. Запасы гумуса в 0,5 м слое почв также невысокие (см. табл. 2). Подрост из пихты довольно редкий (до 1000 экз./га) и не обеспечивает удовлетворительного возобновления.

При достижении предельного возраста (80–120 лет – для пихты) начинается локальный распад древостоя. При вывале старых пихт образуются небольшие, в 1–3 дерева, “окна”, в которых формируется густой двухъярусный травяной покров с разреженным крупнотравьем в первом ярусе и страусником обыкновенным (*Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod.) со снытью – во втором. Высокая продуктивность напочвенного покрова в окне обеспечивает поступление на поверхность почв большого количества опада. Однако почти вся эта мортмасса успевает разложиться за год, поскольку в условиях высокой биологической активности, что отмечалось и другими авторами [Абакумов и др., 2020], процессы разложения протекают интенсивно и не прекращаются даже в зимний период под мощным снежным покровом, препятствующим промерзанию почв. К тому же активному разложению опада способствует и значительная доля остатков трав в его составе. Быстрая минерализация растительных остатков обеспечива-

ет введение продуктов распада в новый цикл биологического круговорота, что при невысоких общих запасах элементов питания является основой высокой биопродуктивности экосистем. Активизируются и гумусово-аккумулятивные процессы. Запасы гумуса в 0,5 м слое увеличиваются более чем на треть. Накопление подстилок минимально (см. табл. 2).

Уже через несколько (3–5) лет после образования окна начинает зарастать подростом осины и пихты с краев, где меньше густота травяного покрова. Осина растет быстрее и выпадает из древостоя раньше, а пихта выходит в первый ярус. При высоких антропогенных нагрузках восстановительный процесс на стадии разнотравных осинников может затягиваться на несколько поколений осины, что негативно сказывается на экосистеме. Почвы истощаются, продуктивность фитоценоза снижается. Под пологом леса создаются крайне неблагоприятные условия для возобновления пихты.

В условиях, наиболее благоприятных для пихтового возобновления (чаще всего на опушке леса), формируются густые мертвопокровные пихтовые молодняки (сомкнутость крон 0,8–0,9, возраст 20–40 лет). На поверхности почв образуется грубогумусная подстилка из опада хвои, под органометным горизонтом – маломощный гумусово-аккумулятивный горизонт. Несмотря на бедность напочвенного покрова, почвы здесь самые богатые (см. табл. 2). Богатство почв определяется наследием предшествующих восстановительных этапов гумусонакопления на стадии высокотравного окна.

В целом, высокая влагообеспеченность на Приаргинской равнине способствует развитию густого травяного покрова (разнотравье с элементами высокотравья) и высокой биологиче-

Т а б л и ц а 2
Сукцессионная динамика продуктивности, кг/м²

Тип леса	Надземная фитомасса	Подземная фитомасса	Подстилка	Гумус в слое 0,5 м
Пихтовый разнотравный	0,01	0,09	0,30	15,7
Разнотравное окно	0,31	0,12	0,01	21,6
Осиновый разнотравный	0,13	0,21	0,14	10,2
Пихтово-осиновый разнотравный лес	0,21	0,09	0,04	17,3
Пихтовый “молодняк” мертвопокровный	0,00	0,01	0,40	19,3

ской активности почв, определяющей повышенную скорость разложения. Следствием этого является богатство местообитаний даже в условиях кислых глубокоосветленных почв и развитие травяного покрова, сравнимого по фитомассе с напочвенным покровом в лесах богатых местообитаний Васюганской равнины. Оптимальные для лесообразующих видов условия произрастания и более короткий по сравнению с кедром жизненный цикл (осина до 60 лет, пихта 80–120 лет) определяют быстрый оборот поколений в древостое и формирование ярко выраженной мозаичности в структуре лесов, включающей участки с сомкнутым древостоем и разреженным напочвенным покровом и открытые участки с очень густым травяным покровом.

Следует отметить, что из-за высокого антропогенного прессинга современные леса на значительной части территории Приаргинской равнины представлены преимущественно производными осинниками. Коренные пихтовые леса сохранились небольшими массивами на склонах и на охраняемых территориях рядом с поселениями. Густой травяной покров, формирующийся в осинниках, препятствует возобновлению пихты, что позволяет считать эти леса длительно-производными. Восстановление пихты дополнительно осложняется недостаточностью семенной базы при сплошных рубках и биологическими особенностями семенного размножения. Пихте свойственна небольшая дальность разлета семян, а в животном мире нет “распространителей” семян, как у кедра. В то же время семена осины могут распространяться на большие расстояния. Кроме того, осина, особенно в молодом возрасте, способна к вегетативному размножению, что значительно повышает ее выживаемость и агрессивность в освоении новых территорий. Все это ведет к устойчивому закреплению осинников и затягиванию листовенной стадии на неопределенно долгий срок.

Барабинско-Пихтовская наклонная равнина. Характеризуется широким распространением листовенных, преимущественно березовых, разнотравных лесов. В хорошо развитом травостое преобладают сныть и вейник тростниковый (*Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth). Возобновление темнохвойных пород (пихты, ели, реже кедра) встречается только в пло-

ских неглубоких понижениях, где формируются осиновые разнотравные леса. Широко распространены разнотравные луга с редкими березами (*Betula pendula* Roth). В травостое доминируют злаки (коротконожка перистая (*Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv.), вейники тростниковый и наземный (*Calamagrostis arundinacea* и *C. epigeios* (L.) Roth)), менее обильны сныть и осока большехвостая. Территория давно и активно осваивается, поэтому леса можно определять как устойчиво трансформированные подтаежные [Лашинский, Ветлужских, 2009].

Основу почвенного покрова составляют гидрометаморфические, в меньшей степени аккумулятивно-гумусовые и серые почвы. Содержание гумуса варьируется от 10 % в темно-гумусовых почвах до 5–6 % в серых оподзоленных. Мощность гумусового профиля изменяется от собственно дернового до мощного, охватывающего всю зону выщелачивания карбонатов, в темно-гумусовых гидрометаморфизированных. Хорошо выраженные в рельефе ложбины заполнены торфяными отложениями с формированием различного типа перегнойно-глеевых и торфяно-перегнойно-глеевых почв. Богатство почв, обилие неглубоких, поддерживающих высокий уровень почвенно-грунтовых вод, заболоченных понижений обеспечивают стабильно высокую продуктивность фитоценозов (в среднем для разнотравно-злаковых разреженных березняков – 0,3–0,4 кг/м², для разнотравно-высокотравных – 0,5 кг/м²) (см. рис. 1). Густой травостой, плотная дернина, неблагоприятный световой режим затрудняют заселение темнохвойных видов, а иногда делают это, как в условиях современного потепления и антропогенного прессинга, и невозможным. В данном случае может сработать и климатический фактор. Таким образом, устойчивости листовенных лесных экосистем здесь способствуют геохимические особенности ландшафта: богатство почв и почвообразующих пород, насыщенность солями почвенно-грунтовых вод, десуктивно-промывной тип водного режима. Реакция на региональные (внутривековые) изменения климата выражается только динамикой продуктивности и перестройкой структуры фитоценоза с внедрением лесостепных видов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Устойчивость лесных экосистем к изменениям климата связана с высокой неоднородностью их структуры. Каждый компонент или уровень лесной экосистемы имеет характерное время отклика на внешние возмущения. Напочвенный покров – изменением продуктивности реагирует на изменение погодных условий. Для заметных изменений в древесном ярусе требуется более продолжительное воздействие, сопоставимое с восстановительными циклами для основной лесообразующей породы: 100–150 лет для южно-таежных пихтачей, 400–600 лет для кедровников, что значительно превышает региональные (внутривековые и вековые) климатические циклы. Для лесных экосистем богатых местообитаний восстановительная стадия лиственных лесов растягивается по времени на неопределенно долгий срок. Поэтому в таежной зоне, как показывают палеоэкологические исследования [Бляхарчук, 2000; Гаврилов, 2016; Климова, Дюкарев, 2018; Бляхарчук и др., 2019], изменение растительного покрова соответствует палеоклиматическим тысячелетним циклам. Глубина преобразования в лесных экосистемах была столь высока, что отразилось в формировании сложного по строению гумусового профиля. Следует учитывать и то, что выбранные для исследования объекты находятся в термическом оптимуме для таежных экосистем, а гидрологический фактор регулируется высокой заболоченностью территории. В то же время нельзя исключать при прогнозируемом потеплении на фоне интенсивных антропогенных трансформаций возможность внедрения или более широкого распространения представителей южной флоры, появления новых, не свойственных для Сибири, вредителей леса.

Таким образом, леса как целостные экосистемы характеризуются высокой устойчивостью к вековым и внутривековым изменениям климата. В то же время каждый компонент лесной экосистемы отличается своим временем отклика на внешние возмущения. Напочвенный покров способен реагировать на внутривековую цикличность климата изменением структуры и продуктивности. Для изменений древесного яруса требуются климатические циклы, по продолжительности превышающие сукцессионные. В тысячелетних (палеоклиматических) циклах отмечается изме-

нение в структуре древостоев и ландшафта в целом. Сложность вычленения “климатических трансформаций” связана с высоким антропогенным прессингом на лесные экосистемы Сибири, который настолько велик, что многократно перекрывает даже самые смелые прогнозы по изменению климата.

Исследования выполнены по госбюджетному проекту ИМКЭС СО РАН, номер FWRG-2021-0003.

ЛИТЕРАТУРА

- Абакумов Е. В., Лойко С. В., Истигечев Г. И. Почвы черновой тайги Западной Сибири – морфология, агрохимические особенности, микробиота // С.-х. биология. 2020. Т. 55, № 5. С. 1018–1039.
- Бляхарчук Т. А. История растительности юго-востока Западной Сибири в голоцене по данным ботанического и спорово-пыльцевого анализа торфа // Сиб. экол. журн. 2000. Т. 27, № 5. С. 659–668.
- Бляхарчук Т. А., Курьина И. В., Пологова Н. Н. Позднеголоценовая динамика растительного покрова и увлажненности климата юго-восточного сектора Западно-Сибирской равнины по данным палинологического и ризоподного исследований торфяных отложений // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2019. № 45. С. 164–189.
- Васенев И. И., Таргульян В. О. Ветровал в таежном почвообразовании. М.: Наука, 1995. 247 с.
- Гаврилов Д. А. Генезис второго гумусового горизонта почв Васюганской наклонной равнины // Бюл. Почв. ин-та им. В. В. Докучаева. 2016. Вып. 85. С. 3–19.
- Дюкарев А. Г. Ландшафтно-динамические аспекты таежного почвообразования в Западной Сибири. Томск: Изд-во НТЛ, 2005. 284 с.
- Дюкарев А. Г., Пологова Н. Н. Почвы Васюганской равнины со сложным органопрофилем // Почвоведение. 2011. № 5. С. 525–538 [Dyukarev A. G., Pologova N. N. Soils with Complex Organic Profiles on the Vasyugan Plain // Eurasian Soil Science. 2011. Vol. 44, N 5. P. 480–492].
- Климова Н. В., Дюкарев А. Г. Формирование гумусового профиля почв в длительно-производных лесах Васюганской равнины (Западная Сибирь) // Почвы и окружающая среда. 2018. № 1(4). С. 218–230.
- Лацинский Н. Н., Ветлужских Н. В. Леса класса *Brachypodio pinnati* – *Betuletea pendulae* на северном пределе их распространения // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2009. № 3 (7). С. 5–18.
- Лацинский Н. Н., Королук А. Ю. Синтаксономия темнохвойных зональных лесов южной тайги Западно-Сибирской равнины и гумидных низкогорий Алтае-Саянской горной области // Растительность России. 2015. № 26. С. 85–107.
- Пологова Н. Н. Пространственная изменчивость свойств почв в кедровых биогеоценозах южной тайги // Проблемы кедр. 1992. Вып. 5. С. 96–104.
- Пологова Н. Н., Чернова Н. А., Климова Н. В., Дюкарев А. Г. Разнообразие кедровых лесов в связи с условиями местообитаний // Лесоведение. 2013. № 4. С. 32–42.
- Седых В. Н. Лесообразовательный процесс. Новосибирск: Наука, 2009. 164 с.

- Смолоногов Е. П. Эколого-географическая дифференциация и динамика кедровых лесов Урала и Западно-Сибирской равнины. Свердловск, 1990. 258 с.
- Сукцессии и биологический круговорот / А. А. Титлянова и др. Новосибирск: Наука, 1993. 157 с.
- Харук В. И., Им С. Т., Рэнсон К. Дж., Наурзбаев М. М. Динамика лиственницы в экотоне лесотундры // Докл. РАН. 2004. Т. 398, № 3. С. 404–408.
- Храмов А. А., Валуцкий В. И. Лесные и болотные фитоценозы Восточного Васьюганья. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1977. 222 с.
- Albert M., Hansen J., Nagel J., Schmidt M., Spellmann H. Assessing risks and uncertainties in forest dynamics under different management scenarios and climate change // *Forest Ecosystems*. 2015. Vol. 2, N 14. 21 p.
- Fibbi L., Moriondo M., Chiesi M., Bindi M., Maselli F. Impacts of climate change on the gross primary production of Italian forests // *Ann. Forest Sci.* 2019. Vol. 76, N 59. 13 p.
- Kuchler M., Kuchler H., Bedolla A., Wohlgemuth T. Response of Swiss forests to management and climate change in the last 60 years // *Ann. Forest Sci.* 2015. Vol. 72. P. 311–320.
- Steenberg J. W. N., Duinker P. N., Bush P. G. Modelling the effects of climate change and timber harvest on the forest of central Nova Scotia // *Can. Ann. Forest Sci.* 2013. Vol. 70. P. 61–73.
- Wielgolaski F. E., Hofgaard A. E., Holtmeier F. K. Sensitivity to environmental change of the treeline ecotone and its associated biodiversity in European mountains // *Climate Research*. 2017. N 73. P. 151–166.

Resilience of forest ecosystems to climate change

A. G. DYUKAREV, N. V. KLIMOVA, A. N. NIKIFOROV, N. A. CHERNOVA, S. G. KOPYSOV

*Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems SB RAS
634055, Tomsk, Akademichesky av., 10/3
E-mail: DAG@imces.ru*

Long-term studies of the dynamics of forest ecosystems in different landscape-geomorphological conditions have shown their spatial heterogeneity, the dominance of forests at different stages of restoration. A close relationship with soil formation in the restoration cycles of the forest ecosystem is noted: soil degradation in the phase of climax coniferous forest and restoration in the phase of derivative deciduous forests. It was found that the duration of the succession is the main factor in the sustainability of forest ecosystems. The recovery time is determined by the conditions of the edaphotop, the biological characteristics of the forest-forming species and varies from 150–600 years, which exceeds the duration of regional (secular and intra-secular) climatic cycles. At the same time, the complex structure of the humus profile of soils indicates a change in landscape conditions associated with global climate changes in millennial cycles. Anthropogenic transformations shift the ecosystem out of balance, which significantly delays its restoration or makes it unattainable.

Key words: forest ecosystems, edaphotop, succession, phytocenosis, productivity, soil, humus, climate, stability.