

УДК 58.02: 630*182.21

ОСНОВНЫЕ ТРЕНДЫ ДИНАМИКИ БИОРАЗНООБРАЗИЯ ПОСЛЕ ПРИРОДНЫХ И АНТРОПОГЕННЫХ «КАТАСТРОФ» В ЕЛЬНИКАХ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ*

Н.Г. Уланова

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва

Рассмотрены основные тенденции изменения видового богатства фитоценозов после катастрофических природных (массовые поражения насекомыми, ветровалы) и антропогенных (сплошная вырубка) нарушений. Основным определяющим фактором видового богатства является интенсивность нарушения фитоценозов после катастроф. Показана динамика структурного разнообразия видового богатства на ряде примеров нарушений. Проанализирована восстановительная динамика фитоценозов после катастрофических нарушений. Исследования ельников после гибели древостоев ели выявило увеличение видового богатства фитоценозов. Сплошная вырубка леса приводит к формированию луговых сообществ с резким увеличением видового и структурного разнообразия фитоценозов.

Ключевые слова: *видовое разнообразие, ельники, ветровалы, вырубка леса, очаги усыхания ели, динамика растительности, сукцессии.*

DOI: 10.26456/vtbio20

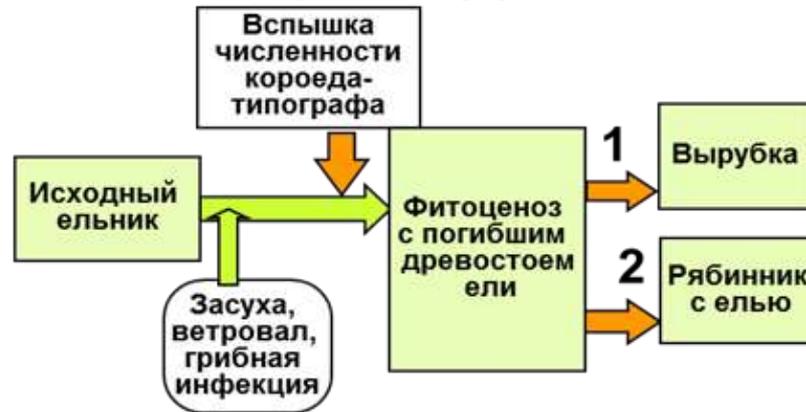
Проблема сохранения биоразнообразия лесов остается важнейшей темой в биологии и экологии 20–21 веков. Не вызывает сомнения, что сохранение биологического разнообразия является центральной задачей сохранения живой природы. Все антропогенные нарушения (сплошные рубки, лесные пожары на больших площадях, промышленное загрязнение) и природные (массовые поражения насекомыми, ветровалы) относят к негативным факторам, ведущим к сокращению биоразнообразия (Исаев, 2008). Эта точка зрения преобладает в главных научных сводках по биоразнообразию (Оценка и сохранение ..., 2000; Примак, 2002; Лебедева и др., 2004; Мониторинг биологического..., 2008 и др.). Именно масштабная гибель лесов ведет к исчезновению разнообразия биотопов, фитоценозов, исчезновению видов и сокращению их внутривидового

* Исследования выполнены в рамках государственного задания МГУ № 01201157316

генетического разнообразия. Устоявшиеся представления основаны на сравнении данных разных исследователей, при построении пространственно-временных схем и т.д. Однако, только мониторинг биоразнообразия на постоянных пробных площадях в ряду фитоценозов по градиенту рельефа в пределах ограниченной территории (фитокатена) в течении длительного времени после катастрофических нарушений позволяет выявить закономерности в изменении видового состава сообществ.

Остановимся на мало изученном аспекте динамики видового состава (альфа-разнообразия) растений в ельниках южной тайги и хвойно-широколиственных лесов европейской части России после «катастрофических» нарушений.

Естественный природный механизм распада древостоя ели, как конечный этап динамики еловых фитоценозов на заключительной стадии сукцессии в европейской части России, реализуется массовыми ветровалами, пожарами или очагами сухостоя при вспышках численности короеда-типографа.

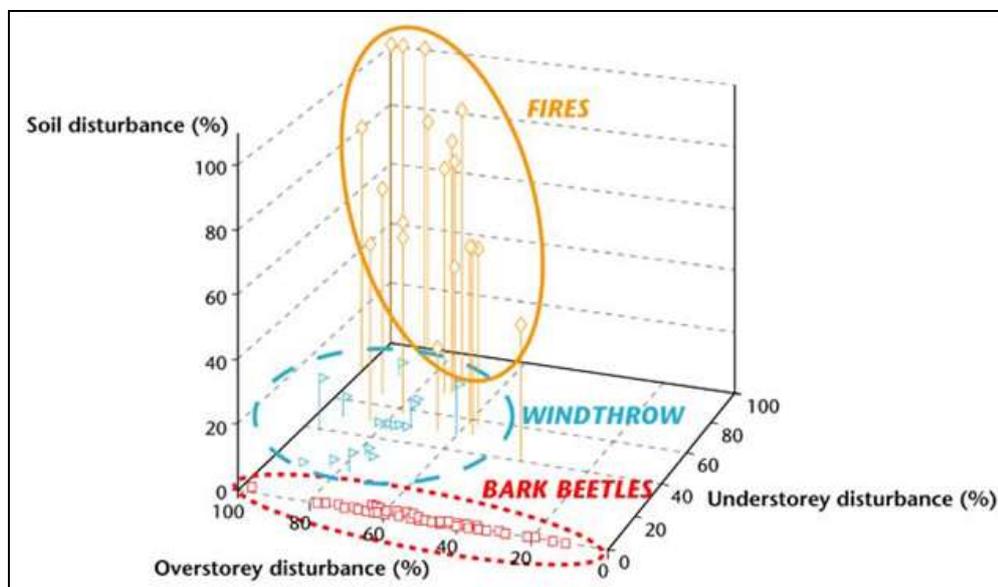


Р и с . 1 . Схема гибели древостоя ели в результате вспышки численности короеда-типографа и два сценария развития ельника черничника с погибшим древостоем: 1 – после проведения сплошных санитарных рубок, 2 – при естественном развитии очагов сухостоя ели.

Итак, каковы причины гибели ельников за последние 15 лет? Экстремально теплые вёсны и лета, засухи способствуют ухудшению физиологического состояния елей, особенно если они растут на бедных сухих почвах. Возникающие пожары также губят ельники. Ослабленные деревья гибнут при массовых ветровалах. Таким образом, именно климатические факторы служат триггерным механизмом, определяющим снижение устойчивости древостоев ели и их гибели (рис. 1). Избыток кормовой базы на свежих ветровальных

участках и в лесу при благоприятных жарких условиях весны и лета создает условия для расширения локальных очагов размножения ксилофагов (короеда-типографа) и других стволовых вредителей ели в пандемические (Маслов, 2010).

Так летом (июль, август) 2010 года по многим областям прошел ураган, который привел к массовым ветровалам ельников. Засуха привела к пожарам, в которых пострадали не только сосновые, но и еловые леса. Аномально теплым было и лето 2011 года, что только усилило дальнейшее ослабление елей. Совокупность природных катастроф создала условия и кормовую базу для начала развития пандемической вспышки массового размножения короеда-типографа (*Ips typographus* L.) и других стволовых вредителей ели (Маслов, 2010). Вспышка размножения охватила всю зону засухи Центральной России в пределах ареала ели, а также подзону южной тайги европейской части России, Предуралья и Южного Урала. В Московской области произошло увеличение площади очагов короеда: 2010 г. – 2,0, в 2011 г. – 18, в 2012 г. – 40 тыс. га (Маслов и др., 2014) и даже 90 тыс. га (Малахова, Лямцев, 2014). Вспышка достигла максимума летом 2012 года, и в результате кормовая база короеда оказалась использована. В 2013 году еще появлялись новые миграционные очаги, но на основной территории преобладали затухающие очаги. Только в 2015 году вспышка численности короеда окончательно закончилась.



Р и с . 2 . Интенсивность нарушения древостоя, напочвенного покрова и почвы фитоценозов после природных (пожар, массовый ветровал, очаги поражения короедом) катастроф (Burton, 2008).

1. Интенсивность нарушения фитоценозов после природных и антропогенных катастроф.

Катастрофические природные явления, вызывающие гибель ельников, создают разные по масштабу нарушения. При пожарах происходит гибель значительной части древостоя и подпологовой растительности, при этом диапазон почвенных повреждений очень велик (рис. 2). При массовых ветровалах происходит варьирование масштабов гибели древостоя и напочвенного покрова при незначительных нарушениях почвенного покрова (Ulanova, 2000; Уланова, 2004, 2006). При частичном сохранении древостоя и подростов на ветровалах в травяно-кустарничковом ярусе (ТКЯ) происходит лишь перераспределение доминирования видов с незначительным изменением видового состава (Уланова, Чередниченко, 2012). В очагах усыхания ели при вспышках численности короеда-типографа почва и напочвенный покров практически не страдает, однако доля погибших елей изменяется от 0 до 100%. Степень нарушения экосистемы при катастрофах, ведущих к гибели ельников, и определяет скорость восстановления растительности на горельниках, ветровальниках и в очагах усыхания ели (Burton, 2008).

2. Динамика видового богатства. Природные и антропогенные катастрофы ведут к разной интенсивности трансформации исходных фитоценозов. В результате происходит увеличение биоразнообразия в новых сообществах (рис. 3), в очагах сухостоя ели незначительно, выше при массовых ветровалах. При полном уничтожении древостоя ели (не только погибшего) в ходе сплошной рубки происходит кардинальное изменение почвенного покрова (Дымов, 2017) и лесных сообществ в травяные и кустарниковые, что ведет к принципиальному изменению растительного покрова ельников. В новых луговых сообществах биоразнообразие резко увеличивается за счет нелесных видов (Уланова, 2006).

Для проведения чистого эксперимента в природе для выявления закономерностей динамики биоразнообразия после вырубки леса выбраны коренные южно-таежные леса, сплошная рубка в которых велась впервые. Такие леса нашли лишь в охранной зоне Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника (ЦЛГПБЗ) в Тверской области. Действительно в юго-восточной части охранной зоны до 80-х годов велись преимущественно выборочные рубки леса. Большинство коренных лесов европейского Центра России практически срублено в настоящий момент, поэтому изучение сукцессионных процессов после уничтожения коренных лесов можно считать последним

шансом для выяснения механизмов восстановления биоразнообразия на флористическом уровне



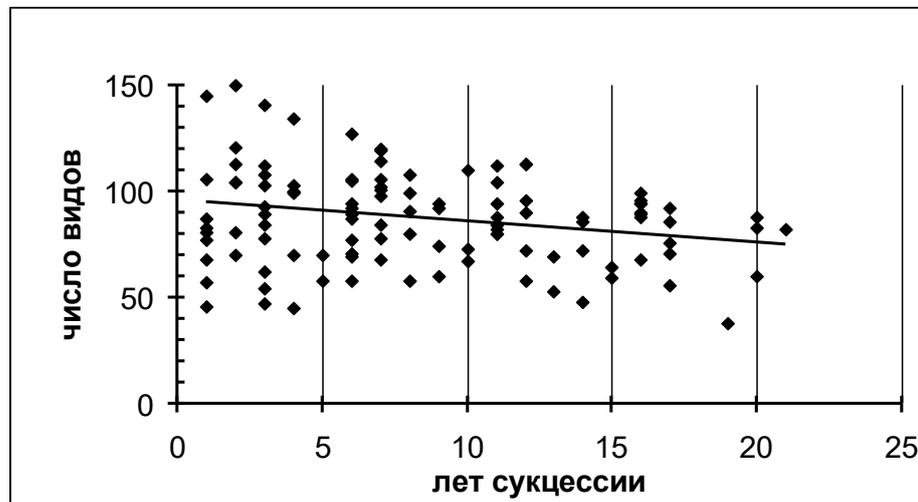
Р и с . 3 . Изменение биоразнообразия еловых фитоценозов при различной интенсивности нарушений древостоя, травяно-кустарничкового яруса, мохового и почвенного покрова после сплошной вырубке, массовых ветровалов и в очагах поражения короедом-типографом.

Для решения задачи по проведению длительных мониторинговых наблюдений за изменениями, происходящими во флористическом составе сообществ вырубок, были заложены большие постоянные пробные площади (ППП) площадью около 2 га, строго в пределах границ однородных исходных типов леса на молодых вырубках. Дело в том, что в результате механизированной разработки и дальнейшей посадки елей на вырубках возникает большая пестрота экотопов и растительности в первые годы после рубки и в дальнейшем формируется сложная комплексность растительности, изменяющаяся со временем. Возникает проблема с использованием методов заложения площадок небольшого размера с большой повторностью, так как первоначально на молодых вырубках невозможно предугадать типы фитоценозов будущей растительности. Вырубки имеют четкую пространственную структуру за счет присутствия рядов посадок ели на расстоянии 5 метров друг от друга.

Это позволяет выявить флористический состав растительности вырубки при прохождении вдоль всех рядов. Тщательное выявление видового состава на больших ППП позволило проанализировать динамику видового разнообразия растительности в первые 25 лет после вырубки леса.

Изучение динамики флористического состава растительности сплошных вырубок основных типов ельников (черничный, кисличный, липняковый, таволговый) ЦЛГПБЗ проведено на 28 ППП в течение 25 лет в период с 1983 по 2007 год (Уланова, 2006, 2007, 2008; Уланова и др., 2012). Всего в обработку вошли 126 геоботанических описаний. Полные геоботанические описания проводились в течение первых 5 лет ежегодно, а позже каждые 5 лет.

Исследована структура общего видового богатства (реальной видовой емкости) растительности вырубок, которую мы понимаем, как общий видовой состав растительности, выявленный для изученных вырубок определенного возраста. Вырубки были сгруппированы по возрастам после рубки, и для каждого возраста был составлен общий список встреченных видов. Анализ флористического состава проводили в пределах группы, состоящей из 5-10 описаний. Для сравнения в качестве контроля были использованы описания площадью 2 га исходных ельников (общий для них список видов) и березняка кислично-костяничного (вторичного, имеющего возраст 80 лет после рубки), для которых был также составлен общий список видов.



Р и с . 4. Изменение видового богатства растительности после сплошной рубки в ельниках по результатам мониторинговых наблюдений.

Проанализировано изменение флористического богатства геоботанических описаний во всех 4 типах ельников в течение 25 лет после вырубki (рис. 4). Представлены результаты анализа видового состава только сосудистых растений. Диапазон колебаний значений числа видов на ППП в пределах каждого возраста после вырубki оказался очень большим, что связано, вероятно, со значительными различиями флористического богатства исходных типов леса. Можно говорить лишь о незначительной тенденции в уменьшении флористического богатства в процессе сукцессии.

Существенные изменения интегральной характеристики фитоценозов – видового богатства (общего числа видов) растительности вырубok произошли за 25 лет сукцессии. Видовое богатство сосудистых растений в процессе зарастания увеличивается в 4 раза в течение первых 3 лет по отношению к исходному типу леса (рис. 5). В дальнейшем происходит постепенное уменьшение общего числа видов, при этом существует значимая ($p=0.01$) высокая связь между общим числом видов и возрастом после вырубki (ранговый коэффициент корреляции Спирмена $r = -0.90$).

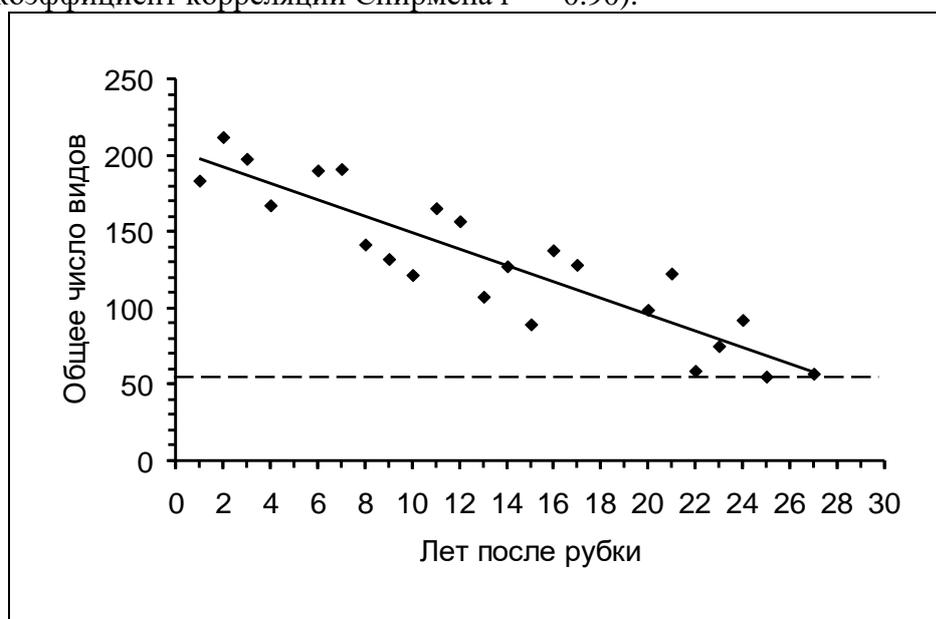
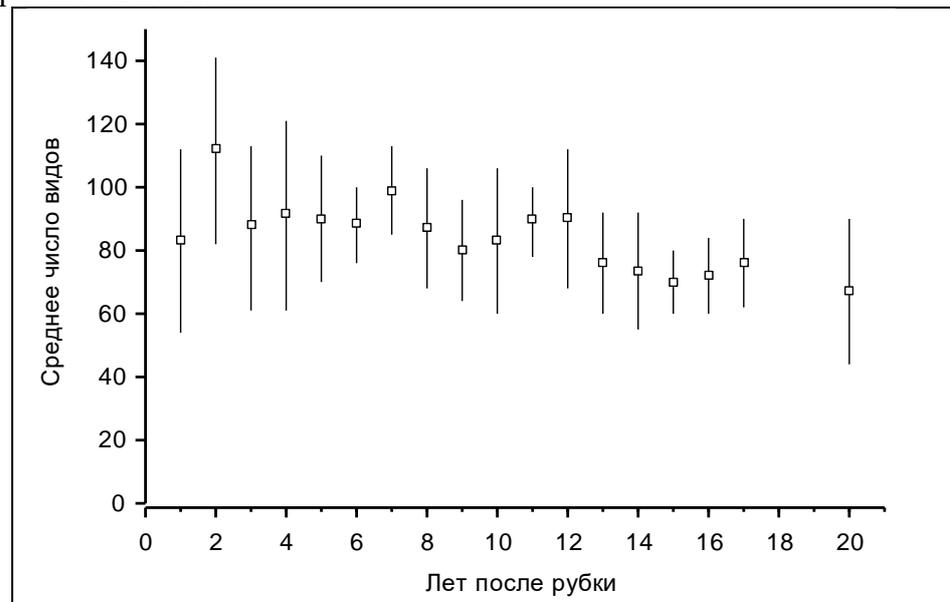


Рис. 5. Изменение общего флористического богатства растительности после рубки ельников и коренного ельника кисличного (штриховая линия) по результатам мониторинговых наблюдений.

Увеличение в несколько раз количества видов на вырубках после уничтожения древостоя связано с появлением видов, относящихся к экологическим и ценотическим группам видов, отсутствовавших в исходном типе леса. Появление участков с

уплотненной и сильно нарушенной почвой на волоках ведет к появлению сорных и сорно-луговых видов, участков с уничтоженной лесной растительностью – к появлению луговых видов, а возникновение ям, понижений и плужных борозд – к возникновению замкнутых заболоченных понижений с болотными и водными видами. Наибольшее увеличение числа видов происходило на тех вырубках, где была большая площадь разрыхленной поверхности почвы, а также там, где они примыкали к дорогам.

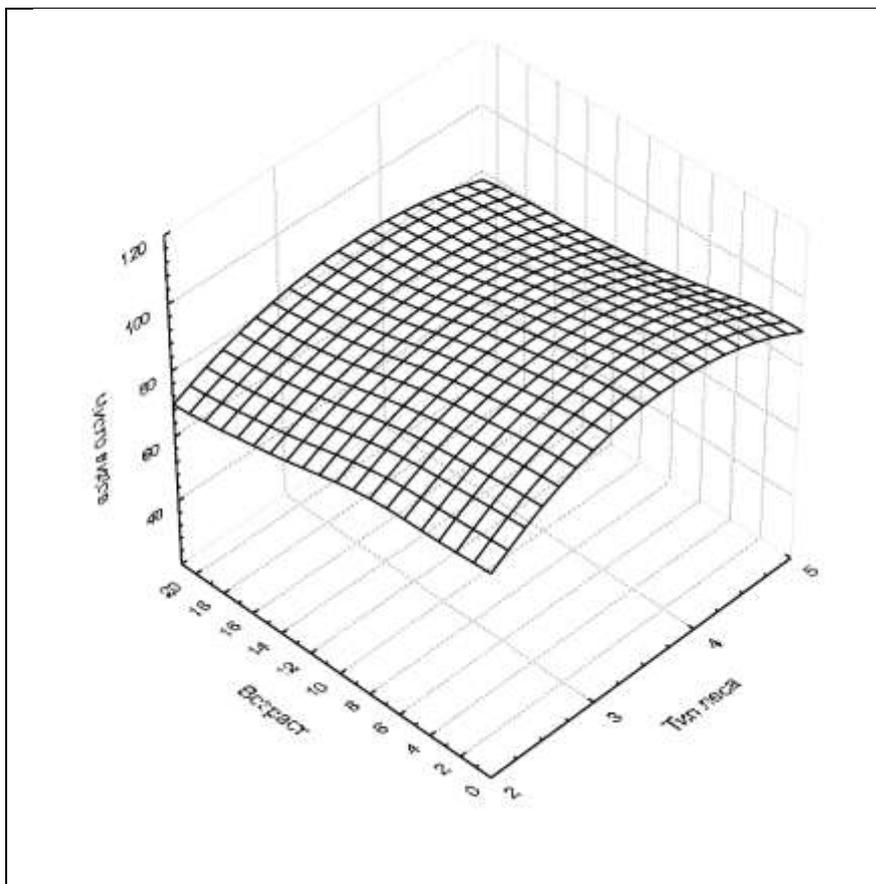
Формирование сомкнутого полога кустарников и подроста деревьев к 8-12 годам ведет к значительному сокращению числа сорных, луговых видов и увеличение доли лесных видов, что подтверждает результаты исследований, проведенных разными авторами (Zobel et al., 1993; Archambault et al., 1998). Структура видового состава вырубок в период с 15 по 27 год изменяется незначительно и приближается к характеристикам растительности вторичным березовых лесов. Наши исследования показали, что ни один лесной вид не исчез в ходе сукцессионных изменений растительности.



Р и с . 6. Изменение видовой насыщенности (среднего числа видов) растительности после рубки ельников черничных, кисличных, липняковых и таволговых по результатам мониторинговых наблюдений.

Проведена попытка оценить изменение средних значений видового богатства (видовой насыщенности) растительности вырубок для 4 типов леса в процессе зарастания вырубок. Происходит постепенное снижение видовой насыщенности с возрастом (рис. 6).

Ранговый коэффициент корреляции Спирмена между этими показателями и возрастом после вырубki оказался небольшим ($r=-0.24$), но значимым ($p=0.05$). Заметно лишь значительное увеличение видовой насыщенности на 2-й год после вырубki, когда среднее значение достигает 112 видов, значимо отличное ($p=0.05$) от показателей всех других возрастов.



Р и с . 7 . Изменение видового богатства растительности вырубok в процессе сукцессии в различных типах ельников, ранжированных по трофности экотопов. Типы леса: 2 – черничный, 3 – кисличный, 4 – липняковый, 5 – таволговый.

В период от 3 до 12 лет среднее число видов сокращается и изменяется в пределах 80-90. Только на более старых вырубках среднее число видов уменьшается до 60, что соответствует видовому богатству вторичных березняков и осинников.

Выявлена зависимость изменения видового богатства растительности вырубok в процессе сукцессии от типов исходных ельников. По увеличению трофности местообитаний исходные

ельники можно ранжировать в ряд: черничный, кисличный, липняковый, таволговый. Проведенный дисперсионный анализ подтвердил факт влияния фактора возраста в сукцессионном ряду (лет после вырубке леса) ($p=0.07$) и типа исходного леса ($p=0.01$) на видовое богатство. Можно утверждать, что действительно в процессе зарастания вырубок происходит уменьшение видового богатства, однако эти связи непрямолинейны и зависят от исходного типа леса.

Наглядно ход изменения видового богатства растительности вырубок можно представить в виде трехмерного графика поверхности в осях возраста после вырубке и исходного типа леса (рис. 7). Графики изменения видового богатства отличаются по типам исходного леса. В ельниках черничных максимальное видовое богатство приходится на период 4–12 лет, а для кисличных, липняковых и таволговых – в первые годы после вырубке. Первоначальные значения видового богатства на 1-й год после вырубке сильно отличаются по типам леса, что, безусловно связано с разницей исходного видового состава: в черничнике – 65, в кисличнике – 85, в липняковом – 95, в таволговом – 85 видов. В течение 20 лет происходит постепенное снижение видового богатства на 15–20 видов. Более резкое сокращение видов произойдет в период 20–30 лет, когда фактически произойдет формирование вторичного леса или сомкнутых посадок ели.

Флористический состав сообществ исходных коренных ельников и растительности вырубок резко отличается видовым богатством. Увеличение в несколько раз видового богатства на вырубках после уничтожения древостоя связано с высоким разнообразием экотопов антропогенного происхождения. Восстановление лесных фитоценозов и исходного флористического состава происходит за 20–30 лет после рубки леса.

3. Динамика структурного разнообразия видового богатства.

Видовое богатство имеет структуру, которую можно определить по соотношению видов по географическим элементам, по жизненным формам (Жмылев и др., 2017), экологическим, ценотическим (Уланова и др., 2017) группам, стратегиям, функциональным группам и т.д. Анализ структур видового богатства позволяет лучше понять экологические и биологические особенности сравниваемых фитоценозов, особенно если проводим анализ динамического изменения структуры под влиянием нарушений.

Рассмотрим пример изменения растительности в очагах усыхания ели в результате вспышки численности короеда-типографа в 2012 года в западной части Московской области (Звенигородская биостанция МГУ). Нами в 2013 г. заложены рядом три постоянные

пробные площади одинакового размера (800 м²) в ельнике зеленчуковом: с погибшим в 2012 году древостоем ели (короедник), на сплошной вырубке сухостоя ели зимой 2012–2013 гг. и с живым древостоем ели (контроль). Исследования проведены в августе 2014, 2015 и 2016 гг. по единой методике. На пробных площадях заложены по три трансекты длиной 40 м и шириной 40 см. На каждом метре трансект изучена корневая встречаемость видов травяно-кустарничкового яруса. Для её определения использована жесткая рамка размером 40x100 см, разделённая съёмными нитями на квадраты 20x20 см.

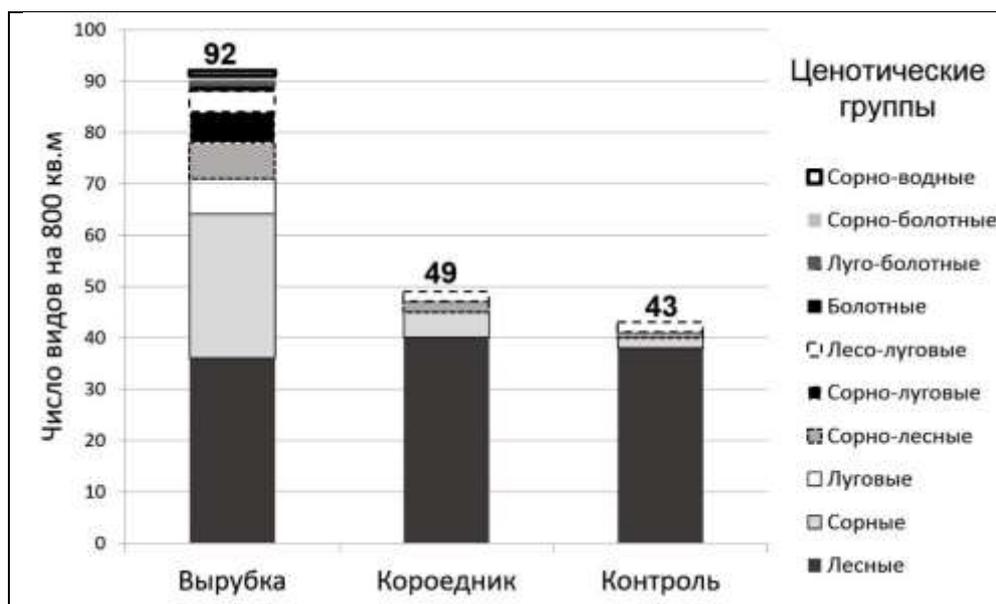


Рис. 8. Ценоотическая структура видового богатства травяно-кустарничкового яруса в ельнике зеленчуковом (контроль) на второй год после гибели древостоя ели при вырубке сухостоя или сохранении сухостоя (короедник).

В сухостойном ельнике виды сохранили свое доминирование в ТКЯ. После вырубке сухостоя по сравнению с ненарушенным ельником произошло увеличение флористического состава ТКЯ в 2 раза в результате гибели ТКЯ, нарушений мохового и почвенного покрова при вывозе древесины, сжигании рубочных остатков и последующего вселения новых видов (рис. 8). Доминирование перешло к другим видам. В результате значительных нарушений почвы возникла высокая мозаичность ТКЯ.

Ценоотический спектр ТКЯ ельника после гибели ели соответствует спектру исходного леса. На второй год в ТКЯ

произошло изменение встречаемости видов и вселение новых видов ценотических групп, характерных для исходного леса. Встречаемость видов мохового покрова сократилась вследствие затенения разросшейся лещиной. На вырубке увеличение числа ценотических групп в два раза вызвано внедрением видов ТКЯ и мхов, не характерных для исходного сообщества. На вырубке доля лесных видов значительно сокращена, возросла доля сорных, луговых и сорно-луговых. Фитоценоз вырубке можно отнести к лесо-луговому типу.

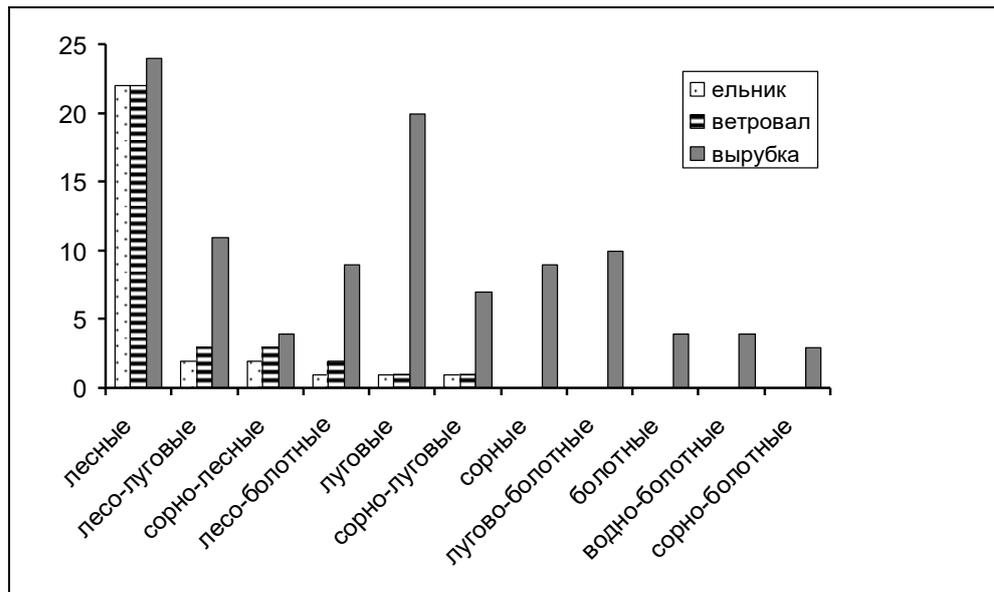


Рис. 9. Ценотические спектры видов травянистых растений в ельнике кисличном, на 5-летних участках массового ветровала и сплошной вырубке в том же типе леса.

Другой пример структурного анализа видового разнообразия фитоценозов ельника приведем для ельника кисличного на территории южнотаежных лесов ЦЛГПБЗ (Уланова, 2004). Сравнение флористического состава растительности исходного разновозрастного ельника кисличного, 5-летней сплошной рубки и 5-летнего участка массового ветровала было проведено на площадях одинакового размера (0,5 га). Флористический состав исходного ельника кисличного довольно беден. Так, на всей площади выявлено только 43 вида, из них — 7 видов деревьев, 4 — кустарников и 32 — трав и кустарничков. На месте массового ветровала флористический состав практически не изменился: 8 видов деревьев, 3 — кустарничков, 35 — трав и кустарничков. Зато после сплошной вырубке произошло внедрение большого числа новых видов. Здесь

было обнаружено 124 вида, из них— 10 видов деревьев, 9 — кустарников и 105 — трав и кустарничков.

Спектры ценоотических групп растений коренного ельника и сплошного ветровала близки по структуре, а спектр групп на вырубке резко отличается от лесного (рис. 9). После вырубке леса на 5-й год сохранились все лесные виды, а увеличение флористического богатства произошло за счет внедрения большого числа новых видов других ценоотических групп.

Приведенные примеры убедительно показывают, что значительное увеличение структурного разнообразия видового состава происходит только после катастрофического уничтожения древостоя с использованием техники при срубании и вывозе деревьев. При естественных катастрофических нарушениях изменения видового разнообразия и его структуры не столь значительны.

4. Восстановительная динамика фитоценозов после катастрофических нарушений. При значительных нарушениях лесных фитоценозов и почвы происходят сукцессии: демуляции, вторичные неполночленные и квазипервичные по терминологии Т.А. Работного (1992). Однако, на ветровальных участках и в очагах усыхания елей часто происходят кратковременные флуктуации (Уланова,2006).

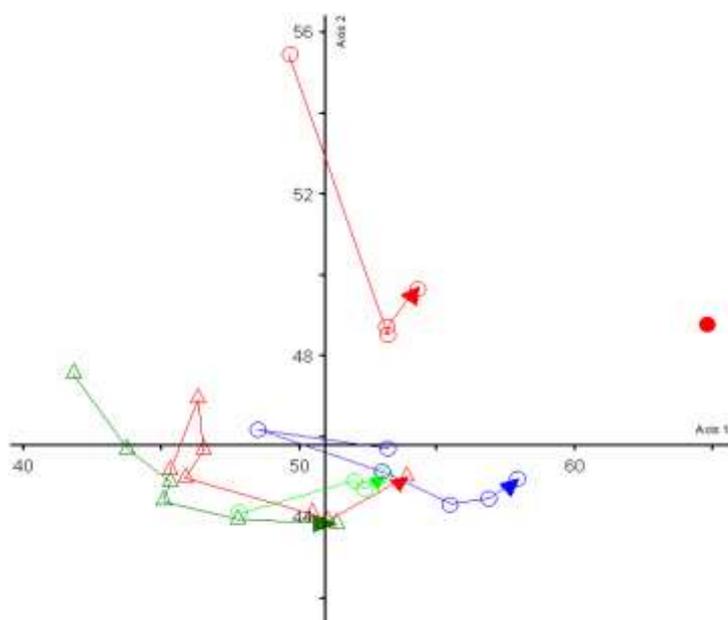


Рис. 10. Динамика растительности пяти ППП в ходе лесовосстановления на сплошных вырубках в ельнике черничном.

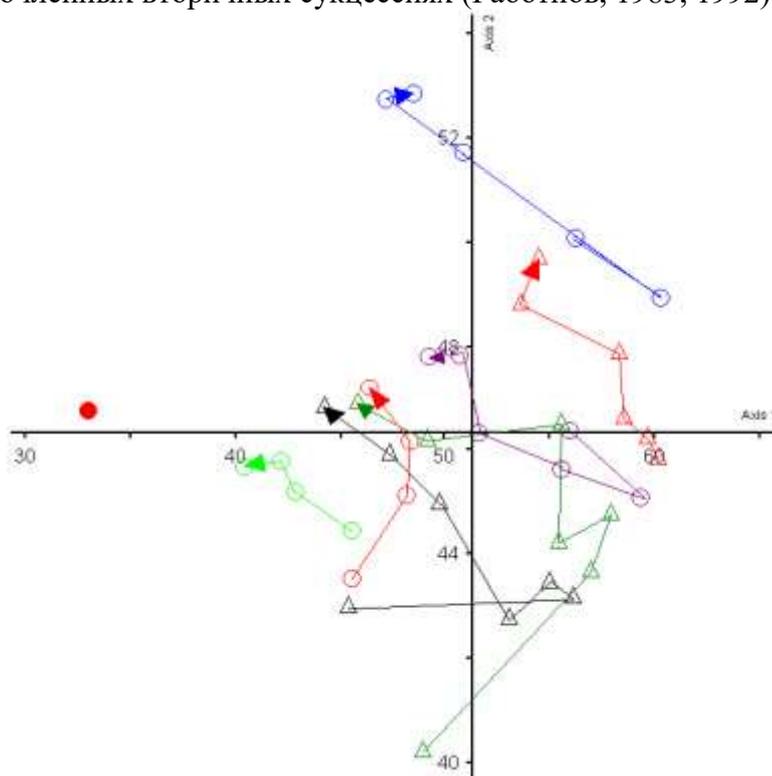
Результаты непрямо́й ординации ДСА описаний ТКЯ ППП.

Отдельная точка - описание типичного ельника черничного.

Проведенные мониторинговые исследования растительности в течение 25 лет после рубки ельников в ЦЛГПБЗ позволили сделать выводы о сукцессионных трендах изменения растительности (Kuksina, Ulanova, 2000; Уланова, Куксина, 2001, 2003).

1. В *средних экологических условиях* (ельники черничные, кисличные и липняковые) динамический тренд направлен к исходным типам ельников (рис. 10, 11). Происходит демутация растительности с образованием молодых ельников (при регулярных рубках ухода за посадками елей) или вторичных коротко производных березняков или осинников (при недостаточном уходе за посадками).

2. В *крайних экологических условиях* (ельники чернично-сфагновые, сфагновые и таволговые) динамический тренд не направлен к исходным ельникам, так как формируются длительно производные березняки или ольшаники (рис. 12). Восстановление ельников затягивается во времени, в данном случае можно говорить о неполноценных вторичных сукцессиях (Работнов, 1983, 1992).



Р и с . 1 1 . Динамика растительности пяти ППП в ходе лесовосстановления на сплошных вырубках в ельнике липняковом.

Отдельная точка - описание типичного ельника липнякового.

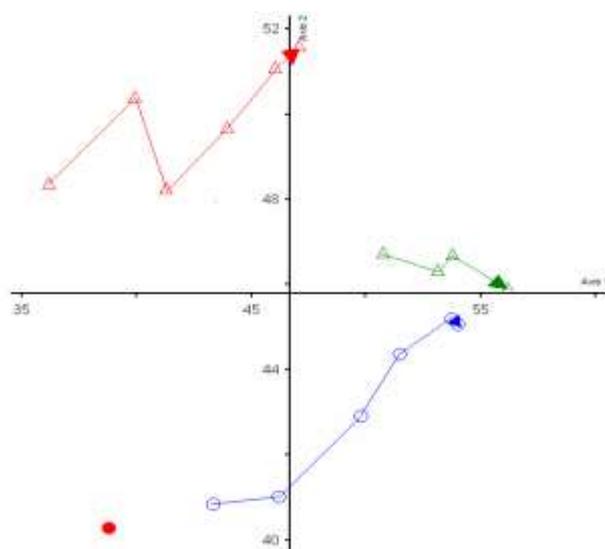


Рис. 12. Динамика растительности пяти ППП в ходе лесовосстановления на сплошных вырубках в ельнике таволговом.

Отдельная точка - описание типичного ельника таволгового.

Мониторинговые исследования ельников в очагах усыхания елей в Московской области позволяют утверждать, что изменения растительности затрагивают только древостой и соответствуют флуктуациям. Так, в ельниках черничных, кислично-черничных флуктуации идут через рябиновый лес с подростом ели. В ельниках зеленчуковых и сложных проходят через стадию липняков с кленом и подростом ели. Только в ельниках сложных с лещиной идет неполночленная вторичная сукцессия, которая заканчивается лещинником.

Ведение лесного хозяйства в ельниках требует проведения сплошных санитарных рубок погибшего древостоя ели в случае вспышек короеда-типографа, расчистки массовых ветровалов и пожарищ. Массовое назначение сплошных рубок за последнее 10 лет привело к увеличению площади сплошных вырубок, на которых произошло образование луговых сообществ. В результате происходят вторичные сукцессии с формированием березняков или осинников, реже ельников и сосняков (Уланова, 2006; Jonášová, Prach, 2008).

Альтернативный способ ведения лесного хозяйства (сохранение погибшего древостоя и естественное возобновление леса) возможен лишь в лесах, имеющих заповедный статус. Сохранение сухостоя и ветровальных участков ельников приводит к естественному ходу лесовосстановления, сохраняя лесные фитоценозы, изменяя лишь соотношение доминирующих пород в древостое. В результате образуется смешанный древостой с

широколиственными породами, который обладает повышенной устойчивостью к вредителям и болезням леса. Сложные по структуре леса замещают монокультуры ельников, что способствует восстановлению разнообразия лесов, характерных для зоны хвойно-широколиственных лесов. Именно такие естественные леса, вероятно, характерны для зоны хвойно-широколиственных лесов.

После массовых ветровалов, в очагах усыхания леса при вспышке короеда-типографа при полном уничтожении древостоя ели (не только погибшего) в ходе сплошной рубки происходит трансформация лесных сообществ в травяные и кустарниковые, что ведет к принципиальному изменению растительного покрова ельников. В новых луговых сообществах биоразнообразие резко увеличивается за счет нелесных видов (Уланова, 2006). С точки зрения биолога этот процесс нельзя считать негативным для природы. Если наша идеология требует увеличения разнообразия видов, то образование луговой растительности - это лучший вариант решения поставленной задачи. В последние годы появились публикации, поднимающие вопрос о важности первых сукцессионных стадий для увеличения биоразнообразия лесов (Swanson et al., 2011; Blair et al., 2016; Fornwalt et al., 2018). Проведенный мета-анализ результатов 238 исследований биоразнообразия в различных лесах мира также выявил увеличение видового богатства сосудистых растений после катастрофических ветровалов, гибели древостоя после вспышек численности короедов и вырубок (Thorn et al., 2018).

С точки зрения эколога лесная растительность должна быть сохранена и стадия отсутствия лесного сообщества всегда нежелательна. Какой путь оптимален для природы и лесного хозяйства? Верна ли наша идеология? Только многолетние мониторинговые наблюдения позволят дать прогноз и оценить риски использования разных технологий лесовосстановления после катастрофических нарушений леса.

Список литературы

- Дымов А. А.* 2017. Влияние сплошных рубок в бореальных лесах России на почвы (обзор) // Почвоведение. № 7. С. 787-798.
- Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Морозова О.В.* 2017. Биоморфологическое разнообразие растений Московской области. Дубна: Гос. ун-т «Дубна». 325 с.
- Исаев А.С.* 2008. Мониторинг биоразнообразия лесов России // Мониторинг биологического разнообразия лесов России: методология и методы. М.: Наука. С. 17-34.
- Лебедева Н. В., Дроздов Н. Н., Криволицкий Д. А.* 2004. Биологическое разнообразие. М.: Владос. 432 с.

- Малахова Е.Г., Лямцев Н.И.* 2014. Распространение и структура очагов усыхания еловых лесов Подмосквья в 2010–2012 годах. // Изв. С-Петербур. лесотехн. акад. Т. 207. С. 193-201.
- Маслов А.Д.* 2010. Короед-типограф и усыхание еловых лесов. М.: ВНИИЛМ, 138 с.
- Маслов А.Д., Комарова, И.А., Котов А.С.* 2014. Динамика размножения короеда-типографа в Центральной России в 2010–2013 гг. и прогноз на 2014 г. // Лесохоз. информация. № 1. С. 38-46.
- Мониторинг биологического разнообразия лесов России: методология и методы.* 2008 / отв. ред. А.С. Исаев. М.: Наука. 453 с.
- Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках европейской России.* 2000. М.: Научный Мир. 196 с.
- Примак Р.* 2002. Основы сохранения биоразнообразия / Пер. с англ. О.С. Якименко, О.А. Зиновьевой. М.: Издательство Научного и учебно-методического центра. 256 с.
- Работнов Т.А.* 1992. Фитоценология. 3-е изд. М.: Изд-во Моск. гос. ун-та. 352 с.
- Уланова Н.Г.* 2004. Сравнительный анализ динамики растительности разновозрастного ельника-кисличника, массового ветровала и сплошной вырубке в том же типе леса // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 109. № 6. С 64-72.
- Уланова Н.Г.* 2006. Восстановительная динамика растительности сплошных вырубок и массовых ветровалов в ельниках южной тайги (на примере европейской части России): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 46 с.
- Уланова Н.Г.* 2007. Мониторинговые исследования растительности вырубок охранной зоны ЦЛГПБЗ проводимые сотрудниками биологического факультета МГУ // Труды Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника. Великие Луки. Вып. 5. С. 321-328.
- Уланова Н.Г.* 2008. Мониторинговые исследования растительности вырубок охранной зоны // Центрально-Лесной заповедник – вклад в отечественную и мировую науку: Материалы, посвященные 75-летию Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника. Пос. Заповедный. С. 51-54.
- Уланова Н.Г., Жмылёв П.Ю., В.Э. Федосов.* 2017. Эколого-ценотический и биоморфологический анализ растительного покрова. Учебное пособие. М.: Изд. Биофак МГУ. 68 с.
- Уланова Н.Г., Колесник Н.Н., Куксина Н.В.* 2012. Динамика растительности сплошных вырубок ельников южной тайги. // Труды Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника. Выпуск 6. Динамика многолетних процессов в экосистемах Центрально-Лесного заповедника. / под ред. А.С. Желтухина. Великие Луки. С. 164-180.
- Уланова Н.Г., Чередниченко О.В.* 2012. Механизмы сукцессий растительности сплошных ветровалов южнотаежных ельников // Известия Самарского НЦ РАН. Т. 14. № 1(5). С. 1399-1402.

- Archambault L., Morissette J., Bernier-Cardou M.* 1998. Forest succession over a 20-year period following clearcutting in balsam fir-yellow birch ecosystems of eastern Quebec, Canada // *Forest ecology and management*. V. 102. P. 61-74.
- Blair D.P., McBurney L.M., Blanchard W., Bank, S.C., & Lindenmayer, D.B.* 2016. Disturbance gradient shows logging affects plant functional groups more than fire. // *Ecological Applications*. V. 26. P. 2280-2301.
- Burton P.J.* 2008. The mountain pine beetle as an agent of forest disturbance. Mountain pine beetle conference proceedings // *BC Journal of Ecosystems and Management*. V. 9. № 3. P. 9-13.
- Fornwalt P.J., Rhoades Ch.C., Hubbard R.M., Harris R.L., Faist A.M., Bowman W.D.* 2018. Short-term understory plant community responses to salvage logging in beetle-affected lodgepole pine forests // *Forest Ecology and Management*. V. 409. P. 84-93.
- Jonášová M., Prach K.* 2008. The influence of bark beetles outbreak vs. salvage logging on ground layer vegetation in Central European mountain spruce forests // *Biological conservation*. V. 141. P. 1525-1535.
- Swanson M.E., Franklin J.F., Beschta R.L., Crisafulli Ch.M., DellaSala D.A., Hutto R.L., Lindenmayer D.B., Swanson Fr.J.* 2011. The forgotten stage of forest succession: early-successional ecosystems on forest sites // *Front. Ecol. Environ.* V. 9. № 2. P. 117-125.
- Thorn S., Bässler C., Brandl R., et al.* 2018. Impacts of salvage logging on biodiversity: A meta-analysis. // *J Appl Ecol.* V. 55. P. 279-289.
- Ulanova N.G.* 2000. The effects of windthrow on forests at different spatial scales: a review // *Forest Ecology and Management*. V. 135. № 1-3. P. 155-167.
- Zobel K., Zobel M., Peet R.K.* 1993. Change in pattern diversity during secondary succession in Estonian forests // *Journal of Vegetation Science*. V. 4. P. 489-498.

MAIN TRENDS OF BIODIVERSITY DYNAMICS AFTER NATURAL AND ANTHROPOGENIC "CATASTROPHES" IN SPRUCE FORESTS OF THE EUROPEAN PART OF RUSSIA

N.G. Ulanova

Lomonosov Moscow State University, Moscow

We analyzed the main trends of the change in the species richness of phytocenoses after catastrophic natural (beetle outbreaks, windfalls) and anthropogenic (clear cutting) disturbances. The main determining factor of species richness was the intensity of phytocenosis disturbance after catastrophes. We examined the dynamics of the structural diversity of species richness in a number of examples of spruce forests disturbances. The reforestation dynamics of phytocenoses after catastrophic disturbances were analyzed. Studies of spruce forests after the death of spruce stands revealed an increase in the species richness of phytocenoses. Clear cutting

led to the formation of meadow communities with a sharp increase in the species and structural diversity of phytocenoses.

Keywords: *species richness, structural diversity, spruce forests, windfall, clear cutting, bark beetle outbreaks, vegetation dynamics, succession.*

Об авторе

УЛАНОВА Нина Георгиевна – доктор биологических наук, профессор, ФГБОУ ВО «Московский государственный университет имени М.В.Ломоносова», 119991, Москва, Ленинские Горы, д. 1; e-mail: NUlanova@mail.ru

Уланова Н.Г. Основные тренды динамики биоразнообразия после природных и антропогенных «катастроф» в ельниках Европейской части России / Н.Г. Уланова // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2018. № 3. С. 317-335.