

## СТРУКТУРА ЗАПАСОВ НАЗЕМНОЙ ФИТО- МАССЫ В СВЕЖИХ ШЕЛКОПРЯДНИКАХ ПИХТОВОЙ ТАЙГИ НИЖНЕГО ПРИАНГАРЬЯ

Особое место в сукцессионной динамике нарушенных лесных экосистем занимают шелкопрядники – значительные по площади участки тайги, дефолированные сибирским шелкопрядом *Dendrolimus superans sibiricus* Tschty. (Lepidoptera, Lasiocampidae). В сравнении с гарями и вырубками протекание сукцессий в дефолированных лесах имеет ряд специфических черт. При отсутствии механических повреждений почвы и на фоне резкого изменения светового режима, в их подстилку поступает от 4.5 до 10 т/га абсолютно сухой массы органических веществ в виде зоогенного опада (Баранчиков и др., 1999; 2000). Это определяет дальнейший физиономический облик растительного покрова свежих шелкопрядников. Последний термин мы использовали для обозначения начального этапа сукцессии поврежденных шелкопрядом фитоценозов, продолжительность которого не превышает 2 лет после дефолиации. Основным критерием выделения свежих шелкопрядников является своеобразие морфоструктуры травянистых растений, обусловленная реакцией их на дополнительный приток органики, обогащенной азотом и минеральными соединениями.

По оценке биогеоценотической роли вспышек сибирского шелкопряда имеются лишь фрагментарные исследования (Красинский и др., 1957; Коломиец, 1957; Корсунов, Ведрова, 1982; Баранчиков, Харитонченко, 1983). Сведения об особенностях протекания восстановительной сукцессии в шелкопрядниках немногочисленны (Куликов, 1971; Иерусалимов, 1984).

### Объекты и методы

Рекогносцировочное обследование дефолированных в 1995-96 г.г. пихтарников проводили на западном (наветренном) макро-

склоне северной части Енисейского кряжа на широте г. Лесосибирска. Объектами исследований служили поврежденные шелкопрядом пихтарники зеленомошной группы типов леса, типичные для подзоны южной тайги Средне-Сибирской плоскогорной лесорастительной области, занимающие северную (заангарскую) часть Енисейского кряжа на междуречье Ангары и Подкаменной Тунгуски.

Почвенно-климатические условия района исследований благоприятны для произрастания темнохвойной тайги. Климат менее континентален по сравнению с плоскогорьем и отличается повышенной аккумуляцией осадков (Атлас ..., 1994). Почвы суглинистые со слабым оподзоливанием, хорошо дренированные (Горбачев, 1967).

Исследования проводили через год после дефолиации. Пробные площади заложены в неповрежденном пихтарнике мелкоотравно-зеленомошном (контрольный участок), частично дефолированном (дефолиация 60%) и обесхвоенном (дефолиация 100%). Таксационная характеристика древостоев приводится в таблице 1.

На пробных площадях проведено детальное геоботаническое описание фитоценоза, определены фитомасса напочвенного покрова, влажность, мощность, объемная масса и запасы подстилки. Для оценки обилия видов травянистых растений при описании напочвенного покрова использовали шкалу Друде (Шенников, 1964): Soc - явное преобладание по числу особей (абсолютный доминант); Sor<sub>3</sub> - рассеяно много (явный доминант); Sor<sub>2</sub> - довольно много (доминант или содоминант); Sor<sub>1</sub> - много (образует фон); Sp - мало; Sol - единично (очень мало); Un - виды, присутствующие в одном или нескольких экземплярах. Образцы подстилки и опада отобраны в начале августа в период максимального их разложения, когда запасы и толщина слоя во всех фитоценозах минимальны. Коэффициент сходства видового состава рассчитывали по формуле:  $K = (2c/a + b) * 100$ , где *a* - количество видов в первом списке; *b* - количество видов во втором списке; *c* - общее число видов в сравниваемых списках видовых составов (Василевич, 1969). Подстилично-опадный коэффициент определяли как отношение запасов подстилки к опадку в текущем году (Родин, Василевич, 1965). Для расчета скорости разложения подстилок, выраженной через коэффициент деструкции использовали формулу:  $K = [\Phi / (\Phi + A)] \times 100$  (%), где  $\Phi$  - масса ежегодного опада, *A* - масса подстилки.

## Результаты и обсуждение

При удалении или повреждении древостоя как эдифицирующей синузии изменяются параметры лесорастительной среды (освещен-

Таблица 1

Таксационная характеристика древостоев

Тип пихтарников	Степень повреж- дения, %	Состав древостоя по ярусам	Воз- раст	Бони- тет	Средние (по породам, ярусам)		Пол- нота	Сом- кну- тость	Число стволов на 1 га по ярусам	Запас, м <sup>3</sup> /га
					D, см	H, м				
Мелкотравно- зеленомош- ный	Кон- троль (0)	10Пед.Е,К,Б	110	II	I - 36	I - 30	0.74	0.7	440	428
		9ППЕ			II - 12	II - 13				
Злаково- крупно- травный	100	9ППЕд.К,Б, Ос	100	II	I - 32	I - 31	0.84	0.7	300	409
		10П			II - 18	II - 18				
Мелкотравно- зеленомош- ный	60	10Пед.Е,К,Б	100	II	I - 34	I - 31	0.60	0.6	740	343
		9ППЕ			II - 12	II - 13				

ность, температура воздуха, водно-физические свойства, термический режим почв) и, как следствие, трансформируется ценотический компонент биоценоза. В результате этого происходит быстрая трансформация напочвенного покрова из мелко травно-зеленомошного (до дефолиации) в злаково-крупнотравный (после дефолиации).

При этом также изменяется видовое богатство нижних ярусов растительности. В травяном покрове неповрежденного участка (контроль) на площади 500 м<sup>2</sup> мы обнаружили 51 вид травянистых растений, в шелкопряднике – 61, в частично дефолированном – 48. Увеличение видового богатства в свежем шелкопряднике связано с появлением эксплерентов, видов с низкой ценотической мощностью, но способных захватывать свободные территории. При этом коэффициент сходства видового состава нарушенных и ненарушенных фитоценозов в первый год после дефолиации достаточно высок и составил шелкопрядника с контролем 86%, а частично обесхвоенного 80%, что свидетельствует об их флористической идентичности.

Несмотря на высокие показатели сходства флористического состава изучаемых сообществ общее проективное покрытие напочвенного покрова и ценотическая значимость доминирующих видов травянистых растений существенно поменялись (табл. 2).

Таблица 2

Флористический состав и обилие видов травянистых растений в пихтарниках, поврежденных сибирским шелкопрядом

Видовой состав	Дефолиация, %		
	100	60	0
1	2	3	4
Борец высокий	Sp	Sol	Sp gr
Б. вьющийся	Un	-	-
Бор развесистый	Sp-Cop <sub>1</sub> gr	Sp	Sol
Борщевик рассеченолистный	Sol	Sol	Sol
Василистник малый	Sp	Sp	Sol
Воронец красноплодный	Sol	Sol	Un
Вороний глаз	Sol	Sol	Sol
Вейник Лангсдорфа	Sp gr	Sol	Sol
В. тупоколосковый	Sol-Sp gr	Sp-Cop <sub>1</sub> gr	Sol-Sp gr
Герань белоцветковая	Sol	Sol	Sol
Горошек лесной	Sol	Sol	Sol
Г. приятный	Sol	-	Sol

Таблица 2 (продолжение)

1	2	3	4
Г. мышиный	Sol	Sol	Sol
Грушанка круглолистная	-	Sol	-
Дудник лесной	Sol	Sol	Sol
Живокость высокая	Sol	-	Un
Звездчатка злаковидная	Un-Sol gr	-	-
З. Бунге	Sp-Cop <sub>1</sub> gr	Sp-Cop <sub>1</sub> gr	Sp
Земляника лесная	Un	-	Un
Ежа сборная	Sol	Sol	Sol
Какалия копьевидная	Sol-Sp gr	Sol	Sol
Кислица обыкновенная	Cop <sub>1</sub>	Cop <sub>1-2</sub>	Cop <sub>1</sub>
Кипрей узколистный	Un	-	-
Коротконожка перистая	-	Sol	-
Костяника каменная	Sol-Sp	Sp	Sp
Крапива двудомная	Sol gr	Cop <sub>1</sub> gr	-
Купальница азиатская	Sol	Sol	Sol
Купырь лесной	Sol	-	-
Крестовник дубравный	Sol-Sp gr	Sol	Sol
Кочедыжник женский	Sol	Sp gr	Sol
Лабазник вязолистный	Sol gr	-	-
Лилия кудреватая	Un	Sol	Un
Лук победный	Sol gr	-	-
Майник двулистный	Sp	Sol-Sp	Sol-Sp
Медуница мягчайшая	Sol	Sol	Sol
Мителла голая	Sol	Sol	Sp
Недотрога обыкновенная	Cop <sub>1</sub> gr	-	Un
Незабудка	Sol	-	-
Норичник узловатый	Un	-	Un
Ожика волосистая	-	Sol	Sol
Осока большехвостая	Sol-Sp gr	Sp gr	Sol-Sp gr
Осот разнолистный	Sp	Sol	Sol
Папоротник линнея	Sol-Sp gr	Sp-Cop <sub>1</sub> gr	Sp-Cop <sub>1</sub> gr
Перловник поникший	Sol-Sp gr	Sol	Sol
Плаун годовалый	Un	Sol	Sol
Подмаренник северный	Sol-Sp gr	Sol	Sol
П. трехцветковый	Sol-Cop <sub>1</sub> gr	Sol	Un
Реброплодник уральский	Sol	Sol	Sol
Седмичник европейский	Sol	Sol	Sol
Синюха голубая	Sol	-	-
Скерда сибирская	Sp	Sol	Sol
Страусник чернокоренный	Sol	Sol gr	-

Таблица 2 (окончание)

1	2	3	4
Фегоптерис связывающий	-	Sol	Un
Фиалка одноцветковая	Sol	Sol	Sol
Хвощ луговой	Cop <sub>1</sub>	Sol	Sol
Х. лесной	Sol-Sp gr	Sol gr	-
Хохлатка сибирская	Sol-Sp gr	-	Un
Цирцея	Sol-Sp gr	Sol-Sp gr	Sol
Чемерица Лобеля	Un	-	Un
Чина весенняя	Sol	Sol	Sol
Ч. Гмелина	Sol-Sp gr	Sol-Sp gr	Sol
Щитовник игольчатый	Sp	Sp-Cop <sub>1</sub> gr	Sol
Чистец лесной	Sol	-	Un
Ясколка	Sp-Cop <sub>1</sub> gr	Sol	Sol
Яснотка	Un	-	-
<b>Всего видов</b>	<b>61</b>	<b>48</b>	<b>51</b>

В сравнении с контролем в частично дефолированном пихтарнике общее проективное покрытие травяного покрова повысилось на 10-20%, в шелкопряднике – на 50-60%. Моховой покров в шелкопряднике полностью деградировал уже в первый год после вспышки. До дефолиации общее проективное покрытие мхов достигало 60%, их масса – 0.4 т/га. В моховом покрове доминировали *ритидиладельфус*, *мниум*, *плеуроциум*. После дефолиации в свежем шелкопряднике масса их по сравнению с контролем снизилась в 1.5 раза. Доля сохранившихся зеленых мхов в проективном покрытии напочвенного покрова достигала менее 10% (отдельные пятна, приуроченные к деструктивному валежу).

Моховой покров частично обесхвоенного пихтарника по обилию, проективному покрытию и доминированию образующих его видов практически не отличался от контроля. Общее проективное покрытие мхов достигало 60-70%, доминировали *плеуроциум*, *ритидиладельфус*, но при этом масса зеленых мхов увеличилась в 2.1 раза по сравнению с контролем.

Запасы надземной массы древостоя в пихтарнике до дефолиации составляли 200 т/га. В первый год после вспышки в надземной фитомассе произошли изменения. Хвоя, переработанная гусеницами сибирского шелкопряда, преобразовавшись в зоогенный опад включилась в биологический круговорот, остальная часть погибшего древостоя депонировалась в виде мортмассы. Изменения в фитомассе коснулись также и подлеска. Так, в шелкопряднике масса листьев у черемухи и красной смородины увеличилась более, чем в 2 раза по

сравнению с контролем, а в частично обесхвоенном пихтарнике масса листьев всех видов кустарников сохранилась на уровне контроля.

В первый год после дефолиации наиболее существенные изменения произошли в надземной фитомассе напочвенного покрова. Наряду с общим увеличением массы травостоя (масса трав в неповрежденном пихтарнике – 66.3 г/м<sup>2</sup>, в шелкопряднике – 275.8, в частично обесхвоенном – 106.5 г/м<sup>2</sup>) изменилась структура запасов. В свежем (однолетнем) шелкопряднике, где сменился состав доминантов, повысились запасы надземной фитомассы травянистых растений всех эколого-ценотических групп, за исключением таежного мелкотравья. Таежное мелкотравье, доминирующее в неповрежденном пихтарнике, где на его долю приходилось 58%, в шелкопряднике утратило свою доминирующую роль и его запасы снизились до 7%.

В составе нижних ярусов растительности шелкопрядника стали доминировать крупные травы. Доля их в структуре фитомассы резко увеличилась и в совокупности составила 61%, в то время как в контроле и в частично обесхвоенном пихтарнике она оставалась практически одинаковой: 28% и 29% соответственно (табл. 3).

Таблица 3

Запасы надземной фитомассы травяно-кустарничкового яруса в поврежденных пихтарниках, (г/м<sup>2</sup> абс. сух. массы; в скобках % от общей фитомассы живого напочвенного покрова)

Эколого-ценотические группы растений	Степень дефолиации пихтарника		
	контроль	100%	60%
Злаки	3.6(5)	65.5(24)	34.3(32)
Осочка	6.3(9)	24.3(8)	5.9(8)
Лесолуговое разнотравье	4.7(8)	10.8(8)	9.2(9)
Мезофитное крупнотравье	12.9(20)	147.8(53)	19.9(20)
Таежное мелкотравье	38.4(58)	20.8(7)	33.4(31)
Всего	66.3(100)	275.8(100)	106.5 (100)

В сравнении с контролем, абсолютная масса крупных трав в шелкопряднике увеличилась всего в 9 раз, а злаков – в 18 раз. Это позволяет предполагать, что наблюдаемое нами доминирование видов

лесного крупнотравья в свежем шелкопряднике является кратковременным. В дальнейшем, учитывая, что вейник является одним из наиболее конкурентноспособных видов травянистых растений в трансформированных лесных экосистемах (Перевозникова, 1993), можно прогнозировать стадию злакового сообщества, продолжительность которой, при отсутствии пожаров, будет ограничиваться временем образованием сомкнутого древесного яруса. Пожары, являясь постоянным модифицирующим фактором сукцессий таежных лесов, способны увеличивать временной интервал ее существования на 20-30 лет.

Явно изменился физиономический облик растительного сообщества. Эти изменения, в первую очередь, произошли в проективном покрытии, облики, высоте и массе видов травянистых растений. Так, до дефолиации средняя высота первого яруса травяного покрова при общем проективном покрытии 60-70% составляла 80-90 см, масса одной особи варьировала от 1 до 6.5 г в абсолютно сухом состоянии. В шелкопряднике уже в первый год после дефолиации проективное покрытие увеличилось до 100% , высота некоторых видов лесного крупнотравья (скерда сибирская, борщевик рассеченолистный, осот разнолистный, дудник лесной и василистник малый) достигла 150-200 см, а абсолютно сухая масса одного растения из этой эколого-ценотической группы превышала 100 г. Абсолютно сухая масса бора развесистого достигала 46.1 г/м<sup>2</sup>, василистника - 7.2 г/м<sup>2</sup>, борца высокого - 3.2 г/м<sup>2</sup>. В напочвенном покрове шелкопрядника сохранилась мозаичность, сходная с напочвенным покровом неповрежденного пихтарника. Подобная реакция травяного покрова отмечена Д.И. Назимовой и П.М. Ермоленко (1984) для производных черневых лесов Западного Саяна. Для них характерно господство в нижних ярусах растительности крупных папоротников и лугово-лесного крупнотравья (Назимова и др., 2001).

Однако, на третий год после дефолиации морфоструктура травяного покрова шелкопрядника изменилась: при проективном покрытии 100% снились как его максимальная высота крупных трав (до 120 см), так и их встречаемость, жизненность таких лесных трав, как скерда, борщевик, василистник, дудник, реброплодник. Продуктивность вейника тупоколоскового увеличилась с 1.1 до 7.8 г/м<sup>2</sup>, бальзамина - с 0.6 до 4.1 г/м<sup>2</sup>, а бора развесистого, наоборот, снизилась со 46.0 до 10.6 г/м<sup>2</sup> абсолютно сухой массы; при этом значительно сократилось число генеративных побегов. Снизилась доля крупных трав в структуре запасов надземной фитомассы. Характер произрастания доминирующих видов пятнисто-зарослевый, что свидетельствует о невыработанности структуры покрова и, по-



видимому, является отличительным признаком перехода сукцессии на другую стадию.

Сопоставляя полученные данные, можно заключить, что выделение в сукцессионном процессе дефолированных пихтарников стадии свежих шелкопрядников, правомерно и обусловлено особенностями морфоструктуры напочвенного покрова в первые два года после дефолиации. Физиономическое сходство с нарушенными фитоценозами черневых лесов Западного Саяна связано не только с наличием элементов субнеморальной и неморальной флоры (такие виды, как кислица, бор развесистый, воронец красноплодный, подмаренник трехцветковый, чистец лесной), но и с поступлением в почву дополнительного количества органического вещества в виде зоогенного опада. На восточном более континентальном макросклоне Енисейского кряжа (Усольский лесхоз), где эти представители широколиственных лесов встречаются крайне редко, также наблюдалось кратковременное разрастание видов травянистых растений, чувствительных к плодородию почв.

В частично обесхвоенном пихтарнике участие злаков и таежного мелкотравья в структуре запасов фитомассы практически одинаково (32% и 31%), при этом масса злаков по сравнению с контролем увеличилась в 9.5 раза. Доля крупных трав и осоки большехвостой практически одинакова с контролем (табл. 3). Есть основания предполагать, что трансформация напочвенного покрова в другой тип может произойти лишь в том случае, если древостой утратит свою эдифицирующую функцию.

Структура надземной фитомассы и соотношение ее элементов не зависели от степени повреждения древостоя. Доля живого напочвенного покрова, как наиболее подвижного компонента в надземной фитомассе, во всех исследованных типах сообществ, составляла 1-1.4% от общей фитомассы древостоя. Интересно, что это соотношение имеет, по-видимому, универсальный характер. Так, согласно данным И.Е. Кузикова (1979), рассчитавшего соотношение компонентов фитомассы зеленомошных пихтарников на Енисейском кряже, количество живого органического вещества в напочвенном покрове составляет 1-3% от общей надземной фитомассы.

Травянистые растения играют важную роль в круговороте минеральных веществ в ценозах темнохвойной тайги. В зависимости от типа и структуры биоценоза в почву возвращается различное количество азота и зольных элементов. Хвойные растения возвращают на поверхность почвы с годичным опадом только часть элементов питания, вовлекаемых в биологический круговорот. Основным поставщиком элементов питания в почву служит мягкая фракция опада (листва древесных растений и опад живого

напочвенного покрова). Благодаря высокой зольности, эта фракция опада играет ведущую роль в возврате химических элементов в почву.

В сравнении с хвоей, опад лиственных пород характеризуется повышенной удельной скоростью разложения. Это связано с меньшей концентрацией лигнина, липидов и дубильных веществ, обогащенностью свежего опада азотом, более узким соотношением органических и минеральных компонентов, преобладанием кальция среди зольных элементов, а также особенности строения листьев (Чагина и др., 1968; Гришина, 1986).

Эти факторы определяют предпочтение лиственного опада почвенными беспозвоночными-сапрофагами. Измельченные и частично пропущенные через кишечный аппарат беспозвоночных остатки листьев представляют собой более благоприятную по сравнению с хвойными подстилками экологическую среду для деятельности микрофлоры (Ведрова и др., 1989; Ведрова, 1997). Скорость разложения хвойных подстилок в 1.5-2 раза ниже, чем лиственных, целлюлозоразрушающая способность почв под лиственными породами достигает 61-84%, под хвойными – 32-48% (Попова, 1998).

Суммарный запас элементов в опаде различается по типам леса и зависит от количества поступившего на поверхность почвы травяного опада (Кулагина, 1978; Лащинский и др., 1983). Так, доля трав в составе опада в шелкопряднике достигает 75%, частично дефолированном – 27%, в неповрежденном пихтарнике – 16%. Вероятно, в дальнейшем, при смене в шелкопряднике напочвенного покрова с доминированием крупных трав на злаковый и последующим образованием сомкнутого древесного яруса, доля трав в опаде уменьшится и, следовательно, несколько снизится поступление элементов с травяным опадом.

Количество растительного опада, поступившего на почву в неповрежденном древостое составило  $419.8 \text{ г/м}^2$ , в шелкопряднике –  $366.6$ , а в частично обесхвоенном –  $396.2 \text{ г/м}^2$  абсолютно сухой массы. Основу опада в ненарушенном фитоценозе составляла хвоя (46%). Её доминирование определило свойства, биологическую активность и скорость деструкции лесных подстилок. В дефолированных фитоценозах поступление хвои в опад снизилось до 4%, в частично обесхвоенном - до 22%. Значительное место в структуре опада занимали мелкие веточки (диаметром до 2 мм). В неповрежденном пихтарнике они занимали 45%, в поврежденном - 57%, в шелкопряднике - 66%. В дефолированных древостоях заметно увеличилась масса мягкой фракции опада (ветошь трав и листья деревьев и кустарников). Ее доля в структуре опада в полностью и частично обесхвоенном

пихтарниках возросла по сравнению с контролем в 2-6 и в 2-4 раза соответственно (табл. 4).

Таблица 4

Структура запасов растительной органики в пихтарниках, через год после повреждения сибирским шелкопрядом

Фракции	Степень дефолиации		
	0% (контроль)	60%	100%
Подстилка, г/м <sup>2</sup>	1456.4	894.0	1379.8
Опад, г/м <sup>2</sup>	419.8	396.2	366.5
в т.ч., %			
хвоя	46	22	4
ветошь трав	6	10	13
веточки до 2 мм	45	57	66
листья	3	11	17
мхи, г/м <sup>2</sup>	41.4	87.2	25.2
травы, г/м <sup>2</sup>	66.3	106.2	275.8
Всего наземной органики, т/га	19.8	14.8	20.5
Подстилочно-опадный коэффициент	3.5	2.3	3.8
Коэффициент деструкции подстилки, %/год	22	31	21

Накопление подстилки определяется количеством и характером поступления на почву органического материала и условиями его разложения. Из органического материала, поступающего на поверхность почвы, к быстро разлагающемуся компоненту можно отнести травяной опад. Скорость разложения опада можно косвенно оценить по содержанию в нем ветоши трав в период максимального разложения опада. В середине вегетации, когда поступления травяного опада минимальны, в неповрежденном фитоценозе доля неразложившейся травяной ветоши в опаде составила 41%, в шелкопряднике – 17%, в частично обесхвоенном пихтарнике – 37%.

Количество и качество растительной органики, поступившей на поверхность почвы в виде опада, определяет условия формирования и биологическую активность подстилок, аккумулирующих питательные вещества и зольные элементы. В середине вегетации запасы подстилки неповрежденного пихтарника достигали 1456.6 г/м<sup>2</sup>

абсолютно сухой массы при средней мощности 2.5 см и объемной массе 0.060 г/см<sup>3</sup>. В первый год после дефолиации в шелкопряднике отмечалось снижение массы подстилки до 1379.8 г/м<sup>2</sup>, при этом ее мощность возросла до 3.5 см, объемная масса снизилась до 0.039 г/см<sup>3</sup>. В частично поврежденном пихтарнике значения этих показателей составляли соответственно – 894 г/м<sup>2</sup>, 2.0 см и 0.049 г/см<sup>3</sup>.

Скорость разложения органического материала оценивается по подстилично-опадному коэффициенту, представляющему отношение запасов органического вещества в подстилке к ежегодному растительному опад (Олсон, 1963). Подстилично-опадный коэффициент показывает, насколько быстро происходит гумификация и минерализация опада данного года; при высоких темпах разложения он имеет более низкую величину. Величина подстилично-опадного коэффициента зависит от гидротермического режима почвы, ее биологической активности, фракционного состава опада и условий его разложения. Из хвойных пород (по Е.Г. Чагиной, 1968), самая низкая скорость разложения опада (в среднем 30-35% в год) отмечена для хвои кедра и пихты.

Соотношение слоев подстилки и опада определяет особенности разложения и степень минерализации органического вещества. Увеличение запасов подстилки указывает на снижение скорости этих процессов. Несмотря на то, что в шелкопряднике подстилки сильно разложены (масса, потерявшая клеточное строение, составляет свыше 50%), подстилично-опадный коэффициент здесь несколько выше, чем в неповрежденном фитоценозе. Это, вероятно, обусловлено помимо изменения гидротермических условий, во-первых, одноразовым поступлением большого количества зоогенного опада в год дефолиации; во-вторых, иным, чем под пологом древостоя, качественным составом поступившей на поверхность почвы растительной органики.

Через год после вспышки оказалось, что разложение опада более интенсивно протекало не в шелкопряднике, а в частично обесхвоенном пихтарнике. Отношение подстилки к опад здесь – 2.3 (табл. 4). Масса травостоя, по сравнению с контролем, увеличилась всего в 1.6, мхов - в 2.1 раза. Запасы трав в после частичной дефолиации древостоя были на 38% меньше, а мхов, наоборот, на 29% больше, чем в полностью дефолированном шелкопряднике.

Вероятно, поступление на поверхность почвы в этом фитоценозе сниженной, по сравнению с полностью дефолированным древостоем, дозы органического удобрения в виде зоогенного опада способствовало улучшению азотного питания, что в первую очередь отразилось на развитии мхов. Косвенным подтверждением этого являются опыты с внесением разных доз азотных удобрений,

проведенные в сосняках Среднего Приангарья. А.И.Бузыкин и др. (1996) показали, что внесение больших доз азота вызвало ухудшение жизненного состояния мхов и лишайников; малые же дозы азота практически не влияли на развитие мохового покрова, но стимулировали рост брусники и толокнянки. В экспериментах на юге Швеции азотная подкормка не оказала немедленного влияния на мхи, однако через год наблюдалась деградация мохового покрова, возможно, в связи с ингибирующим эффектом, который оказывает накопление азота в тканях бриофитов (Gunnarsson, Rydin, 2000; Aerts et al., 2001).

В целом, если сравнивать действие зоогенного опада с действием азотных удобрений, можно заключить, что при частичной дефолиации древостоя, когда не нарушаются его средообразующие функции, зоогенный опад стимулировал развитие нижних ярусов растительности, причем показатели обилия, проективного покрытия и структура напочвенного покрова оставались практически неизменными. В случае полной дефолиации и гибели древостоя равновесное состояние лесного биоценоза нарушается. При этом наблюдалось увеличение продуктивности как отдельных видов травянистых растений, так и целых эколого-ценотических групп. Одновременно зоогенный опад, воздействуя на мхи и травянистые растения, может не только стимулировать, но и лимитировать или даже ингибировать рост и развитие отдельных составляющих напочвенного покрова. Это незамедлительно отражается на структуре запасов наземной фитомассы шелкопрядников.

### Заключение

Удаление или повреждение древостоя в очаге сибирского шелкопряда повлекло за собой изменение параметров лесорастительной среды и трансформацию ценотического компонента биоценоза, в результате чего пихтарник мелко-зеленомошный уже в первый год после дефолиации трансформировался в злаково-крупнотравный фитоценоз шелкопрядника. При частичной дефолиации структура растительного покрова пихтарника сохранилась. Изменения ценотического компонента в первую очередь касались запасов наземной фитомассы. В первый год после дефолиации в шелкопряднике наряду с изменением запасов подстилки изменились ее структура, мощность и объемная масса. Растительный опад, поступивший на поверхность почвы, также различался как по массе, так и по компонентному составу. Таким образом, в структуре запасов наземной фитомассы пихтарника мелко-зеленомошного уже в первый год после дефолиации проявились

существенные перестройки, приводящие к изменениям в направленности и скорости процессов деструкции растительной органики.

## Литература

Атлас Красноярского края и Республики Хакасии. Новосибирск: Роскартография, 1994.- 83 с.

Баранчиков Ю.Н., Баранов А.А., Вишнякова З.В., Дмитриенко В.К., Новиков А.П., Перевозникова В.Д., Шишкин А.С., Яновский В.М. // Экологический мониторинг лесных экосистем. Тез. докл. Всерос. совещания. Петрозаводск: КарНЦ, 1999. - 68 с.

Баранчиков Ю.Н., Перевозникова В.Д., Вишнякова З.В. // Современные проблемы почвоведения Сибири / Материалы Межд. научн. конф. - Томск: ТГУ, 2000.- Т. 2.- С. 240-282.

Баранчиков Ю.Н., Харитонченко Р.П. // Роль подстилки в лесных биогеоценозах. М.: Наука, 1983.- С. 18-19.

Бузыкин А.И., Прокушкин С.П., Пшеничникова Л.С. // Лесоведение, 1996.- № 3.- С. 3-15.

Василевич В.И. Статистические методы в геоботанике.- Л.: Наука, 1969.- 232с.

Ведрова Э.Ф. // Почвоведение.- 1997. - № 2. - С. 216-223.

Ведрова Э.Ф., Шугалей Л.С., Безкоровая И.Н. // Тез. Докл. Научно-практ.- Хабаровск, 1989.- С. 77-79.

Горбачев В.Н. Почвы Нижнего Приангарья и Енисейского края.- М.: Наука, 1967.- 138 с.

Гришина Л.А. Гумусообразование и гумусное состояние почв.- М.: МГУ, 1986.- 243 с.

Иерусалимов Е.Н. // Обменные процессы в биогеоценозах.- М.: Наука, 1984.- С. 57-84.

Коломиец Н.Г. // Труды по лесному хозяйству Западной Сибири. - Новосибирск: Кн. изд-во, 1957. - Вып. № 3. - С. 61-76.

Корсунов В.М., Ведрова Э.Ф. Диагностика почвообразования в зональных лесных почвах.- Новосибирск: Наука, 1982.- 160 с.

Красинский Н.П., Волгина К.В., Коломиец Н.Г. // Труды по лесному хозяйству Западной Сибири. - Новосибирск: Кн. изд-во, 1957. - Вып. 3. - С. 77-84.

Кузиков И.Е. Изменения фитомассы в пихтарниках зеленомошного типа в различных климатических условиях.- Автореф. канд. с/х наук. Красноярск, 1979.- 24 с.

Кулагина М.А. // Продуктивность сосновых лесов.- М.: Наука, 1978.- С. 90-161.

Куликов М.И. // Продуктивность и восстановительная динамика лесов Западной Сибири. //Труды по лесному хозяйству.- Новосибирск: Наука, 1971.- Вып. 9.- С. 159-178.

Лацинский Н.Н., Корсунов В.М., Шоба В.Н. // Роль подстилки в лесных биогеоценозах.- М.: Наука, 1983.- С. 115-116.

Назимова Д.И., Ермоленко П.М. // Динамика лесных биогеоценозов Сибири.-Новосибирск: Наука, 1980.- С. 54-87.

Назимова Д.И., Молокова Н.И., Степанов Н.В., Дробушевская О.В. //Лесные стационарные исследования: методы, результаты, перспективы./ Материалы совещания.-Тула: Гриф и К<sup>0</sup>, 2001.- С. 233-236.

Попова Э.П. // Лесное хозяйство.- 1998.-Вып. 2.- С. 34-36.

Перевозникова В.Д. // Сиб. биол. журн.- 1993.-Вып.6.- С. 49-55.

Родин Л.Е., Базилевич Н.И. Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности земного шара. М.-Л.: Наука, 1965.- 254 с.

Чагина Е.Г. // Лес и почва. Красноярск, 1968.- С. 494-60

Шенников А.П. Введение в геоботанику.- Л.: ЛГУ, 1964.- 446 с.

Aerts R., Wallen B., Malmer N., DeGaluve H. // Journal of Ecol.- 2001. – V.89. – P.292-299.

Gunnarsson U., Rydin H. // New Phytologist.- 2000. – V. 147. – P. 527-537.