

**БИОРАЗНООБРАЗИЕ И СУКЦЕССИОННЫЙ СТАТУС
СТАРОВОЗРАСТНЫХ ТЕМНОХВОЙНЫХ ЛЕСОВ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ**

О.В.Смирнова¹, М.В.Бобровский², Л.Г.Ханина³, В.Э.Смирнов³

¹*Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, г. Москва*

²*Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, г. Пушкино*

³*Институт математических проблем биологии РАН, г. Пушкино*

Обобщены результаты исследований темнохвойных лесов модельных регионов Европейской России. На основе современных количественных методов обработки геоботанических и почвенных данных проведена типизация темнохвойных лесов; определены основные параметры структурного и видового разнообразия выделенных типов. Дана оценка сукцессионного состояния выделенных типов темнохвойных лесов и для каждого типа составлены прогнозы изменения биоразнообразия в ходе сукцессий. Выявлены типы темнохвойных лесов в максимальной степени отражающие особенности доисторических таежных лесов.

Темнохвойные леса, типология, параметры, видовое и структурное разнообразие, сукцессии, квазиклимат

Решение проблем мониторинга и сохранения биоразнообразия лесной растительности должно основываться на теоретических представлениях о ее составе и структуре, сформировавшихся при отсутствии антропогенных воздействий и природных катастроф, а также на натуральных описаниях наименее нарушенных лесных сообществ [40]. В бореальных (таежных) лесах Европейской России в таком качестве обычно рассматривают старовозрастные или разновозрастные темнохвойные леса. Однако анализ литературы, посвященной темнохвойным лесам Европейской России [6, 7, 11, 18, 22, 23, 25, 50, 51, 52], и собственные исследования [8, 30, 42, 44] показали, что и эти леса, в большинстве своем, испытали антропогенные, в том числе пирогенные, воздействия и представлены сукцессионными сообществами, видовое и структурное разнообразие которых существенно различно. Дальнейшая судьба этих сообществ также может быть разной вследствие разности протекающих сукцессионных процессов.

В связи с этим в работе были поставлены задачи: описать и типизировать сообщества старовозрастных темнохвойных лесов модельных регионов Европейской России; оценить их видовое и структурное разнообразие; определить их сукцессионный статус и составить предварительные прогнозы изменения биоразнообразия в ходе сукцессий.

Сложность сукцессионного анализа таежных лесов Европейской России определяется практически полным отсутствием в них климаксных экосистем, которые в доагрикультурный период включали как теневыносливые (виды рода ель, пихта сибирская, кедр), так и светолюбивые (сосна обыкновенная, лиственница сибирская, осина, виды рода береза, ива и др.) деревья. Климаксные экосистемы представляли собой сложный комплекс собственно лесных участков, где устойчиво возобновлялись теневыносливые виды, и зоогенных полей, сформированных копытными, где развивался подрост светолюбивых видов деревьев. Более подробно организация климаксных лесных экосистем рассмотрена ранее [40]. После уничтожения диких копытных возобновление светолюбивых видов стало возможно только на ранних этапах демулационных сукцессий после пожаров, рубок, распахов, а возобновление теневыносливых видов могло устойчиво осуществляться и при отсутствии деятельности человека. В этом случае при достаточном времени спонтанного развития леса (в течение жизни нескольких поколений деревьев) формировались теневые разновозрастные леса с эдификаторами из поздне-сукцессионных видов. Поскольку в этих теневых лесах устойчиво возобновляться может только часть видов деревьев из региональной флоры, то такие леса было предложено называть квазиклимаксными [40].

Квазиклимаксные таежные (бореальные) леса характеризуются следующим набором признаков [13, 14, 38, 40, 42, 44, 54, 64]:

- 1) наличие устойчивого потока поколений в ценопопуляциях темнохвойных видов деревьев: ели, пихты, кедра;
- 2) максимально возможное в данных экологических условиях видовое разнообразие (видовое богатство и видовая насыщенность);
- 3) одновременное присутствие в травяном покрове видов разных эколого-ценотических групп, в первую очередь лесных - неморальной, бореальной, боровой и ольшаниковой (нитрофильной), а также сборной - опушечно-высокотравной;
- 4) наличие окон возобновления и ветровально-почвенных комплексов разных этапов развития;
- 5) отсутствие следов рубок и пожаров в растительном покрове.

Сукцессионный статус конкретных растительных сообществ можно определить по степени реализованности предложенного набора признаков или, другими словами, по степени отклонения конкретного сообщества от квазиклимаксного.

Отметим, что почва значительно дольше, чем растительность, хранит следы антропогенных и прочих воздействий, поэтому под квазиклимаксными лесами можно

найти разнообразные варианты почвы. В идеальном случае – случае стабильного, климаксного состояния почв (когда внешних по отношению к экосистеме воздействий либо не было, либо они были так давно, что их следы уже незаметны), почва имеет недифференцированный (слабодифференцированный) профиль, мощность органического (модер-, модер-мулльгумусного) горизонта в котором соответствует глубине расположения опорных корней деревьев и западин, образующихся вследствие вывалов деревьев [3, 33]. Соответственно, основным критерием сукцессивности почвенного покрова может служить присутствие в профиле значительных морфологических неоднородностей на глубине меньшей, чем глубина биогенных педотурбаций.

МОДЕЛЬНЫЕ ТЕРРИТОРИИ

С целью нахождения наименее антропогенно (в том числе пирогенно) нарушенных темнохвойных лесов исследовались наиболее хорошо сохранившиеся таежные массивы республик Карелии, Коми и Пермской области [54, 55].

В равнинной части республики Коми исследовались лесные массивы на территории пяти административных районов в пределах 60–64° с.ш. и 47–54° в.д. на высоте 180–250 м над ур. моря. В Ухтинском районе - в верховьях р. Ухты и р. Воль, в Усть-Куломском районе - в верховьях р. Нем и в бассейне р. Воль, в Удорском районе - в долине р. Кула и в верховьях р. Вашка, в Прилузском и Койгородском районах - в верховьях р. Седка и р. Суран.

В низко- и среднегорной части республики Коми и Пермской области обследованы лесные массивы на территории двух заповедников: 1) Печоро-Илычского (Коми) в бассейнах рек Б. Шежим, Яков-Рассоха, Луговая, Шостковка (правые притоки р. Печора) в пределах 61–62° с.ш. и 56–58° в.д., 250–400 м. над ур. моря; 2) Вишерского (Красновишерский район Пермской области), 61° с.ш. и 59° в.д., 300–550 м над ур. моря.

В низко- и среднегорной части республики Карелия обследованы лесные массивы на территории Калевальского и Муезерского районов (Костомукшский заповедник и его окрестности) в пределах 64° с.ш. и 30° в.д., 200–250 м над ур. моря, а также на территории Лоухского района (северная часть Пяозерского лесхоза в окрестностях горы Сизэпитунтури) в пределах 66° с.ш. и 30° в.д., 250–350 м над ур. моря.

Все обследованные участки расположены в пределах бореальной лесной полосы [4, 8] в зонах средней и северной тайги. Основные характеристики климата, рельефа и растительности этих территорий опубликованы [2, 8, 10, 34, 50, 51]. В работе представлены результаты исследований темнохвойных лесов плакоров, склонов и долин малых рек и ручьев, за исключением заболоченных лесов и лесных болот.

Эдификаторами изученных лесов в республике Коми и Пермской области были *Picea obovata* и *Abies sibirica*. Кроме того, в восточных частях республики Коми и Пермской области в большинстве сообществ темнохвойных лесов встречался *Pinus sibirica*. В Карелии единственный эдификатор - *Picea fennica* – гибридная форма *Picea abies* и *P. obovata* [48]. Постоянное участие в составе древостоя принимала *Betula pubescens*. Средний возраст деревьев верхнего яруса на разных участках лесов Коми и Пермской области составил 100–180 лет, Карелии – 120–240 лет. Максимальный отмеченный возраст ели как для лесов Коми и Пермской области, так и для Карелии - 380 лет.

Выбор модельных территорий был определен чрезвычайной редкостью антропогенно (в том числе пирогенно) малонарушенных участков таежных лесов. Темнохвойные леса, характеризующиеся минимальными антропогенными воздействиями, были обнаружены на Европейском севере России главным образом в горных районах – на низко- и среднегорных территориях республики Карелия и на Урале. Отдельные рефугиумы таежных лесов были обнаружены на равнинной территории Коми, в труднодоступных районах, расположенных в основном на границах административных образований. Вследствие редкости и уникальности антропогенно малонарушенных таежных участков, мы посчитали целесообразным проанализировать в одном ряду как участки старовозрастных темнохвойных лесов, найденные в северной тайге на западе бореальной полосы европейской России (в республике Карелия), так и участки, найденные в средней тайге на востоке рассматриваемой бореальной полосы (на Урале). Выявление общих структурных черт таких лесов при понимании их природных различий является одной из существенных задач настоящей работы.

МЕТОДЫ СБОРА И АНАЛИЗА ДАННЫХ

Сбор данных проводился в 1996–2003 годах. Во всех перечисленных пунктах были сделаны геоботанические описания на квадратных площадках размером 100 м². Балловые оценки покрытия-обилия проводили по методике Браун-Бланке [30]. При

выделении ярусов использовали принятую в популяционной биологии шкалу онтогенетических состояний растений [12, 47] и относили к ярусу А (древесный ярус, древостой) все генеративные и сенильные деревья, к ярусу В (кустарниковый ярус, или подлесок вместе с подростом) – иматурные второй подгруппы и виргинильные деревья, а также генеративные и сенильные кустарники, к ярусу С (травяно-кустарничковый ярус) – иматурные первой подгруппы, ювенильные и проростки деревьев и кустарников, а также травы и кустарнички, к ярусу D (мохово-лишайниковый ярус) – напочвенные моховидные и лишайники. Такой подход позволил составить предварительное представление о полночленности онтогенетической структуры ценопопуляций деревьев [39]. Более полное представление о наличии устойчивого потока поколений в ценопопуляциях ели как основного эдификатора темнохвойных лесов было получено на пробных площадях размером 0.25 га в основных типах ельников Карелии и пихто-ельников Коми, где был проведен учет онтогенетического состояния и жизненности всех особей ели во всех ярусах по разработанным методам [12, 36]. У модельных деревьев разных видов в ярусе А определяли абсолютный возраст и размеры радиальных приростов. На некоторых пробных площадях размером 0.25 га в Карелии проведено сплошное кернение. Всего для ельников Карелии проанализированы с использованием бинокля 170 кернов, для пихто-ельников Коми 160 кернов.

В геоботанических описаниях фиксировалось наличие окон в древостое и ветровально-почвенных комплексов (ВПК) разного возраста и размеров; наличие валежа разных стадий разложения, следы рубок и пожаров [30].

Макроморфологическое строение почв в ельниках Карелии описано по 49 почвенным прикопкам (глубиной 60-70 см), в пихто-ельниках Коми и Пермской области по 82 почвенным разрезам (глубиной до 2 м) и прикопкам. Названия основных типодиагностических горизонтов приведены по «Классификации почв России» [20]. При описании почв специальное внимание уделяли негоризонтным морфологическим признакам, наличию включений углей и характеру их распространения в профиле. Макроморфологические методы, разработанные ранее [33], позволяют реконструировать историю воздействий на биогеоценоз. При этом профиль рассматривается как мозаика морфонов, образование которых есть результат экзогенных (рубки, пожары, распашки) и эндогенных (вывалы деревьев, деятельность педофауны и др.) воздействий на биогеоценоз. Последовательность и интенсивность

различных воздействий устанавливается при анализе материала, заполняющего формы (морфоны) разного возраста.

В анализ были включены геоботанические описания темнохвойных старовозрастных и разновозрастных лесов с доминированием ели и/или пихты в древостое и с участием кедра: 240 описаний в равнинной части Коми, преимущественно в среднетаежной зоне; 159 описаний в низко-среднегорной части Коми и Пермской области в средне- и северотаежной зонах; 117 описаний в низко-среднегорной части Карелии, преимущественно в северотаежной зоне. Анализ растительности, представленный в данной работе, проведен в основном по сосудистым растениям, в качестве дополнительной информации использованы данные о видовом составе мхов. Мхи были определены Е.А. Игнатовой.

Для анализа структуры травяно-кустарничкового яруса все виды сосудистых растений были разделены на следующие эколого-ценотические группы [8]: А. собственно лесные виды: неморальные (Nm), бореальные (Br), нитрофильные (Nt), боровые (Pn); Б. высокотравные виды (ТН) - светолюбивые опушечные виды неморальной, бореальной и нитрофильной групп; В. луговые виды (Md); Д. – виды низинных болот, прибрежно-водные, внутриводные и виды свежего аллювия (Wt), Г. – виды олиготрофных болот (Olg).

Типизация сообществ проводилась в несколько этапов. На первом этапе по географическому признаку были разделены ельники республики Карелия и пихто-ельники республики Коми и Пермской области. Далее определяли положение растительных сообществ в макрорельефе: выделяли сообщества на равнинных и на низко-среднегорных позициях (этот этап проводился только для пихто-ельников, т.к. все исследованные ельники республики Карелия расположены на низко-среднегорных позициях). На следующем этапе определяли положение сообществ в мезорельефе: выделяли сообщества на плакорах/склонах и на приручьевых/пойменных позициях. Наконец, была дана физиономическая характеристика растительного покрова по доминирующим видам и эколого-ценотическим группам видов трав и кустарничков в ярусе С. Принадлежность описаний к тому или иному типу сообщества уточняли по результатам кластеризации и ординации описаний (с учетом баллов покрытия-обилия видов) по методике, предложенной Л.Г.Ханиной с соавторами [46].

Кластерный анализ проводили по (бета-) гибкой стратегии [45]; в качестве меры расстояния использовали меру, основанную на количественном коэффициенте Сьеренсена. Ординацию геоботанических площадок проводили методом непрямого

градиентного анализа - анализа соответствий с удаленным трендом (Detrended Correspondence Analysis, DCA [58]). Качество ординации оценивали путем расчета коэффициентов детерминации между двумя матрицами расстояний: первая состояла из относительных евклидовых расстояний между каждой парой описаний, вторая - из расстояний между описаниями в ординационном пространстве. Коэффициент детерминации в этом случае позволяет оценить, насколько хорошо ординация воспроизводит расстояния между объектами в исходном многомерном пространстве [61].

Для интерпретации осей ординации рассчитывали коэффициенты корреляции Пирсона между координатами описаний и их экологическими характеристиками по методике, предложенной Перссоном [63]. Экологические характеристики описаний были получены как средневзвешенные баллы освещенности (L), увлажнения (H), кислотности (R), обеспеченности почвы азотом (N), температурного режима (T) и континентальности климата (K) по соответствующим характеристикам видов из экологических шкал Г.Элленберга [56].

Для сообществ выделенных типов рассчитывали средние и диапазоны значений экологических факторов по шкалам Г.Элленберга, а также: а) общее число видов сосудистых растений (флористическое богатство), в том числе видов деревьев, кустарников, трав и кустарничков, общее число видов различных эколого-ценотических групп; б) среднее число видов сосудистых растений на 100 м² (средняя видовая насыщенность), в том числе среднее число видов деревьев, кустарников, трав и кустарничков, среднее число видов различных эколого-ценотических групп; в) списки константных и доминантных видов.

Константность видов выражалась в баллах, которые рассчитывались по следующей схеме: 1 класс – вид присутствовал не более чем на 20% площадок, 2 класс – от 20 до 40% площадок, 3 класс - от 40 до 60%, 4 класс – от 60 до 80%, 5 класс – более 80%. Виды, относящиеся к 4 или 5 классам константности, рассматривались как высоко константные. Константность деревьев и кустарников рассчитывалась по присутствию видов на площадке независимо от яруса. В качестве доминантных рассматривались виды, встреченные хотя бы на одной площадке сообщества с обилием не меньше 3 (по шкале Браун-Бланке). Деревья и кустарники считались доминантными, если они встретились с обилием 3 и выше в ярусах А и В соответственно.

Флористическое сходство сообществ оценивали по коэффициентам Жаккара [27], рассчитанным по полным спискам видов сосудистых растений сообществ.

Рассчитывали также общее число видов сосудистых растений, а также число видов разных жизненных форм и эколого-ценотических групп во всех сообществах ельников и пихто-ельников, а также общее число видов сосудистых растений на всех модельных территориях. Отметим, что расчеты, построенные на анализе полных списков видов сообществ и тем более регионов (видовое богатство, коэффициенты флористического сходства), при разном числе площадок в выборках следует рассматривать как сугубо ориентировочные, однако в сочетании с другими показателями они дают интересную дополнительную информацию.

Анализ геоботанических описаний проводили с использованием программ в системе управления базами данных DataEase (автор Е.М.Глухова), пакета PC-ORD [61].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Общая характеристика видового разнообразия темнохвойных лесов исследованных регионов

Общий список сосудистых растений из геоботанических описаний темнохвойных лесов составляет немногим более трехсот видов (Табл. 1).

Таблица 1

Общее число видов сосудистых растений в исследованных темнохвойных лесах республики Карелия и республики Коми вместе с Пермской областью

	Число видов сосудистых растений										Всего
	Деревья	Кустарники	Травы и кустарнички								
			Bг*	Md	Nm	Nt	Olg	Pn	TH	Wt	
Ельники Карелии	10	12	34	6	11	8	23	4	17	15	140
Пихто-ельники Коми и Пермской области	14	15	43	39	31	21	21	7	53	26	270
Все модельные территории	16	22	47	42	33	25	27	8	60	29	309

*Примечание: Bг – бореальные, Md – луговые, Nm – неморальные, Nt – нитрофильные, Olg – олиготрофных болот, Pn – боровые, TH – высокотравные, Wt – водно-болотные травы и кустарнички.

Различия в наборах видов деревьев и кустарников между районами исследований в основном можно объяснить особенностями их ареалов. Так, среди деревьев в Карелии отсутствуют такие сибирские виды как *Abies sibirica* (пихта сибирская), *Pinus sibirica* (кедр) и *Larix sibirica* (лиственница сибирская), а среди кустарников значительно беднее видами рода *Lonicera*, *Ribes*, *Rosa* (жимолость, смородина, шиповник), отсутствуют *Sambucus racemosa* (бузина красная), виды рода *Spirea* (спирея).

Региональные различия в наборах трав и кустарничков имеют разные причины. Для их обсуждения виды распределены по эколого-ценотическим группам (Табл. 1), и каждая группа обсуждается отдельно.

Наименьшее число видов и в Карелии, и в Коми вместе с Пермской областью отмечено в боровой группе. Это объясняется объектом исследования – темнохвойными лесами, экологически неблагоприятными для большинства борových видов.

Наиболее близки по числу видов в разных регионах бореальные и олиготрофно-болотные виды трав и кустарничков. Это объясняется как ареалогическими причинами (большая часть этих видов имеет обширные евразийские или голарктические ареалы), так и сходством условий обитания в наиболее широко распространенных типах темнохвойных лесов – зеленомошниках и черничниках. В Карелии из всего набора выявленных бореальных видов отсутствуют лишь некоторые редкие орхидные и папоротники.

Наиболее сильно отличаются темнохвойные леса двух регионов по числу видов луговой, неморальной и нитрофильной групп. Отсутствие в темнохвойных лесах Карелии большинства обычных луговых видов, встречающихся в лесах Коми и Пермской области, объясняется особенностями природопользования в течение последних 60 лет. Так, в Карелии были исследованы северо-западные массивы ельников, пограничные с Финляндией, где, начиная с Финской войны и по настоящее время, практически отсутствует постоянное население, и все бывшие сельскохозяйственные земли и дороги заросли хвойным лесом. В исследованных районах Коми и Пермской области еще существуют сельскохозяйственные земли и многочисленные дороги, которые и служат каналами миграции луговых видов в леса.

Небольшое число в описаниях Карелии неморальных видов связано с тем, что на северных пределах ареалов встретить эти виды ввиду их редкости чрезвычайно трудно, особенно в темнохвойных лесах. Так из 22 обитающих в исследованном районе видов в наших описаниях оказалось 11. Несомненно, что многократные выжигания лесов, сопровождающиеся резким обеднением почв, препятствуют восстановлению неморальных видов даже в местах их прежнего обитания. Возможно, что планируемые дальнейшие исследования помогут выявить полный набор неморальных видов, способных существовать в некоторых типах темнохвойных лесов. В темнохвойных лесах Коми и Пермской области найдена большая часть видов из этой группы, отмеченных для данного региона [37].

Небольшое число нитрофильных и высокотравных видов, найденных в темнохвойных лесах Карелии, связано с малой площадью сообществ, где пирогенных воздействий не было, или они были достаточно давно для восстановления разнообразия видов этих групп. Как будет показано ниже, нитрофильных видов мало даже в приручьевых лесах Карелии, поскольку большая часть долин малых речек и ручьев испытывали мощные пирогенные воздействия.

Несомненно, для количественной оценки вклада антропогенных, экологических и ареалогических факторов в видовое разнообразие модельных регионов требуются дополнительные исследования.

Типизация сообществ и их экологическая характеристика

Результат ординации всего массива геоботанических описаний в 2-х первых осях DCA представлен на Рис.1.

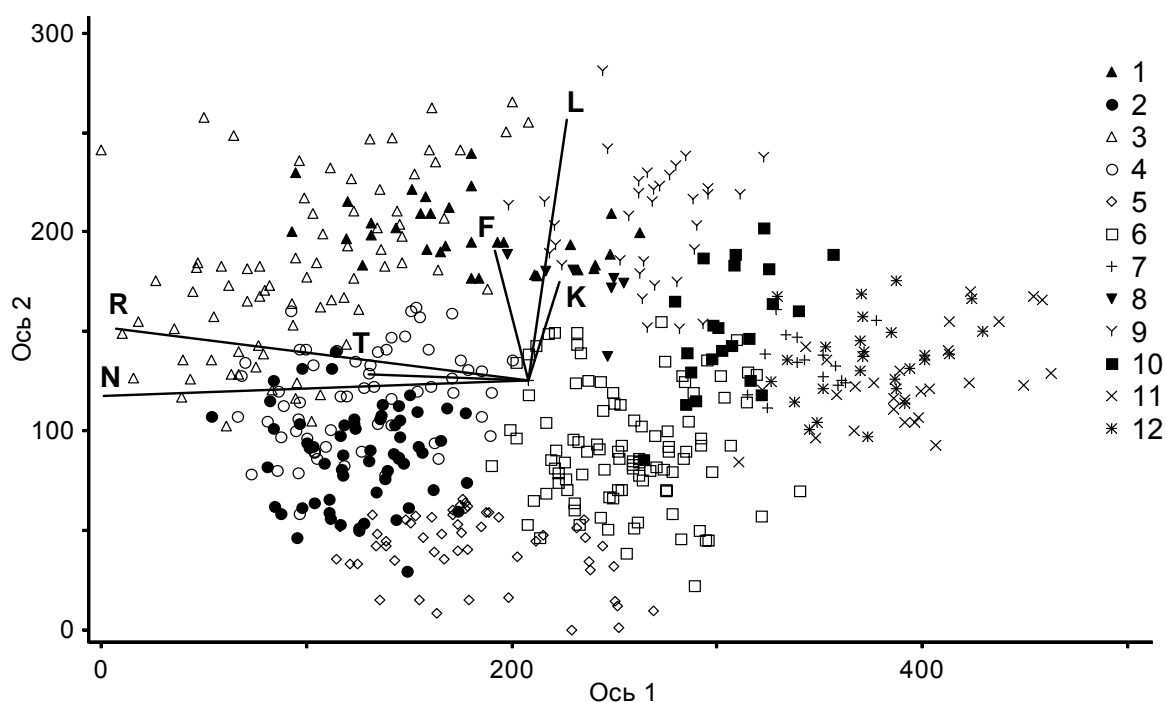


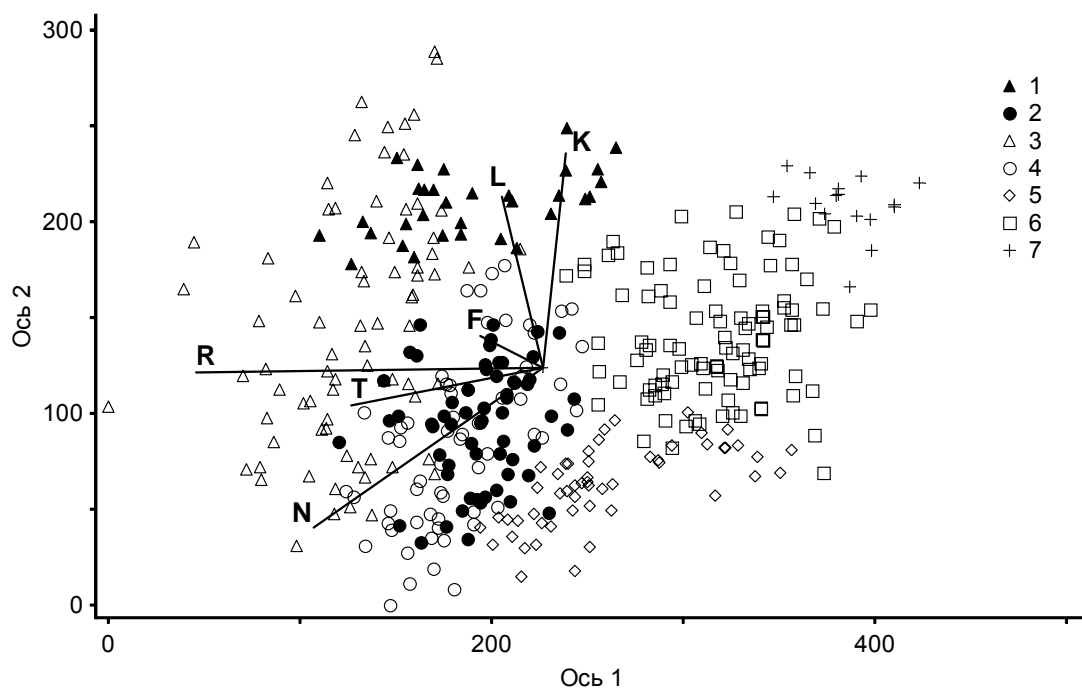
Рис. 1. Положение геоботанических описаний темнохвойных лесов республики Коми, Пермской области и республики Карелия в первых двух осях DCA вместе с векторами экологических факторов. Ось абсцисс – первая ось DCA, ось ординат – вторая ось DCA. Метки по осям соответствуют стандартным отклонениям распределения видовых обилий по площадкам, умноженным на 100. Экологические факторы по Элленбергу: N – обеспеченность почв азотом, R – кислотность почв, T – температурный режим, F – увлажнение почвы, L – освещенность, K – континентальность климата. Типы сообществ: 1 – пихто-ельники высокотравные плакорно-склоновые равнинные, 2 – пихто-ельники высокотравные плакорно-склоновые горные, 3 – пихто-ельники высокотравные приручьевые, 4 – пихто-ельники неморально-бореально-мелкотравные, 5 – пихто-ельники крупнопоротниковые, 6 – пихто-ельники черничные, 7 – пихто-ельники зеленомошные, 8 – ельники высокотравные плакорно-склоновые, 9 – ельники высокотравные приручьевые, 10 – ельники бореально-мелкотравные, 11 – ельники черничные, 12 – ельники зеленомошные.

Для иллюстрации корреляции осей с экологическими характеристиками геоботанических описаний на ординационной диаграмме приведены векторы экологических факторов, длина и направление которых отражают степень корреляции факторов с осями, но не являются регрессионными прямыми в строгом смысле [61]. Суммарный коэффициент детерминации для первой пары осей оказался достаточно большим и составил 59.8%. Это означает, что первые две оси ординации воспроизводят более половины от общего варьирования в исходных данных. С первой осью DCA более всего коррелирует богатство почвы азотом, N ($r = -0.91$), кислотность, R ($r = -0.90$) и температурный режим, T ($r = -0.56$). У второй оси связь максимальна с освещенностью, L ($r = 0.72$), влажностью почвы, F ($r = 0.51$) и континентальностью климата, K ($r = 0.45$) (Рис. 1). Для третьей оси DCA коэффициент детерминации равен 4.4%, корреляции оси с экологическими факторами слабые (все r по абсолютной величине меньше 0.4). Таким образом, основными экологическими градиентами, вдоль которых варьирует растительность исследованных сообществ, можно считать богатство почвы азотом, кислотность почвы и освещенность.

По положению в макро- и мезорельефе, по доминированию видов или эколого-ценотических групп видов и с учетом результатов кластерного анализа и положения геоботанических площадок в двух первых осях ординации (Рис. 2, А), пихто-ельники, описанные в республике Коми и Пермской области, были разделены на семь следующих типов:

- 1) высокотравные плакорно-склоновые равнинные,
- 2) высокотравные плакорно-склоновые низко- и среднегорные,
- 3) высокотравные приручьевые (равнинные и низко-среднегорные),
- 4) неморально-бореально-мелкотравные (плакорно-склоновые равнинные и низко-среднегорные),
- 5) крупнопапоротниковые (плакорно-склоновые равнинные и низко-среднегорные),
- 6) черничные (плакорно-склоновые равнинные и низко-среднегорные),
- 7) зеленомошные (плакорно-склоновые равнинные и низко-среднегорные).

Отметим, что типы сообществ с 4 по 7 расположены только на плакорно-склоновых позициях в мезорельефе, как на равнинных, так и в горных частях исследованной территории. Площадки, расположенные в равнинных и горных частях, не различались между собой по результатам кластерного анализа и ординации, поэтому были объединены. Также не различались между собой площадки в приручьевых-



Б

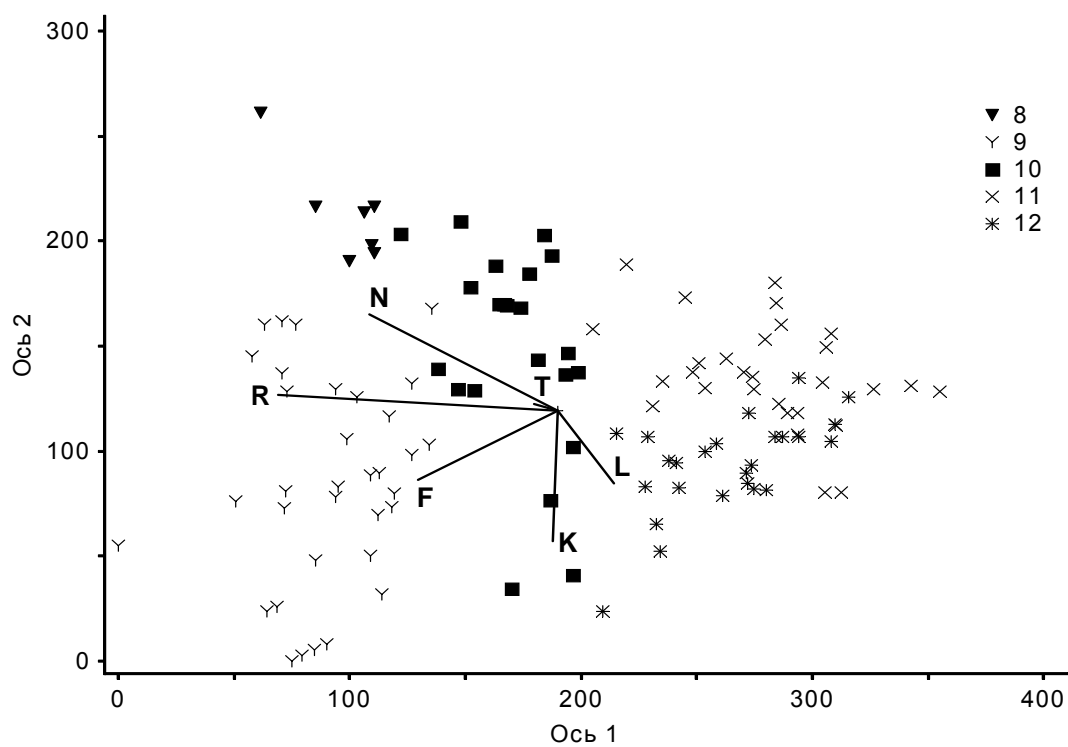


Рис. 2. Положение геоботанических описаний темнохвойных лесов исследованных регионов в первых двух осях DCA вместе с векторами экологических факторов: *А* - республика Коми, Пермская область, *Б* - республика Карелия. Обозначения по осям, экологические факторы по Элленбергу и типы сообществ те же, что на рис. 1.

пойменных позициях мезорельефа, расположенные на равнинных и низко-среднегорных участках, поэтому также были объединены в один 3 тип. Только для

высокотравных плакорно-склоновых пихто-ельников (1 и 2 тип), по результатам формального анализа видовых значений обилия-покрытия, наблюдалось четкое различие между площадками, расположенными в равнинных (1 тип) и в низко-среднегорных позициях макрорельефа (2 тип) (а именно, между площадками в равнинной части республики Коми и площадками, расположенными на отрогах Среднего Урала в Печоро-Илычском и Вишерском заповедниках).

Аналогично, ельники республики Карелия были разделены на пять типов по положению в мезорельефе, по доминированию видов или эколого-ценотических групп видов и с учетом результатов кластерного анализа и положения геоботанических площадок в осях ординации (Рис. 2, Б):

- 1) высокотравные плакорно-склоновые,
- 2) высокотравные приручьевые,
- 3) бореально-мелкотравные (плакорно-склоновые),
- 4) черничные (плакорно-склоновые),
- 5) зеленомошные (плакорно-склоновые).

Таким образом, в средней тайге в республике Коми и Пермской области (на востоке рассматриваемой бореальной полосы) было выделено четыре тех же самых типа сообществ, что и в северной тайге в республике Карелия (на западе бореальной полосы). Это свидетельствует о флористической близости этих регионов и подтверждает правомерность рассмотрения и анализа бореальной полосы в целом [[4]. При этом в темнохвойных лесах Карелии отсутствуют описанные в лесах Коми и Пермской области крупнопоротниковые и неморально-бореально-мелкотравные сообщества. Можно предположить, что отсутствие сообществ этих типов объясняется климатическими особенностями северотаежных лесов Карелии. Однако имеющиеся в литературе сведения о наличии неморальных видов и крупных папоротников, например, на территории национального парка Паанаярви [10, 15, 24] позволяют надеяться, что сообщества этих типов будут со временем найдены и описаны и в этом регионе.

Анализ экологических характеристик описаний выделенных двенадцати типов сообществ показал (Рис. 3), что большинство сообществ характеризуется широким диапазоном варьирования практически всех рассмотренных экологических факторов.

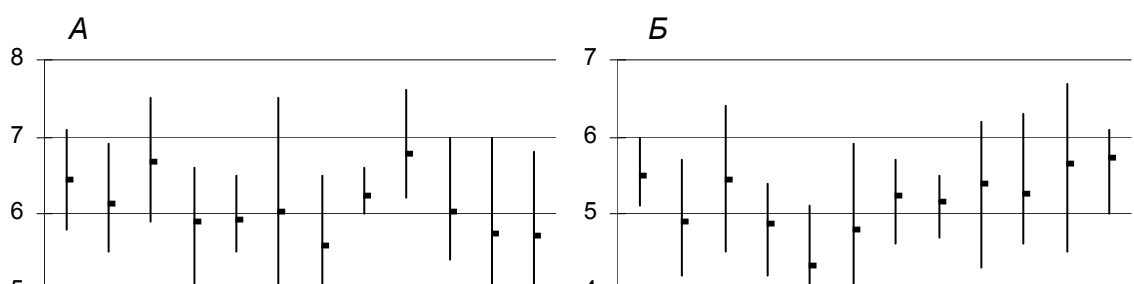


Рис. 3. Диапазоны и средние значения экологических оценок описаний сообществ темнохвойных лесов. По оси абсцисс - типы сообществ темнохвойных лесов, по оси ординат – балловые оценки экологических факторов по шкалам Элленберга. Типы сообществ перечислены на Рис.1.

Вместе с тем, для средних значений баллов сообществ можно отметить наличие довольно четких градиентов, вдоль которых расположены сообщества от высокотравных типов через мелкотравные неморально-бореальные (или бореальные) и крупнопоротниковые типы к черничным и зеленомошным. Наиболее четко выражены градиент кислотности почвы (от наиболее высоких значений рН и баллов кислотности по шкалам Г.Элленберга у высокотравных типов к наиболее низким их значениям у зеленомошных типов) и градиент обеспеченности почв азотом (от высоких баллов у травяно-папоротниковых к низким баллам у кустарничково-зеленомошных типов). Интересно, что характер динамики средних значений всех анализируемых

факторов в ряду от высокотравных до зеленомошных типов для сообществ Карелии аналогичен таковому для Коми и Пермской области, при этом варьирование средних для сообществ Карелии заметно меньше (что, однако, может быть связано с меньшим объемом выборки).

Характеристика растительности и почв темнохвойных лесов

Ельники и пихто-ельники высокотравные на плакорах и склонах. На модельных территориях выделено три типа высокотравных темнохвойных лесов, расположенных на плакорно-склоновых позициях мезорельефа: ельники высокотравные Карелии (низко-среднегорные), пихто-ельники высокотравные равнинные Коми и пихто-ельники высокотравные низко-среднегорные Печоро-Илычского и Вишерского заповедников. Во всех этих сообществах высокие мезофильные и мезогигрофильные травы (высокотравье) определяют облик полидоминантного травяного яруса, в котором можно выделить несколько подъярусов со многими содоминантами.

Ельники высокотравные плакорно-склоновые в северной тайге Карелии встречаются в средних и нижних частях склонов, на дренированных ложбинах стока, крутых каменистых склонах, т.е. на участках с относительно низкой вероятностью распространения пожара. Площадь таких участков обычно мала и составляет от десятых долей гектара до одного гектара [42]; они представляют собой отдельные пятна, включенные в черничные или зеленомошные ельники. Пихто-ельники высокотравные равнинные в средней тайге Коми встречаются как на плакорах в условиях хорошего дренажа, так и на склонах. Пихто-ельники высокотравные горные Печоро-Илычского и Вишерского заповедников также встречаются и на плакорах, и на склонах, но чаще - в средней и верхней частях дренированных склонов. Протяженность участков с этими сообществами обычно составляет десятки, реже сотни метров. В целом, встречаемость высокотравных темнохвойных лесов на плакорно-склоновых позициях и их площади значительно увеличиваются с запада на восток европейской части России, достигая максимума в низко-среднегорных частях Среднего Урала [9, 25, 32, 53].

Древостой разреженный (сомкнутость крон 0.2–0.4), обычно хорошо выражена оконная мозаика. Бонитет II–IV. Пихто-ельники горные отличаются большим участием в древостое *Pinus sibirica* (Табл. 2).

Таблица 2

Виды с высокой константностью с отметкой доминантов в темнохвойных лесах республики Коми, Пермской области и республики Карелия

Виды растений	ЭЦГ*	Типы сообществ темнохвойных лесов**											
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
		Общее число доминантов среди трав и кустарничков											
		9	25	23	17	14	14	3	5	9	9	4	3
		Число высококонстантных доминантов среди трав и кустарничков											
6	11	5	8	8	7	2	5	7	6	2	2		
Деревья													
<i>Abies sibirica</i>	Br	2	5	4	4	5	5	1					
<i>Alnus incana</i>	Nt	2		2			1		2	4	2	1	
<i>Betula pubescens</i>	Br	5	5	4	3	5	5	5	5	5	5	4	5
<i>Picea abies (P. x fennica)</i>	Br								5	5	5	5	5
<i>Picea obovata</i>	Br	5	5	5	5	5	5	5					
<i>Pinus sibirica</i>	Br	1	4	1	1	4	3						
<i>Pinus sylvestris</i>	Pn			1	1		1	3		1	2	2	5
<i>Sorbus aucuparia</i>	Br	3	3	4	5	4	4	1	5	1	4	5	2
Кустарники													
<i>Juniperus communis</i>	Pn	3	1	1	1	1	1	2		1	3	4	1
<i>Rosa acicularis</i>	Br	5	3	4	4	3	3	1					
<i>Sorbus gorodkovii</i>	Br									4	2		2
Травы и кустарнички													
<i>Aconitum septentrionale</i>	TH	4	5	4	5								
<i>Dryopteris dilatata</i>	TH		5		5	5							
<i>Filipendula ulmaria</i>	TH	4		5					5				
<i>Geranium sylvaticum</i>	TH	4							5		4		
<i>Rubus idaeus</i>	TH				4	4			4				
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	TH	4	4						5	5	5		
<i>Calamagrostis phragmitoides</i>	TH								5	4			
<i>Cicerbita alpina</i>	TH								4				
<i>Cirsium heterophyllum</i>	TH		4						4				
<i>Calamagrostis langsdorffii</i>	TH		5										
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	TH				4								
<i>Geranium albiflorum</i>	TH		4										
<i>Geum rivale</i>	TH	4							5				
<i>Galium boreale</i>	TH	4											
<i>Calamagrostis canescens</i>	TH	4											
<i>Valeriana officinalis</i>	TH			4									
<i>Veratrum lobelianum</i>	TH		4										
<i>Athyrium filix-femina</i>	TH								4				
<i>Stellaria nemorum</i>	Nt			4									
<i>Milium effusum</i>	Nm	4	5		4				5				
<i>Stellaria holostea</i>	Nm		4		5								
<i>Paris quadrifolia</i>	Nm				4								
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	Br	4	5	5	5	5	4		5	5	5		
<i>Equisetum sylvaticum</i>	Br	4	4	4	5	4	5	4	4	5			
<i>Oxalis acetosella</i>	Br	4	5	5	5	5	4						
<i>Vaccinium myrtillus</i>	Br	5	4			4	5	5	5	5	5	5	5
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Phegopteris connectilis</i>	Br		4			4			5	4			

<i>Maianthemum bifolium</i>	Br	4	4	4	5	5	4		5	5	5		
<i>Rubus saxatilis</i>	Br	4			4				5				
<i>Trientalis europaea</i>	Br	5	5	5	5	5	5		5	5	5		5
<i>Linnaea borealis</i>	Br	5	5		4	5	5		5	5	5	4	
<i>Lycopodium annotinum</i>	Br				4	4			5	5	4		
<i>Viola epipsila</i>	Br	4								4			
<i>Chamaepericlymenum suecicum</i>	Br										4		
<i>Luzula pilosa</i>	Br	4			4				5		4	4	
<i>Orthilia secunda</i>	Br	4							5	4	5		
<i>Solidago virgaurea</i>	Br								5	4	5	4	
<i>Avenella flexuosa</i>	Br								4		5	5	
<i>Listera cordata</i>	Br								4	4	4		
<i>Melampyrum pratense</i>	Br								4		4	5	
<i>Hieracium diaphanoides</i>	Br								5				4
<i>Moneses uniflora</i>	Br								5				
<i>Ranunculus propinquus</i>	Br	4											
<i>Carex globularis</i>	Olg						4	4		4			
<i>Comarum palustre</i>	Olg									4			
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	Olg											4	
<i>Carex cinerea</i>	Olg									5			
<i>Carex loliacea</i>	Olg								5				
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	Pn	5						5	5	5	4	5	5
Виды зеленых мхов													
<i>Pleurozium schreberi</i>		4	5	4	5	5	5	4	5	5	5	5	5
<i>Hylocomium splendens</i>		4	4	4	4	4	5	4	5	5	5	5	5
<i>Polytrichum commune</i>							4		4		4	4	4
<i>Barbilophozia lycopodioides</i>			4										
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>									4				
<i>Dicranum scoparium</i>											4	5	
<i>Sanionia uncinata</i>				5									
<i>Dicranum polysetum</i>								4					
<i>Ptilium crista-castrensis</i>													4

Примечания:

*эколого-ценотические группы,

**типы сообществ перечислены на Рис. 1

жирным шрифтом (и серой заливкой) отмечены доминанты,

для деревьев и кустарников приведены все классы константности, для трав, кустарничков и мхов – только 4 и 5 классы.

В ельниках высокотравных склоновых Карелии сомкнутость кустарникового яруса сильно варьирует (0.2–0.8). В составе подлеска встречаются *Ribes glabellum*, *Salix phylicifolia*, *Sorbus aucuparia*, *Alnus incana*, *Padus avium*. Для пихто-ельников плакорно-склоновых высокотравных Коми и Пермской области, как горных, так и равнинных, характерен ярус В невысокой сомкнутости (0.1–0.3) богатый видами: *Rosa acicularis*,

различные виды родов *Lonicera* (*L. altaica*, *L. pallasii*, *L. xylosteum*) и *Ribes* (*R. hispidulum*, *R. nigrum*, *R. spicatum*), *Spiraea media*, *Daphne mezereum*.

Проективное покрытие яруса С высокотравных плакорно-склоновых лесов обоих модельных регионов составляет 70–100%. В пихто-ельниках высокотравных плакорно-склоновых равнинных и в ельниках высокотравных склоновых при довольно высоком общем видовом богатстве отмечены наибольшие среди всех типов сообществ значения видовой насыщенности – в среднем 39.7 и 39 видов сосудистых растений на 100 м² соответственно. Отметим, что по этому показателю ельники северной тайги Карелии превосходят даже приручьевые высокотравные пихто-ельники средней тайги Коми и Пермской области (Табл. 3). Также здесь больше всего высококонстантных видов трав и кустарничков, а число доминантных видов в травяно-кустарничковом ярусе сравнительно невелико. В ельниках высокотравных склоновых Карелии основные доминанты травяно-кустарничкового яруса: *Cicerbita alpina*, *Filipendula ulmaria*, *Geranium sylvaticum*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Phegopteris connectilis*. В пихто-ельниках высокотравных плакорно-склоновых равнинных Коми: *Aconitum septentrionale*, *Cirsium oleraceum*, *Filipendula ulmaria*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Rubus saxatilis*, *Trientalis europaea*. В целом, отмечено большее сходство эколого-ценотической структуры травяно-кустарничкового яруса этих типов (Рис. 4, 5).

Пихто-ельники высокотравные плакорно-склоновые горные Печоро-Илычского и Вишерского заповедников отличает заметно меньшее участие видов водно-болотной группы и несколько большая доля видов неморальной группы (Рис. 4). Среди высококонстантных видов здесь наибольшая среди всех типов доля видов высокотравья (более 40%) и значительная доля неморальных видов (*Milium effusum*, *Stellaria holostea* и др.). Последнее сближает их с пихто-ельниками неморально-бореальными. В отличие от высокотравных плакорно-склоновых ельников Карелии и пихто-ельников равнинных Коми, в высокотравных горных пихто-ельниках отмечено высокое число доминантов травяно-кустарничкового яруса при значительно меньшем числе высококонстантных видов. Помимо видов – доминантов с высокой константностью (приведенных в Табл. 2), на отдельных участках доминируют *Athyrium filix-femina*, *Avenella flexuosa*, *Calamagrostis arundinacea*, *Cirsium heterophyllum*, *Crepis praemorsa*, *Diplazium sibiricum*, *Dryopteris carthusiana*, *Paris quadrifolia*, *Rubus idaeus*, *Rubus saxatilis*, *Stellaria bungeana*, *Stellaria nemorum*, *Thalictrum flavum*, *Viola biflora*, *Viola selkirkii*. Значение видового богатства здесь ниже, чем в пихто-ельниках высокотравных равнинных (при почти в два раза большем числе описаний) (Табл. 3).

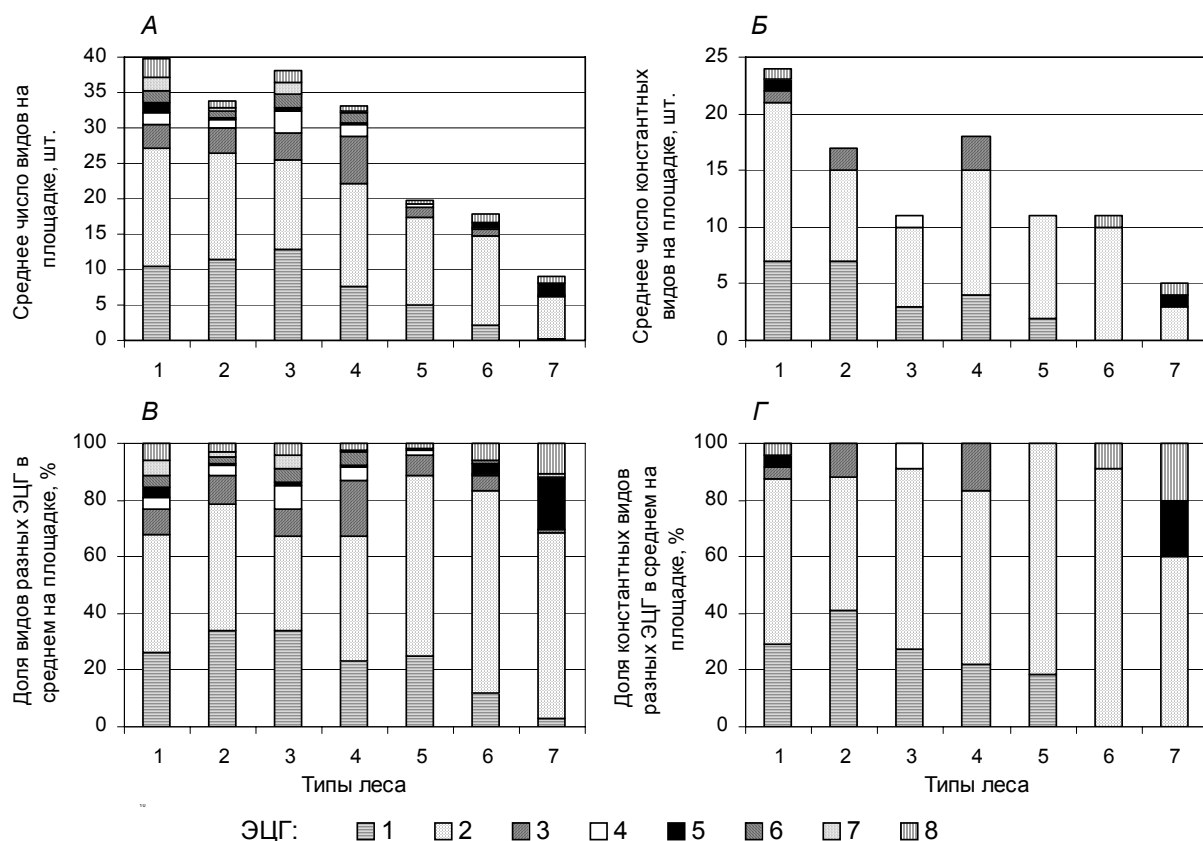


Рис. 4. Эколого-ценотическая структура сообществ темнохвойных лесов Коми и Пермской области *A, B* – среднее число видов разных эколого-ценотических групп на площадке 10x10 м: *A* – шт., *B* – процент от общего числа видов. *Б, Г* – число постоянных видов (IV-V классы постоянности) различных эколого-ценотических групп: *Б* – шт., *Г* – процент от общего числа видов. Типы сообществ перечислены на Рис.1.

Во всех высокотравных плакорно-склоновых сообществах отмечено высокое разнообразие мхов. В сообществах обычны *Dicranum scoparium*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *Rhytidiadelphus triquetrus*. В ельниках Карелии часто встречаются также *Marchantia polymorpha*, *Ptilium crista-castrensis*, *Rhytidiadelphus triquetrus*; в пихто-ельниках Коми и Пермской области – *Barbilophozia lycopodioides*, *Brachythecium reflexum*, *Rhizomnium magnifolium*, *Rhodobryum roseum*, *Sanionia uncinata*. При этом покрытие мхов в высокотравных плакорно-склоновых ельниках Карелии и горных пихто-ельниках Печоро-Илычского и Вишерского заповедников невелико (в среднем 41 и 45% соответственно), а в равнинных пихто-ельниках Коми составляет в среднем 73%.

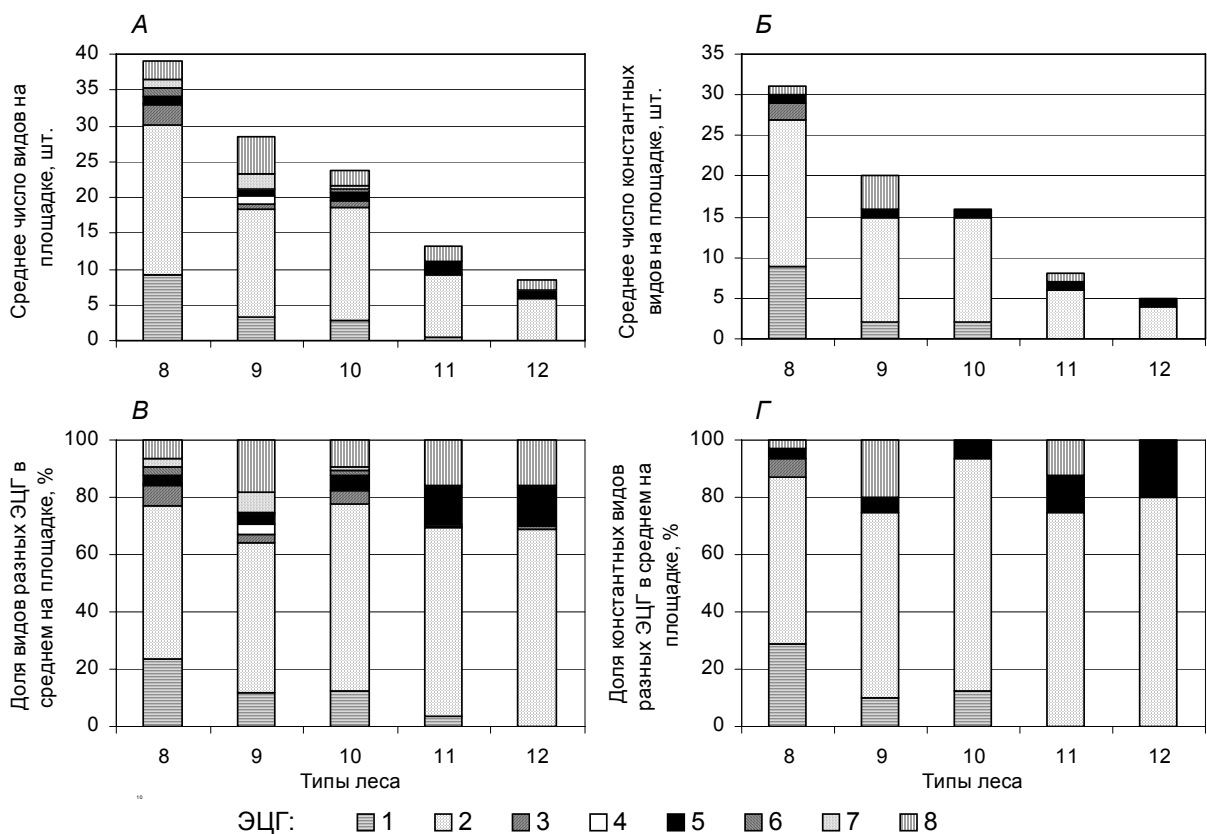


Рис. 5. Эколого-ценотическая структура сообществ темнохвойных лесов Карелии *A, B* – среднее число видов разных эколого-ценотических групп на площадке 10x10 м: *A* – шт., *B* – процент от общего числа видов. *Б, Г* – число постоянных видов (IV-V классы постоянности) различных эколого-ценотических групп: *Б* - шт., *Г* - процент от общего числа видов. Типы сообществ перечислены на Рис.1.

Таблица 4

Флористическое сходство сообществ темнохвойных лесов, рассчитанное по коэффициенту Жаккара

	2*	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	<u>0,46</u>	0,62	0,57	0,33	<u>0,49</u>	0,18	0,31	0,35	0,27	0,17	0,13
2		0,53	0,51	0,52	<u>0,47</u>	0,15	0,31	0,27	0,24	0,16	0,12
3			0,53	0,35	<u>0,42</u>	0,13	0,26	0,31	0,22	0,13	0,1
4				<u>0,43</u>	0,56	0,2	0,35	0,32	0,27	0,19	0,14
5					<u>0,45</u>	0,19	0,32	0,27	0,26	0,21	0,15
6						0,29	0,37	0,36	0,37	0,28	0,21
7							0,25	0,23	0,3	<u>0,45</u>	<u>0,48</u>
8								<u>0,47</u>	0,51	0,36	0,26
9									0,51	0,34	0,28
10										<u>0,47</u>	0,36
11											<u>0,48</u>

Примечания:

* типы сообществ перечислены на Рис. 1.

жирным шрифтом выделены значения коэффициента Жаккара > 0,5, подчеркиванием - > 0,4 но < 0,5.

Следует отметить высокие значения коэффициентов флористического сходства сообществ высокотравных водораздельных и приручьевых темнохвойных лесов модельных территорий (Табл. 4). Исследование структуры таких сообществ показывает, что длительное развитие лесов на водоразделах (без природных и антропогенных катастроф) приводит к формированию разнообразных микроместообитаний, часть из которых экологически эквивалентна таковым в приручьевых лесах (например, глубокие переувлажненные западины ВПК). Значительное число местообитаний связано с валежом: древесина разных стадий разложения представляет большое субстратное разнообразие для растений.

Почвенный покров обычно характеризуется высокой мозаичностью. Могут соседствовать участки подзолов (иллювиально-железисто-гумусовых, иллювиально-гумусовых), перегнойных почв, буроземов и др. В ельнике высокотравном Карелии описан бурозем с горизонтами гумусово-аккумулятивным А мощностью 56 см, иллювиальным метаморфическим Вm – 20 см [42]. В пихто-ельниках высокотравных равнинных Коми преобладают сочетания буроземовидных альфегумусовых почв на склонах (с грубогумусным горизонтом АТ мощностью 5–10 см, иногда до 40 см), подзолов на выпуклых элементах рельефа (мощность подзолистого горизонта Е около 10 см) и перегнойных почв в понижениях (мощность перегнойного горизонта Н до 50 см). В пихто-ельниках высокотравных горных Коми и Пермской области описаны слаборазвитые подзолы и подзолистые почвы (мощность горизонта Е до 5 см); маломощные неоподзоленные почвы, близкие к подбурам; буроземы. Мощность горизонта А буроземов до 40 см, горизонта Вm около 20 см. Во всех случаях в буроземах встречены дождевые черви.

Следы пожаров в растительности высокотравных темнохвойных лесов на плакорах и склонах отсутствуют. В подзолах обычны включения пластинчатых углей (единичных или в виде небольших скоплений) на границе подстилки и подзолистого горизонта. В буроземовидных альфегумусовых и перегнойных почвах иногда встречаются крупные скопления или слои углей в горизонтах АТ и Н, перемещенных сюда латеральным стоком с участков, расположенных выше по склону. В буроземах включения углей редки, приурочены к материалу отсыпки ВПК внутри горизонтов А или Вm.

Ельники и пихто-ельники приручьевые высокотравные. Темнохвойные приручьевые высокотравные леса встречаются в долинах рек и ручьев, на дренированных участках террас и на склонах в местах выхода грунтовых вод. На

исследуемой территории Карелии этот тип сравнительно редок в связи с тем, что большая часть ручьев имеет неразработанные поймы с высокими берегами и крутыми склонами, леса на которых многократно горели, а почвы смыты [11, 15, 23, 29, 42, 50]. В республике Коми этот тип распространен более широко, а на западном макросклоне Урала – обычен [21, 25, 29, 53].

По составу и структуре древостоя высокотравные приручьевые леса сходны с высокотравными плакорно-склоновыми лесами (Табл. 2). Особенность видового состава - частое присутствие в древостое и подросте *Alnus incana*.

Сомкнутость кустарникового яруса 0.1–0.3. Подлесок в пихто-ельниках обычно негустой, богатый видами, по составу близкий пихто-ельникам высокотравным плакорно-склоновым. Кроме того, встречаются *Padus avium*, *Salix fragilis*. В приручьевых ельниках Карелии подлесок намного беднее, преобладают *Sorbus gorodkovii*, *Juniperus communis*, *Padus avium*.

Как для пихто-ельников, так и для ельников приручьевых высокотравных характерен богатый травяной покров с высоким проективным покрытием (80–100%). В его составе преобладают виды высокотравья, заметную роль играют также лесные виды бореальной, неморальной и нитрофильной групп (Рис. 4, 5). В приручьевых ельниках Карелии намного меньше, чем в Коми и Пермской области участие неморальных видов и больше - видов олиготрофной группы. В целом в создании облика приручьевых ельников Карелии несколько больше роль папоротников (*Gymnocarpium dryopteris*, *Phegopteris connectilis*, *Diplazium sibiricum*, *Dryopteris assimilis*), а пихто-ельников Коми и Пермской области – видов высокотравья (*Aconitum septentrionale*, *Filipendula ulmaria*, *Crepis sibirica*, *Cacalia hastata*, *Cirsium oleraceum*).

Проективное покрытие яруса D в ельниках 70–90%, в пихто-ельниках 40–60%. В моховом покрове преобладают *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, в пихто-ельниках также *Sanionia uncinata*.

Приручьевые высокотравные леса характеризуются наибольшим видовым богатством среди всех рассматриваемых типов (Табл. 3). Эту особенность приручьевых темнохвойных лесов отмечают многие исследователи [5, 10, 15, 24] В первую очередь она объясняется тем, что приручьевые леса в наименьшей степени подвержены воздействиям пожаров, и в них есть фрагменты разновозрастных древостоев с хорошо выраженной мозаикой окон и ВПК. Кроме того, деятельность даже малых водотоков способствует созданию большего разнообразия местообитаний, чем в сходных

условиях на водоразделах. Все это определяет возможность существования в пределах одного сообщества видов разной экологии.

Преобладают аллювиальные почвы с модер-гумусовым горизонтом мощностью до 50 см. Встречаются участки торфянистых и перегнойных глеевых почв. В низко-среднегорных районах по приручьевым ложбинам обычны маломощные аллювиальные почвы [20, 26].

Следы пожаров в растительности отсутствуют. В поймах рек и крупных ручьев пластинчатые угли в почве встречаются единично или в виде скоплений, обычно в материале отсыпки вывалов в минеральных горизонтах (до 4-х ярусов разновозрастных западин). В поймах небольших ручьев встречены угли единичные или в виде слоя на границе органогенного и минерального горизонтов.

Пихто-ельники неморально-бореально-мелкотравные, описанные в настоящей работе, встречены только в равнинной части Коми на различных элементах рельефа. В низко-среднегорных районах Урала они занимают небольшие площади, чаще в нижней части склонов [9, 25, 31, 32, 53].

Древостои разреженные (сомкнутость крон 0.3–0.4), в них преобладают окна одного возраста. При этом образование ВПК преобладает над обломами деревьев. На участках с большим количеством крупного валежа древесина, как правило, находится на начальных стадиях разложения.

Сомкнутость яруса В варьирует, составляя в основном 0.3–0.4. Подлесок по составу сходен с таковым в высокотравных пихто-ельниках. Проективное покрытие яруса С - 80–100%. Облик олигодоминантного травяно-кустарничкового яруса определяют травы среднего и мелкого размера, есть небольшие пятна высокотравья, подъярусы слабо выражены. В травяно-кустарничковом ярусе значительно больше, чем во всех других типах, неморальных видов (Рис. 4) (*Aegopodium podagraria*, *Pulmonaria obscura*, *Milium effusum*, *Stellaria holostea*, *Paris quadrifolia*), что послужило одним из оснований для выделения данного типа. Среди доминантов травяно-кустарничкового яруса такие виды, как *Aconitum septentrionale*, *Calamagrostis arundinacea*, *Circaea alpina*, *Diplazium sibiricum*, *Dryopteris dilatata*, *Matteuccia struthiopteris*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Phegopteris connectilis*, *Oxalis acetosella* и др. (Табл. 2). Моховой покров развит слабо (покрытие яруса D не более 10-20%).

Пихто-ельники неморально-бореально-мелкотравные флористически наиболее сходны с пихто-ельниками высокотравными и с пихто-ельниками черничными (Табл. 4). При этом по показателям видовой разнообразия (насыщенности и богатства) они

близки к пихто-ельникам высокотравным горным (Табл. 3). В Карелии ближайший аналог этого типа по положению в ряду темнохвойных сообществ - ельники бореально-мелкотравные.

В пихто-ельниках травяных неморально-бореальных фоновыми почвами являются подзолистые (преобладающие мощности горизонтов E 7–15 см). В горных районах встречены также буроземы (мощность горизонта A до 20 см). В южной части среднетаежной зоны (Прилузский и Койгородский районы Коми) описаны подзолистые почвы со вторым гумусовым горизонтом. В некоторых почвенных профилях отмечены следы былой распашки (старопахотный горизонт). В почвах под лесами этого типа часто встречаются дождевые черви.

Следы пожаров в растительности отсутствуют. В почве обычны пластинчатые или окатанные угли, главным образом в минеральных горизонтах.

Пихто-ельники крупнопоротниковые широко распространены в Предуралье и на Урале, где они занимают обширные участки хорошо- или средне-дренированных склонов. В равнинной части Коми они встречается реже [13, 17, 21, 25]. В них преобладают древостои средней сомкнутости (0.5–0.6), в которых, наряду с елью и пихтой, обычно встречается кедр (*Pinus sibirica*). Часто участки сомкнутого древостоя чередуются с крупными окнами, которые при отсутствии подроста выглядят как папоротниковые пустоши.

Сомкнутость яруса B 0.1–0.3. Подлесок редкий, сравнительно бедный в видовом отношении. В его составе *Rosa acicularis*, *Sorbus aucuparia*, *Lonicera pallasii*, *Ribes hispidulum*, *Ribes spicatum*, *Juniperus communis*.

Травяно-кустарничковый ярус обычно моно- или олигодоминантный одно- или двухъярусный; проективное покрытие 80–100%. Флористически тип наиболее близок пихто-ельникам высокотравным горным (Табл. 4). Видовая насыщенность и богатство заметно меньше, чем у описанных выше типов (Табл. 3), прежде всего за счет меньшего участия нитрофильных, луговых и неморальных видов (Рис. 4). Среди крупных папоротников из группы высокотравья наиболее часто доминирует (Табл. 2) *Dryopteris dilatata*, реже *Dryopteris carthusiana* и *Diplazium sibiricum*; в верхних частях склонов, ближе к границе лесного пояса, их сменяет *Athyrium distentifolium*. Среди мелких папоротников из подгруппы бореального мелкотравья в качестве содоминантов часто выступают *Gymnocarpium dryopteris*, *Phegopteris connectilis*. В ситуациях, когда хорошо выражены окна в древостое и ВПК формируются группировки высокотравья, образованные цветковыми растениями (*Aconitum septentrionale*, *Calamagrostis*

arundinacea, *Rubus idaeus*). В большинстве описаний, хотя бы в малом обилии, присутствует *Vaccinium myrtillus* и бореальное мелкотравье: *Linnaea borealis*, *Oxalis acetosella*, *Maiantum bifolium*, *Trientalis europaea*. Эти виды растут как на слаборазложившейся древесине; так и на почве под ярусом высоких папоротников. Проективное покрытие яруса D в среднем составляет 30–40%.

Сравнительно низкое видовое разнообразие пихто-ельников крупнопапоротниковых связано с предшествующими (вероятно, неоднократными) пирогенными нарушениями на больших площадях, где восстановление полноценного по видовому составу травяно-кустарничкового яруса происходит очень медленно из-за отсутствия возможности заноса зачатков на большие расстояния. В таких случаях первыми восстанавливаются споровые растения (папоротники, хвощи, плауны), а также цветковые растения с очень мелкими легко летучими семенами (грушанки, некоторые орхидные) или с сочными плодами (черника, майник и др.). Сформировавшийся напочвенный покров из крупных папоротников препятствует внедрению под их полог более медленно распространяющихся цветковых растений вследствие сильного затенения и конкуренции за влагу и элементы минерального питания.

В равнинных районах под пихто-ельниками крупнопапоротниковыми преобладают подзолистые почвы (мощность горизонта E 10–20 см); в горных районах – слаборазвитые альфегумусовые подзолы и маломощные неоподзоленные почвы, близкие к подбурам. В целом, участки крупнопапоротниковых сообществ приурочены к наиболее смытым почвам дренированных местообитаний.

О наличие в прошлом пожаров свидетельствуют поджарные подсушины на стволах кедра (возраст деревьев до 400 лет, возраст пожарных подсушин 150–200 лет) и распространение углей в почвах. Включения углей (как пластинчатых, главным образом мелких, так и окатанных), единичных или в виде скоплений, обычны на границе подстилки и минеральных горизонтов и в верхней части минеральных горизонтов.

Вероятно, основным фактором формирования окатанных углей в горных условиях служит перебив пластинчатых углей (вместе с минеральными частицами) на минерализованной поверхности почвы, приводящий к «шлифовке» поверхности, ее частичной маскировке пылеватыми частицами. Скопления окатанных углей приурочены, обычно, к микропонижениям (результат переноса с латеральным стоком).

Ельники бореально-мелкотравные приурочены в основном к средним и нижним частям склонов ниже- и среднегорных территорий Карелии. Наряду с

черничными и зеленомошными ельниками, это достаточно широко распространенный тип леса [6, 7, 8, 11, 18, 26]

Сомкнутость крон 30–40%. В ярусе А сравнительно велико участие *Betula pendula* и *B. pubescens*, часто присутствует *Pinus sylvestris*. Хорошо развита мозаика окон. ВПК преобладают над ветроломами, есть валеж всех стадий разложения. Сомкнутость яруса В 0.2–0.3. В составе подлеска, наиболее богатого среди ельников Карелии, встречаются *Sorbus aucuparia*, *S. gorodkovii*, *Juniperus communis*, *Ribes glabellum*, *R. spicatum*.

Основные доминанты травяно-кустарничкового яруса – *Gymnocarpium dryopteris*, *Maianthemum bifolium*, *Vaccinium myrtillus* (Табл. 2). Проективное покрытие яруса С 70–90%. Видовая насыщенность ельников бореально-мелкотравных заметно ниже, чем ельников приречных и высокотравных (Табл. 3), однако при этом в травяно-кустарничковом ярусе присутствуют виды всех ЭЦГ (Рис. 4). Покрытие мохово-лишайникового яруса 70–90%, доминируют *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*, обычно присутствует *Polytrichum commune*. Ельники бореально-мелкотравные флористически наиболее близки к ельникам высокотравным (Табл. 4).

Преобладающие почвы – подзолы иллювиально-железистые (мощность горизонта Е до 20 см); общая мощность почвенной толщи не превышает 70 см. Встречены дождевые черви. Единичные угли найдены в некоторых прикопках в горизонте Е.

Ельники и пихто-ельники черничные. Такие ельники преобладают в темнохвойных лесах Карелии, они встречаются на различных элементах рельефа. Пихто-ельники черничные широко распространены в равнинной части Коми, в низко-среднегорных районах они приурочены в основном к плоским вершинам, террасам, террасированным склонам (относительно дренированным участкам).

Сомкнутость крон 0.3–0.5. В древостое встречается *Pinus sylvestris*, в пихто-ельниках также *P. sibirica*. На участках, где ель имеет низкую жизненность, ее онтогенез завершается, как правило, ветроломом, при этом не происходит педотурбаций. Господствующая в напочвенном покрове черника достаточно быстро «затягивает» упавшие стволы деревьев, что сильно затрудняет возобновление ели, которое в этих условиях осуществляется преимущественно по валежу. В связи с этим, на этих участках подрост ели практически отсутствует. Такая ситуация наиболее типична для таких ельников-черничников Карелии, в которых преобладают деревья ели низкой жизненности [42]. В том случае, если в ельниках-черничниках есть деревья ели

с нормальной жизненностью, то помимо ветроломов встречаются и ВПК. В этих условиях на обнаженном субстрате развивается подрост берез и осины, а на валеже второй стадии разложения – подрост ели.

Сомкнутость кустарникового яруса 20–30%. В ельниках преобладают *Sorbus aucuparia*, *Juniperus communis*. Подлесок пихто-ельников по видовому составу близок к подлеску пихто-ельников неморально-бореальных.

В напочвенном покрове доминирует *Vaccinium myrtillus*, содоминируют другие бореальные виды, в меньшей степени виды олиготрофно-болотной и боровой групп (Табл. 2). В ельниках черничных набор доминантов невелик; флористически они наиболее близки к ельникам зеленомошным. В пихто-ельниках число как доминантов, так и высококонстантных видов намного больше. Однако, в обоих случаях травяно-кустарничковый ярус имеет простую структуру в сравнении с описанными выше сообществами, в нем практически отсутствуют неморальные и высокотравные виды (Рис. 4, 5).

Покрyтия яруса D 80–90%. Значительное обилие имеют мхи *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Polytrichum commune*. Участие сфагновых мхов небольшое; достаточно высоко видовое разнообразие лишайниковой синузии.

В почвенном покрове бореально-кустарничковых (черничных) ельников и пихто-ельников наиболее обычны подзолы иллювиально-железистые и иллювиально-гумусово-железистые, в пихто-ельниках, кроме того, описаны подзолистые почвы. В ельниках мощность горизонта E 10–15 см, в пихто-ельниках 10–25 см. В горных районах распространены слаборазвитые подзолы альфегумусовые.

О наличии в прошлом неоднократных пожаров можно судить по присутствию углей во всех почвенных профилях. В большинстве почв пластинчатые угли встречены в виде слоя на границе подстилки и минерального горизонта, мощность которого иногда достигает нескольких сантиметров. В черничниках Карелии во многих прикопках под подстилкой встречено несколько (до семи) слоев углей, разделенных непрогоревшим органическим материалом (главным образом, остатками корневищ черники). Мелкие пластинчатые и окатанные угли встречены также в горизонте E и в материале отсыпки вывалов.

Ельники и пихто-ельники бореально-зеленомошные. В Карелии такие ельники господствуют на средних и нижних частях склонов (верхние части склонов здесь заняты сосняками, преимущественно зеленомошными и лишайниковыми) [11, 23, 26, 31,51]. Пихто-ельники зеленомошные распространены на выровненных участках (в

том числе вершинах плато), пологих террасах. В низко-среднегорных районах встречены также в условиях крутых склонов, для которых характерен сильный смыв почвы и мелкозема [25, 28, 32].

Преобладающая сомкнутость крон в ельниках 20–40%, в пихто-ельниках 30–50%. В пихто-ельниках Коми и Пермской области часто, а в ельниках Карелии постоянно в древостое присутствует *Pinus sylvestris*. Окна единичные; часто древесный полог разрежен не из-за образования окон, а вследствие низкой жизненности *Picea*. Валежа мало, преобладают валежины первой и второй стадии разложения. Ветролом обычно преобладает над образованием ВПК.

Сомкнутость яруса В 20–30%. Подлесок редкий и бедный видами (*Juniperus communis*, *Sorbus aucuparia*, в Карелии также *Sorbus gorodkovii*); иногда подлесок отсутствует.

Проективное покрытие яруса С 30–50%, наиболее велико участие кустарничков *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea* (Табл. 2). В отношении сосудистых растений зеленомошные типы отличаются от сообществ других темнохвойных лесов минимальной видовой насыщенностью и минимальным видовым богатством, здесь минимально число константных и доминантных видов (Табл. 3).

Покрытие яруса D 90–100%, в напочвенном покрове доминируют зеленые мхи *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, покрытие лишайников низкое.

Преобладающие почвы – подзолы иллювиально-железистые, торфяно-подзолы иллювиально-железисто-гумусовые глееватые, в горных районах также слаборазвитые альфегумусовые подзолы. Мощности горизонтов Е практически не отличаются от таковых в черничниках.

О многократных пожарах свидетельствуют как пожарные подсушины на стволах сосен, так и постоянные встречи углей в почве. Средний возраст единичных еще сохранившихся сосен равен 232-м, а максимальный – 583-м годам, возраст пожарных подсушин – 170-330 лет. Характер распространения в почвах углей такой же, как в бореально-кустарничковых ельниках и пихто-ельниках; глубина погребения углей с материалом отсыпки ВПК до 80 см.

Анализ сукцессионного состояния выделенных типов темнохвойных лесов

Особенности онтогенетической структуры ценопопуляций темнохвойных видов деревьев. Ранее определение некоторых параметров модельных деревьев разных онтогенетических состояний в ельниках Карелии показало, что особи низкой жизненностью характеризуются самыми малыми размерами, наименьшими

радиальными приростами и наибольшим абсолютным возрастом [42]. Сравнение средних значений радиальных приростов особей ели нормальной и пониженной жизненности свидетельствовало, что у особей одного и того же состояния они отличаются в несколько раз (Табл. 5). Расчеты радиальных приростов отдельно по периодам роста выявили, что минимальное зафиксированное значение показателя в выборке из 27 молодых генеративных особей 0.1 мм/год; максимальное – 2.3 мм/год.

Таблица 5

Некоторые параметры модельных деревьев ели (*Picea fennica*) в ельниках Карелии

	Жиз- нен- ность	im_1	im_2	v_1	v_2	g_1	g_2	g_3
Высота, м	1	0,1-1,0	0,6-2,5	2,0-7,0	7-14	12-19	18-25	22-26
	2	0,1-0,6	0,5-1,6	1,5-5,0	6-12	10-16	16- 22	20-24
	3	0,1-0,3	0,4-1,3	0,8 – 2,0	4-8	8-14	12-18	16-22
Возраст, годы	1	3-20	10-40	30-70	50-100	90-180	150-250	200-250
	2	3-30	20-70	40-90	70-120	110-220	140-280	200-300
	3	3-40	60-100	50-120	70-140	130-190	220-260	240-270
Радиаль- ный прирост, мм/год	1	0,5	0,6	0,9	1,0	1,7	2,2	1,5
	2	0,3	0,3	0,6	0,7	0,7	0,8	0,6
	3	0,1	0,2	0,4	0,4	0,4	0,5	0,3

Жизненность: 1- нормальная, 2 - пониженная, 3 - низкая

Исследования показали, что в бореальных лесах ель и пихта низкой жизненности могут подолгу (до ста и более лет) задерживаться на начальных этапах развития в нижних ярусах, но они не способны сформировать полноценное взрослое поколение после распада существующего древостоя и гибнут в результате резкого изменения экологических режимов [1, 13, 26]. Следовательно, достоверное заключение об устойчивом потоке поколений анализируемых видов деревьев можно сделать, только если в ярусах В и С преобладают особи нормальной жизненности.

Результаты определения онтогенетической структуры ценопопуляций ели с учетом жизненности показали, что в высокотравных бореально-нитрофильных (водораздельных и приручьевых) пихто-ельниках и ельниках основная часть особей ели в ярусах А, В, С имеет нормальную и пониженную жизненность; особей низкой жизненности мало (Рис. 6). Из этого следует что, ценопопуляции ели в сообществах этих типов представлены несколькими жизнеспособными поколениями. В зеленомошных пихто-ельниках и ельниках основная часть особей в ярусе А, а особенно в ярусах В и С имеет низкую и пониженную жизненность; особей нормальной

жизненности в ярусе А очень мало, они отсутствуют в ярусе В, который представлен в основном особями низкой жизненности (Рис. 6). Сообщества остальных типов по этому показателю занимают переходное положение между сообществами рассмотренных типов.

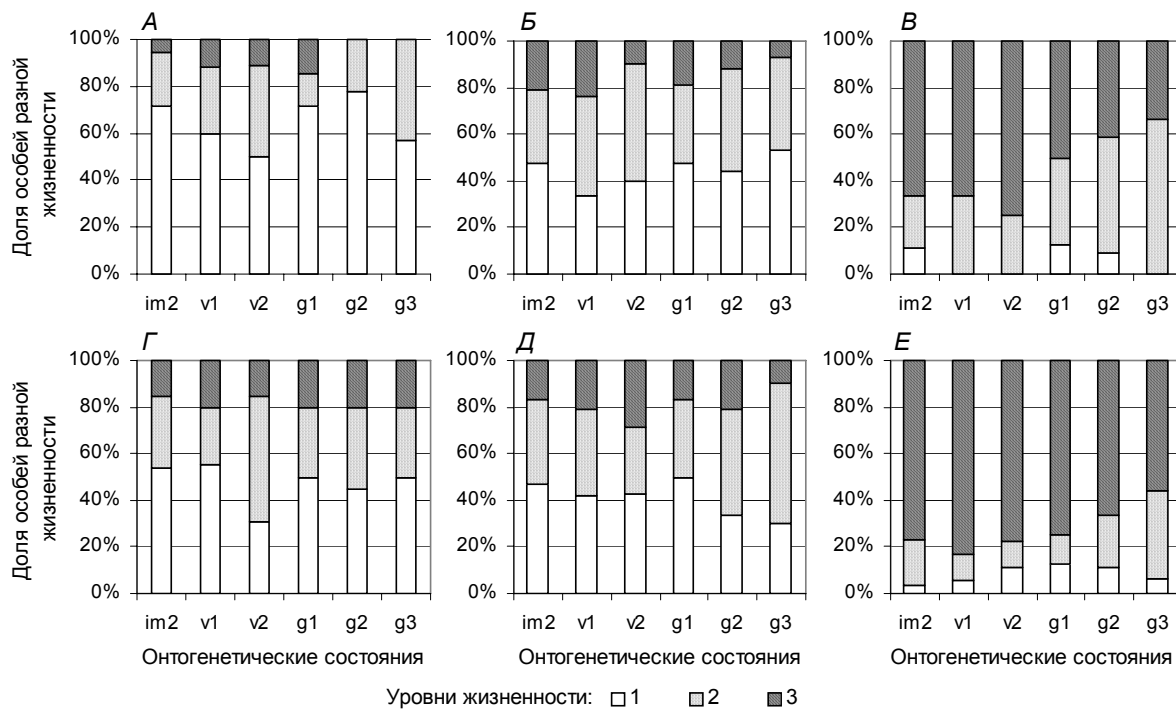


Рис. 6. Онтогенетические спектры ценопопуляций ели в сообществах некоторых типов темнохвойных лесов.

Во всех исследованных лесах доля пихты в составе древесного яруса была существенно меньше, чем ели, поэтому имеющихся учетных площадей оказалось недостаточно для оценки полноты онтогенетических спектров ее ценопопуляций. Однако подсчеты на этих площадках показали, что в высокотравных водораздельных и приручьевых пихто-ельниках большая часть особей пихты, как и ели, имеет нормальную или пониженную жизненность, а в зеленомошных пихто-ельниках – низкую.

Видовое разнообразие сообществ. В рядах сообществ выделенных типов обеих модельных территорий значения показателей видовой насыщенности и видового богатства деревьев, кустарников и трав вместе с кустарничками уменьшаются от высокотравных типов к зеленомошным; при этом число видов трав и кустарничков сокращается наиболее сильно (Табл. 3).

В сообществах темнохвойных лесов обоих модельных регионов доминируют виды рода ель; одновременно среди высоко константных видов деревьев практически

езде встречается береза пушистая. В Коми и Пермской области, в отличие от Карелии, в большинстве сообществ высокие баллы константности имеют также пихта сибирская и сосна сибирская (кедр). Это свидетельствует о потенциальной полидоминантности древесной синузии в этом регионе, а доля участия пихты и кедра в разных ярусах конкретных сообществ может быть обусловлена разными причинами и, в первую очередь, их сукцессионным статусом.

Сравнение изменений числа константных и доминантных видов трав и кустарничков выявляет те же тенденции: число этих видов велико в лесах высокотравных типов и мало в бореально-кустарничковых и бореально-зеленомошных лесах (Табл. 3). В анализируемых рядах сообществ темнохвойных лесов обеих модельных территорий выявлена интересная особенность: в бореально-кустарничковых и бореально-зеленомошных лесах наиболее бедных в видовом отношении, среди трав и кустарничков доминанты обычно имеют высокую константность. В более богатых в видовом отношении лесах набор доминантов разнообразен и только небольшая часть доминантов высококонстантна (Табл. 2). При этом практически все виды более бедных типов леса присутствуют также в составе более богатых типов. Увеличение числа доминантов в богатых сообществах связано с усложнением структуры травяного яруса (наличием нескольких подъярусов).

Таким образом, в пределах сообществ одного типа число и набор доминантов может значительно варьировать. Эта особенность осложняет использования синтаксонов нижнего ранга доминантной классификации особенно при описании богатых в видовом отношении темнохвойных лесов.

Отметим, что значения показателя видовой насыщенности сходны в сообществах одинаковых типов обоих регионов, а значения показателя видового богатства отличаются в два раза и более в сообществах всех типов, кроме бореально-зеленомошных (Табл. 3). Такое различие значений показателей видовой насыщенности и видового богатства сообществ свидетельствует о большей гетерогенности видового состава елово-пихтовых лесов Коми и Пермской области по сравнению с ельниками Карелии. Причины этого многообразны: различное флористическое богатство модельных территорий, разная степень антропогенно обусловленного обеднения флор и прочее; для их анализа требуется проведение специальных исследований.

Эколого-ценотическая структура травяно-кустарничкового яруса.

Сравнение эколого-ценотических спектров сообществ выделенных типов выявляет общую для обеих модельных территорий тенденцию: снижение эколого-ценотического

разнообразия в ряду сообществ от высокотравных к зеленомошным типам (Рис. 3, А, В, 4, А, В). Особенно четко она проявляется в темнохвойных лесах Карелии. Эколого-ценотическая структура упрощается за счет сокращения, а затем и полного выпадения из состава флоры сначала луговых, а затем нитрофильных, неморальных и высокотравных видов. В наиболее бедных по видовому составу типах господствуют бореальные виды, с небольшими обилиями встречаются виды боровой и олиготрофной групп (Табл. 2). Еще более четко характер упрощения структурного разнообразия сообществ при рассмотрении эколого-ценотических спектров высоко константных видов (Рис. 3, Б, Г, 4, Б, Г).

В травяно-кустарничковом ярусе среди высоко константных видов обоих регионов к бореальным относятся 22 вида, к высокотравным – 18, к видам олиготрофных болот – 5, к неморальным – 4, к боровым – 1 вид. Большое число и высокая доля высокотравных видов в эколого-ценотических спектрах сообществ некоторых типов и их постоянное присутствие в сообществах большинства типов позволяет предположить, что высокотравная группа в той же степени, как и бореальная, характерна для травяно-кустарничкового яруса темнохвойных лесов.

Окна возобновления и ветровально-почвенные комплексы. Еще один аспект оценки как структурного разнообразия, так и сукцессионного состояния сообществ – наличие окон в древостое и ВПК разного времени появления. Сравнение описаний структуры сообществ разных типов показывает, что только в высокотравных (приручьевых и водораздельных) темнохвойных лесах эти признаки проявляются полностью.

В лесах других типов они выражены лишь частично. Так, в неморально-бореальном и крупнопоротниковом, бореально-мелкотравном типах обычно хорошо выражена оконная мозаика, присутствуют ВПК. Однако в большинстве случаев окна и ВПК сходны по времени возникновения; валеж находится на начальных стадиях разложения, либо отмечен значительный разрыв во времени образования валежа – на больших площадях присутствует только сильноразложившийся и свежий валеж. В бореально-зеленомошных типах и в части бореально-кустарничковых типов оконная мозаика выражена слабо, почти нет педотурбаций и вместо полночленных ВПК присутствует только валеж, формирующийся в результате облома стволов деревьев.

Следует обратить особое внимание, что многие исследователи, выделяя признаки климаксовых лесов, придают особо большое значение наличию валежа разных стадий разложения [49, 65]. При этом авторы выделяют этапы разложения

древесины стволов по комплексу признаков, среди которых физиономически наиболее четко выделяются два: степень разложения древесины и последовательно сменяющие друг друга группировки высших растений, лишайников и грибов. В том случае, когда биологический механизм деструкции функционирует нормально, процессы разложения и заселения древесины происходят согласованно. Однако есть данные, что в результате верховых и низовых пожаров в бореальных лесах погибают грибы-деструкторы ранних стадий разложения древесины [43], поэтому даже значительно разрушенная древесина может быть непригодна для поселения большинства сосудистых растений и мхов. В связи с этим, наличие валежа на разных этапах только «механического» разрушения не является признаком климаксовых (квазиклимаксовых) лесов.

Следы рубок и пожаров в растительном и почвенном покрове. Следы выборочных рубок встречены в лесах всех типов. Обилие следов рубок не связано напрямую с типом леса, но только с удаленностью участка от сплавной реки, населенного пункта и др. (т.е. с нахождением в прошлом в сфере лесозаготовительной деятельности промышленных компаний или местного населения).

Признаки давних пожаров встречены в лесах всех типов, кроме ельников высокотравных водораздельных. Отдельные участки лесов, где отсутствуют признаки пожаров, описаны также в сообществах других типов, кроме черничных и зеленомошных. При этом характер выраженности следов пожаров для типов сильно различен.

Ельники и пихто-ельники черничные и зеленомошные сформировались после неоднократных или многократных пожаров. Во всех почвенных профилях здесь присутствуют угли, на старых соснах встречаются пожарные подсушины. Во многих случаях угли залегают в виде одного или нескольких слоев, что свидетельствует об очень длительном отсутствии перемешивания почвы вывалами деревьев. Такая ситуация возможна либо при интенсивных рубках сосен послепожарного поколения, либо при господстве ветролома. В других случаях включения углей в профиле встречены как под подстилкой (след последнего пожара), так и в материале отсыпке вывалов (следы более давних пожаров). Так или иначе, относительно данных типов сообществ можно говорить о сравнительно небольшом сроке их спонтанного развития (первое, редко второе поколение темнохвойных видов деревьев после нарушения).

В случае пихто-ельников крупнопоротниковых также можно говорить о сравнительно недавнем времени последних пожаров (по пожарным подсушинам на кедрах, распространению углей в почвах). Выявить следы более давних пожаров в

лесах этого типа в большинстве случаев невозможно в связи с преобладанием слаборазвитых, либо смытых почв (отсутствием погребенных углей).

Для ельников бореально-мелкотравных и пихто-ельников неморально-бореальных наиболее обычно присутствие углей в материале отсыпки ВПК. Можно предполагать, что после последнего пожара лес развивался в спонтанном режиме, который сопровождало падение деревьев с образованием ВПК. На некоторых участках пихто-ельников неморально-бореальных встречены признаки распашки с предшествующим выжиганием леса (такие участки приурочены, в основном, к пологим террасам). В целом, длительность спонтанного развития лесов этих типов после последних сильных нарушений соответствует времени жизни одного – двух поколений темнохвойных видов деревьев.

В отношении высокотравных лесов нужно отметить наибольшую встречаемость участков без признаков пожаров в прошлом. В случаях присутствия следов пожаров в виде углей в почве можно предполагать длительное спонтанное развитие леса после последнего пожара (угли только в материале отсыпки ВПК). Вместе с тем, даже в почвах высокотравных прирубьевых пихто-ельников встречено до 4-х ярусов «погребенных» разновозрастных западин ВПК с включениями углей – в этом случае вероятно многократное чередование пожаров и периодов спонтанного развития леса.

Признаки сукцессивности и климаксности в почвах. Результаты макроморфологического анализа почвенных профилей показывают, что основным естественным нарушением почв в исследуемых лесах является ветровал. Следы ветровальных нарушений отмечены практически во всех профилях. Наиболее хорошо следы ветровальной мозаики представлены в высокотравных, а также неморально-бореальных темнохвойных лесах.

При этом только в буроземах и перегнойных почвах наблюдается соответствие глубины современных ветровальных западин и мощности органических и органоминеральных горизонтов, что говорит о стабильности этих почв. В остальных случаях мощность последних невелика – ветровал перемещает материал горизонтов E (EL) и B.

Такая ситуация связана с действием факторов деградации, экзогенных по отношению к биогеоценозам. Причиной их могут быть как природные катастрофы, так и хозяйственная деятельность человека. Как показано выше, на исследуемой территории наиболее существенные воздействия на леса связаны с пожарами – их следы в виде углей отмечены в большинстве почв.

Известно, что сгорание травяно-мохового покрова, подстилки, почвенного перегноя ведет к развитию окислительных процессов, минерализации органического вещества. Одновременно получают развитие процессы поверхностного осветления почвенного материала – в первую очередь в результате его дезагрегации и поверхностного перебива [3, 33, 35]. Ухудшение физических свойств почвы связано с уменьшением аэрации и водопроницаемости; обеспечением условий для развития глеевого процесса. В итоге пожар инициирует развитие комплексного процесса «подзоливания-лессиважа-оглеения», ведущего к формированию в почвах осветленного (подзолистого, элювиального) горизонта.

В результате пожаров обедняется население почвенных беспозвоночных, происходит исчезновение основных деструкторов растительного опада [23], что приводит в конечном результате к снижению биологической активности почв. Вместе с изменением состава напочвенного покрова это определяет изменение характера гумусонакопления (образование грубого гумуса). Такая ситуация характерна для подавляющего большинства почв зеленомошных и черничных ельников и пихто-ельников, а также для многих почв в иных типах леса. В период накопления грубого гумуса сохраняется высокая пожароопасность, возможность быстрого распространения пожара по поверхности.

Обратное изменение типа гумусонакопления в направлении формирования гумуса типа модер, модер-мульч требует дополнительных исследований. Оно, по-видимому, связано с согласованными процессами восстановления различных компонентов биогеоценоза: формированием травяного покрова с господством мезофильных и мезогигрофильных трав, восстановлением комплекса почвенной фауны.

Оценка сукцессионного состояния выделенных типов леса. Сообщества высокотравных типов можно рассматривать либо как максимально приближенные к квазиклимаксовым (поздний этап прогрессивной сукцессии), либо как сообщества, не испытавшие серьезных нарушений в прошлом (собственно квазиклимаксовые). Поскольку следы нарушений не только в растительности, но и в почвенном покрове могут стать незаметными после смены нескольких (многих) поколений эдификаторов при спонтанном развитии, разделить эти два варианта очень сложно. Следует отметить, что сообщество одного типа, выделенного по признакам растительности, часто соответствует нескольким биогеоценозам, если при их выделении учитывать таксономические или сукцессионные признаки почв.

Исходя из современного состояния сообществ исследованных высокотравных типов, можно предположить, что в дальнейшем, при условии спонтанного развития (отсутствии природных и антропогенных нарушений) по мере смены поколений эдификатора (эдификаторов) структурное и видовое разнообразие таких сообществ будет незначительно увеличиваться до момента выхода на стационарный режим.

Сообщества неморально-бореальных и крупнопапоротниковых типов можно рассматривать как среднесукцессионный этап прогрессивной сукцессии - формирование сообществ квазиклимаксовых высокотравных типов. Их дальнейшее развитие в наибольшей степени определяется возможностями поступления и приживания диаспор высших растений, грибов и представителей других царств. При отсутствии возможности поступления диаспор тех ли иных видов за время смены нескольких поколений эдификаторов сообщества этих типов перейдут в субквазиклимаксовое состояние.

Сообщества бореально-мелкотравных, черничных и зеленомошных типов можно рассматривать как раннесукцессионный этап прогрессивной сукцессии - формирование сообществ квазиклимаксовых высокотравных типов или как этап регрессивной сукцессии, когда, в крайне бедных экотопах, сообщества могут превратиться в чернично-зеленомошные пустоши [42]

Заключение

Проведенные исследования выявили значительное видовое и структурное разнообразие старовозрастных и разновозрастных темнохвойных лесов модельных регионов Европейской России. Современное разнообразие этих лесов, в первую очередь, обусловлено антропогенно инициированными пирогенными воздействиями разной повторяемости и разной давности: минимальные и наиболее давние воздействия (более 3-4 поколений эдификаторов) характерны для высокотравных типов, максимальные и наименее давние (1-2 поколения эдификаторов) – для черничных и зеленомошных типов. Почти абсолютное господство в модельных регионах двух последних типов темнохвойных лесов дает возможность в целом оценить степень антропогенной преобразованности темнохвойных лесов как высокую. В связи с этим становится ясным особенная ценность минимальных по доле участия в бореальных лесах высокотравных темнохвойных сообществ (приручьевых и особенно плакорно-склоновых) как рефугиумов биоразнообразия.

Оценка сукцессионного статуса выделенных типов темнохвойных лесов дает возможность предположить, что при условии спонтанного развития в течение

нескольких (многих) поколений эдификаторов и свободного поступления зачатков основных ценозообразователей большая часть сообществ выделенных типов (кроме части черничных и зеленомошных) может преобразоваться в высокотравные квазиклимаксные темнохвойные леса с максимальным структурным и видовым разнообразием. Вероятно, именно такие леса определяли доисторический облик темнохвойных лесов Европейской России. Однако минимальная доля высокотравных сообществ среди темнохвойных лесов в целом и медленные темпы расселения многих видов растений и животных – почвообразователей, наряду с невысокими скоростями всех биохимических процессов в условиях бореальной зоны, не позволяют надеяться на восстановление в обозримом будущем квазиклимаксных сообществ на площадях, достаточных для сохранения видового разнообразия темнохвойных лесов Европейской России. В связи с этим необходимо продолжить планомерные поиски рефугиумов таежных лесов, провести инвентаризацию сохранившихся высокотравных сообществ и присвоить им ранг резерватов биологического разнообразия.

Благодарности: Д.Е. Аксенову и А.Ю. Ярошенко за финансовую и техническую поддержку части экспедиций; В.Н. Короткову, П.В. Потапову, С.А. Турубановой, Е.И. Киричок за предоставление геоботанических описаний; Е.А. Игнатовой за консультации и определение мхов; Л.Б. Заугольной за конструктивную критику и ценные замечания при обсуждении статьи.

Работа выполнена при поддержке фонда РФФИ, проект 04-04-49446, программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Научные основы сохранения биоразнообразия России», проекта ИНТАС 01-0633.

Литература

1. Абатуров А.В., Меланхолин П.Н. Естественная динамика леса на постоянных пробных площадях в Подмосковье. Тула: Гриф и К, 2004. 336 с.
2. Атлас Коми АССР. М.:ГУГЛ ГГК СССР, 1964. 112 с.
3. Бобровский М.В. Лесные почвы: биотические и антропогенные факторы формирования // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / Отв. ред. О.В.Смирнова. Кн. 1. М.: Наука, 2004. С. 381–427.
4. Вальтер Г. Растительность Земного Шара М.: Прогресс, 1968. Т.1. 551 с.
5. Василевич В.И. Травяные ельники Европейской России//Бот. журнал.2004.Т.89. №1. с. 13-21.
6. Великайнен М.И. Еловые леса Карело-Финской ССР и характеристика их флористического состава: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 1958. 22 с.
7. Волков А.Д., Белоногова Т.В., Курхинен Ю.П. и др. Фактор биоразнообразия и комплексная продуктивность лесных экосистем северо-запада таежной зоны европейской части России. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2002. 223 с.
8. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность /Отв. Ред. О.В.Смирнова М.: Наука. Кн.1. 479 с., Кн. 2. 575 с.
9. Геоботаническое районирование Нечерноземья европейской части РСФСР. Л.: БИН АН СССР, 1989. 63 с.

10. Громцев А.Н., Колымцев В.А., Шелехов А.М. Ландшафтные особенности и рекреационная оценка экосистем Паанаярвского национального парка // Природа и экосистемы Паанаярвского национального парка. Петрозаводск. Карел. науч. центр РАН. 1995. 172 с.
11. Громцев А.Н. Ландшафтная экология таежных лесов: теоретические и прикладные аспекты. Петрозаводск: Кар.НЦ РАН, 2000, 144 с.
12. Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. деревья и кустарники. Методические разработки. М.: Прометей. 1989. 104 с.
13. Дыренков С.А. Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука, 1984. 176 с.
14. Евстигнеев О.И., Коротков В.Н., Беляков К.В., и др. Биогеоценотический покров Неруссо-Деснянского полесья: механизмы поддержания биологического разнообразия. / Под ред. О.В. Смирновой. Брянск, 1999. 176 с.
15. Елина Г.А., Кузнецов О.Л., Девятова Э.И. и др. Современная и голоценовая растительность национального парка Паанаярви (северо-западная Карелия) // Ботан. журн. 1994. Т. 79. № 4. С. 13-31.
16. Заугольнова Л.Б., Морозова О.В. Распространение и классификация бореальных лесов // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / Отв. ред. О.В.Смирнова. Кн. 2. М.: Наука, 2004. С. 295–330.
17. Зубарева Р.С. Лесорастительные условия и типы темнохвойных лесов горной полосы Среднего Урала // Труды ин-та экологии растений и животных. 1967. Вып. 53. С. 13-89.
18. Казимиров Н.И. Ельники Карелии. Л., 1971. 139 с.
19. Классификация и диагностика почв СССР. М., 1977. 222 с.
20. Классификация почв России. М., 1997. 236 с.
21. Корчагин А.А. Растительность северной половины Печоро-Илычского заповедника // Труды Печоро-Илычского заповедника. Вып. II. М. 1940. С.5-416.
22. Корчагин А.А. Влияние пожаров на лесную растительность и восстановление ее после пожара на европейском Севере // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 3 (Геоботаника). Вып. 9. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1954. С. 75-149.
23. Кулешова Л.В., Коротков В.Н., Потапова Н.А., Евстигнеев О.И., Козленко А.Б., Русанова О.М. Комплексный анализ послепожарных сукцессий в лесах Костомукшского заповедника (Карелия) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1996. Т. 101. Вып. 4. С. 3–15.
24. Кучко А.А. Национальный парк «Паанаярве» // Охраняемые природные территории и памятники Карелии. Петрозаводск, 1992 С.
25. Леса Республики Коми. /Под ред. Г.М.Козубова, А.И.Таскаева. М.: Дизайн. Информация. Картография, 1999. 512 с.
26. Морозова Р.М. Лесные почвы Карелии. Л., 1991. 184 с.
27. Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. - М.: Мир. 1992. 184 с.
28. Надуткин В.Д., Лазарев Н.А. Еловые леса Коми АССР, их использование и возобновление. 1963
29. Национальный парк Паанаярви. Петрозаводск. Препринт Карел. науч. центра РАН. 1991 56 с.
30. Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках европейской России». М.: Научный мир. 2000. 185 с.
31. Паутов Ю.А. История освоения и изучения лесов // Лесное хоз-во и лесн. ресурсы Республики Коми. М.: Дизайн. Информация. Картография, 2000. С.21-46.
32. Пахучий В.В. Коренные леса республики Коми: состояние и проблемы охраны // Лесоведение. 2002. №2. С. 8-13.
33. Пономаренко Е.В. Методические подходы к анализу сукцессионных процессов в почвенном покрове // Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия / Под ред. О.В.Смирновой, Е.С.Шапошникова. СПб.: РБО, 1999. С. 34–57.
34. Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. 431 с.
35. Ремезов Н.П., Погребняк П.С. Лесное почвоведение. М.: Лесная промышленность, 1965. 324 с.
36. Романовский А. М. Поливариантность онтогенеза *Picea abies* (*Pinaceae*) в Брянском полесье // Бот. журн. 2001, № 8. С. 72-85.
37. Скворцов В.Э. Определитель сосудистых растений таежной зоны Европейской России.- М.: Гринпис России, 2000. 587 с.
38. Скворцова Е.Б., Уланова Н.Г., Басевич В.Ф. Экологическая роль ветровалов. М.: Лесн. пром-сть. 1983. 192 с.

39. Смирнова О.В., Бобровский М.В., Ханина Л.Г. Использование демографических методов для оценки и прогноза сукцессионных процессов в лесных ценозах // Бюлл. МОИП. Сер. Биологическая. 2001. Т. 106, № 5. С. 26-34.
40. Смирнова О.В. Методологические подходы и методы оценки климаксового и сукцессионного состояния лесных экосистем (на примере восточноевропейских лесов) // Лесоведение 2004. №3 С. 15-27.
41. Смирнова О.В., Бобровский М.В., Ханина Л.Г. Использование демографических методов для оценки и прогноза сукцессионных процессов в лесных ценозах // Бюлл. МОИП. Сер. Биологическая. 2001. Т. 106, № 5. С. 26-34.
42. Смирнова О.В., Коротков В.Н. Старовозрастные леса Пяозерского лесхоза северо-западной Карелии // Бот. журн. 2001. Т. 86. №1. С. 98-109.
43. Спирин В.А., Широков А.И. Особенности динамики деструкции валежа в ненарушенных южнотаежных фитоценозах // Микология и фитопатология, 2002. Т. 37 (1). С. 22-33.
44. Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия. Санкт-Петербург, ВБО. 1999.549 с.
45. Уиллиамс У.Т., Ланс Дж.Н. Методы иерархической классификации // Статистические методы для ЭВМ. Под ред. К.Энслейна, Э.Рэлстона, Г.С.Уилфа. М., 1986. С. 269-301.
46. Ханина Л.Г., Смирнов В.Э., Бобровский М.В. Новый метод анализа лесной растительности с использованием многомерной статистики (на примере заповедника "Калужские засеки") // Бюлл. МОИП. Сер. Биологическая. 2002. Т. 107. № 1. С. 40-48.
47. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 183 с.
48. Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб: Мир и семья, 1995. 990 с.
49. Широков А.И., Спирин В.А., Шестакова А.А. и др. Стационарное изучение гумификации валежа и динамики эпиксильного покрова в южнотаежных ельниках Нижегородского Заволжья // Лесные стационарные исследования. Тула, 2001. С. 321-325.
50. Экосистемы ландшафтов северо-запада северной тайги (структура и динамика) Петрозаводск Карел. науч. центр РАН 1995. 194 с.
51. Юрковская Т.К. Растительный покров Карелии // Растительный мир Карелии и проблемы его охраны. Петрозаводск, 1993. С. 8-36.
52. Яковлев Ф.С., Воронова В.С. Типы лесов Карелии и их природное районирование. Петрозаводск. 1959. 190 с.
53. Ярошенко А.Ю., Морозов А.С., Агафонова А.А. и др. Леса заповедника Басеги: естественная структурно-динамическая организация и ее изменение в результате рубок последнего десятилетия. М.: Диалог-МГУ, 1998. 50 с.
54. Ярошенко А.Ю., Потапов П.В., Турубанова С.А. Малонарушенные лесные территории европейского Севера России, М. Гринпис, 2001. 75 с.
55. Aksenov D., Karpachevsky M., Lloyd S., Yaroshenko A. The last of the last: The Old-growth Forests of Boreal Europe. Moscow, 1999. 68 p.
56. Ellenberg H. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. 5. Aufl. Ulmer, Stuttgart. 1996. 1096 S.
57. Hill, M.O. 1979. DECORANA – a FORTRAN programm for detrended correspondence analysis and reciprocal averaging. Cornell University, Ithaca, N.Y. 31p.
58. Hill M.O., Gauch H.G. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique // Vegetatio. 1980. Vol. 42. P. 47-58.
59. Johnson S.C. Hierarchical clustering schemes. Psychometrika, 2. 1967. P.241-254
60. Martin P.S. Preshistoric Overkill The Global Model. Quaternary Extinction. Tucson. 1984. P.1-198.
61. McCune, B., Mefford M.J. Multivariate Analysis of Ecological Data. MjM Software. 1999. 237 pp.
62. McCune B., Grace J.B. Analysis of Ecological Communities. MjM Software Design. 2002. 300 pp.
63. Persson, S. 1981. Ecological indicator values as an aid in the interpretation of ordination diagrams. Journal of Ecology. 69: 71-84.
64. Smirnova O.V., Popadyouk R.V., Evstigneev O.I., Minaeva T.Yu., Shaposhnikov E.S., Morosov A.S., Yanitskaja T.O., Kuznetsova T.V., Ripa S.V., Samochina T.Yu., Romanovskii A.M., Komarov A.S. Current state of coniferous-broad-leaves foreste in Russia and Ukraine: historical development biodiversity, dynamic. Pushchino: PRC RAS, 1995. 77 p.
65. Ulanova N.G. The effects of windthrow on forests at different spatial scales: a review // Forest ecology and management. 2000. V. 135. P. 155-167.