

УДК 581.524.32 : 581.526.42(470.2)

© Г. Г. Герасименко, В. С. Ипатов, Т. О. Салтыковская

**ДИНАМИКА СФАГНОВЫХ СОСНЯКОВ
СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ**G. G. GERASIMENKO, V. S. IPATOV, T. O. SALTYSKOVSKAYA. THE DYNAMICS
OF THE BOG MOSS PINE FORESTS IN THE NORTH-WESTERN RUSSIA

Исследованы автогенные сукцессии в олиготрофных сфагновых сосняках Ленинградской обл. и Карелии. Построены возрастные ряды сообществ с одним и с несколькими поколениями сосны с промежутком между поколениями 40—200 лет. Не обнаружено закономерного изменения напочвенного покрова с увеличением возраста как в климаксовых, так и в демутационных (но не постдеструкционных) сообществах. Некоторые различия в напочвенном покрове выражаются в большем или меньшем обилии зеленых мхов вследствие различной развитости корневых систем. Обнаружены различия в напочвенном покрове для постдеструкционных состояний, описаны абберационные состояния сообществ. Построена экотопическая система ассоциаций сосняк кустарничково-сфагновый, включающая в себя 4 ассоциации: климаксовую, собственно демутационную и две постдеструкционные ассоциации; приведены их характеристики.

Целью исследования являются изучение процессов автогенной динамики в сосняках сфагновой группы и построение динамической классификации сфагновых сосняков. Материал для исследования собран на территории южной и средней тайги в Лужском, Ломоносовском и Приозерском районах Ленинградской обл., в Сортавальском и Суоярвском районах Карелии и около г. Петрозаводска и включает в себя 108 геоботанических описаний. В качестве объекта исследования выбраны сосняки сфагновой группы с хорошо выраженным древесным ярусом сосны лесной формы 10—22 м выс., с сомкнутостью древостоев 0.3—0.9. Описаны сосняки олиготрофного типа питания. В моховом покрове сфагновые мхи господствуют или согосподствуют с группой зеленых мхов. Мощность торфа несколько варьирует в зависимости от района исследования. Различается и положение сообществ в ландшафте: они описаны на выровненных участках водоразделов, в отрицательных формах рельефа, в краевых частях болотных систем озерного происхождения. Следует отметить, что в целом эти сообщества в силу ряда причин являются мало нарушенными по сравнению с сообществами более сухих местообитаний. Исследованы сообщества, занимающие небольшие площади, достаточно труднодоступные для техники из-за своего расположения в отрицательных элементах рельефа и в целом мало затронутые хозяйственной деятельностью. В силу повышенной влажности пожары, по-видимому, затрагивают эти сообщества меньше, чем типы леса, развивающиеся в более сухих местообитаниях, что отмечают и другие исследователи (Колесников, 1985), хотя в целом пожары являются естественным и обычным явлением в сфагновых сосняках. Во многих сообществах, особенно в Суоярвском р-не, встречены следы выборочных рубок; описаны редины и небольшие массивы сплошных рубок. Описаны также молодняки, происхождение которых связано с нарушениями.

Методика сбора и обработки материала

Описания выполняли по стандартной методике. Обилие видов травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов оценивали по шкале господства (Ипатов и

др., 1966). На каждой пробной площади проводили описание почвенного разреза, брали образцы торфа и минеральных горизонтов для химических анализов, торфа из корнеобитаемого слоя для определения ботанического состава. Определяли мощность торфа. Брали керны господствующих деревьев сосны на уровне груди для определения бонитета и возраста, а также, как правило, еще несколько кернов по ступеням толщины для более точного определения возраста древостоев. Образцы сфагновых мхов определяли в лабораторных условиях.

В качестве основных признаков при анализе экотопов учитывали следующие: тип торфа, степень разложения, мощность, кислотность, зольность торфов, механический состав минеральных горизонтов; учитывали и степень влажности по данным почвенных разрезов. Определяли степень разложения глазомерно-процентным методом и ботанический состав торфов корнеобитаемого слоя. Для торфяных образцов корнеобитаемого горизонта определяли солевую кислотность и зольность по стандартным методикам. Для образцов минеральных горизонтов определяли механический состав по пирофосфатному методу и кислотность.

Поскольку по жизненности господствующих деревьев можно судить об условиях экотопа в данном сообществе, рассчитали средние общие и текущие бонитеты по площади сечения ствола, используя десятибалльную шкалу (Ипатов и др., 1995), для сосны и сопутствующих пород (березы, ели) на каждой пробной площади. Для разграничения экотопов и выделения экотопических систем ассоциаций (типов леса) рассчитали коэффициенты корреляции общего и текущего бонитета с основными показателями экотопа. Дальнейший анализ проводили по признакам растительности, связанным с особенностями экотопа и динамикой насаждений. При этом учитывали экологические особенности видов травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов, наличие экологически ярких индикаторных видов, принадлежность видов к тем или иным свитам А. А. Ниценко (1969), диагностические группы видов, выделяемые разными авторами при классификации. Использовали данные об экологии сфагновых мхов (Боч, Кузьмина, 1985). Для выяснения взаимоотношений между видами травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов был также рассчитан двусторонний коэффициент межвидовой сопряженности (Ипатов и др., 1974).

Основные аспекты исследования следующие: изучение возрастных особенностей древостоев сфагновых сосняков; исследование хода развития сообществ после различного рода нарушений; построение возможных динамических рядов сфагновых сосняков; решение вопроса о том, что представляет собой климаксовая стадия развития; создание системы динамических классификационных единиц сфагновых сосняков.

Вся совокупность сообществ сфагновых сосняков была подразделена на ряд социаций (низших оперативных единиц). В одну социацию относили описания, максимально сходные по доминантам и субдоминантам, по присутствию индикаторных видов, по особенностям древесного яруса. Объем ее примерно соответствовал объему социации В. В. Алехина (1935). Описания были упорядочены в возрастные ряды. Описания с одним поколением сосны расположили в порядке увеличения возраста; описания с несколькими поколениями расположили в порядке увеличения возраста 1-го и 2-го поколений с сохранением одного и того же промежутка между поколениями. Соответственно получили 7 рядов с промежутками между 1-м и 2-м поколениями в 40, 60, 80, 100, 120—130, 170 и 200 лет. Ряды могут разветвляться в момент появления 3-го и 4-го поколений. Следует отметить, что поколения были выделены в некоторой степени условно, поскольку керны брали не у всех деревьев на пробной площади, в связи с чем возможны некоторые неточности в выделении границ поколений.

Проанализировали положение выделенных социаций в возрастных рядах, а также изменение в них плотности древостоя, сквозистости и бонитета. С целью изучения закономерностей изменения напочвенного покрова с возрастом для ряда развития с одним поколением сосны рассчитаны линейные коэффициенты корреляции между

возрастом и сквозистостью древостоев и обилием видов травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов.

Элементарной классификационной единицей в нашей системе является ассоциация, которая объединяет состояния, примыкающие друг к другу по времени и сходные по составу эдификаторов, субэдификаторов, по жизненности эдификатора. Могут быть приняты во внимание виды-индикаторы и характер горизонтального сложения. По результатам анализа положения социаций в рядах их объединили в ассоциации. Ассоциации, сообщества которых находятся в сходных экотопах, объединили в одну экотопическую систему ассоциаций — тип леса в динамическом его понимании (Ипатов, 1990).

Результаты и обсуждение

К одному типу леса относятся сообщества, произрастающие в сходных экотопах. Характеристики экотопа, полученные путем прямых измерений, в описанных сообществах могут довольно сильно варьировать. Мощность торфа варьирует от 11 см до более 1.5 м. В большинстве описаний корнеобитаемый слой представлен верховым сосново-сфагновым, сосново-кустарничковым, сосново-пушицевым, пушицево-сфагновым, сфагновым торфом со степенью разложения 5—65 %, иногда встречаются древесные, древесно-осоковые, сосново-сфагновые, сосново-сфагново-гипновые, сфагновые и травяно-моховые переходные торфа со степенью разложения 10—65 %. Перечисленные верховые торфа подстилались более разложенными сосновыми, сосново-кустарничковыми верховыми торфами (степень разложения 55—75 %) или — с глубины 30—50 см — переходными торфами травяной и древесно-травяной группы (степень разложения 25—60 %). Зольность корнеобитаемого слоя сильно варьирует (от 1.2 до 12.9 %), иногда составляя 15—40 %, что может быть связано с присутствием минеральных частиц. При этом повышенная зольность часто обнаруживается на нарушенных участках — в послепожарных сообществах и одновозрастных древостоях, возникших, по-видимому, после сильных деструкций, где могло иметь место обогащение почвы. Кислотность торфов корнеобитаемого слоя варьирует не столь значительно (от 2.21 до 3.91); кислотность верхнего минерального горизонта составляет 2.13—4.16. Одним из важнейших факторов в этих местообитаниях являются степень и характер увлажнения (Лопатин, 1947; Орлов, 1980, и др.). В момент описания грунты довольно сильно различались по влажности. В некоторых описаниях вода стояла почти на поверхности, в других сочилась с разной глубины, в третьих влажность торфа была небольшой на всей глубине почвенного разреза.

Бонитет сосны в описанных сообществах довольно сильно варьирует. Общий бонитет (средний на описание) составляет 3.0 (коэффициент вариации 23 %), текущий — 3.5 (коэффициент вариации 20 %).¹ Зависимости бонитета и таких экотопических показателей, как тип, мощность и кислотность торфа и кислотность минерального горизонта при его близком залегании, не было обнаружено. Обнаружена зависимость, хотя и довольно слабая, между общим бонитетом и степенью разложения торфа ($r^2 = 0.17$; здесь и далее уровень значимости 5 %) и текущим бонитетом и степенью разложения ($r^2 = 0.14$). Общий и текущий бонитет коррелируют между собой ($r^2 = 0.47$). Наблюдается зависимость между зольностью и общим бонитетом ($r^2 = 0.11$). Степень разложения связана с зольностью ($r^2 = 0.20$). Следовательно, при анализе прямых экотопических оценок выявляется некоторая неоднородность сообществ по трофности местообитания, хотя в любом случае эти показатели не могут являться единственными критериями при разграничении экотопов.

На основе сходства экотопа при поверке его характером растительности большинство из описанных сообществ объединили в один тип леса — экотопическую систему ассоциаций: *Pinus sylvestris* — *Ledum palustre*² — *Sphagnum russo-*

¹ По принятой шкале условия произрастания улучшаются с возрастанием бонитета.

² *Ledum palustre* — условное обозначение группы содоминирующих кустарничков, образованной *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum* и *Ledum palustre*.

wii + *Sphagnum angustifolium*³ (сосняк кустарничково-сфагновый). Названия типа леса и ассоциаций даны по следующей схеме: доминанты разных ярусов соединены знаком «-», содоминирующие виды одного яруса — знаком «+»; при большом числе доминантов в одном ярусе в названии приведен один или два наиболее характерных вида из этой группы доминантов.

Из дальнейшего анализа исключены ассоциации, отличающиеся от основного массива режимом увлажнения и представленные небольшим числом описаний, не позволяющим реконструировать соответствующие этим пограничным экотопам системы ассоциаций.

В сообществах данной экотопической системы ассоциаций мощность торфа варьирует от 17 до более 140 см. Почвы чаще всего торфяно-болотные. Под очесом расположен первый торфяной горизонт Т₁, слоистый, бурый со светло-бурыми прослоями, содержащий много корней. С глубины 15—40 см идет второй торфяной горизонт Т₂ — темный, коричнево-бурый, более разложженный. Иногда профиль может представлять собой чередование большего числа слоев торфа разной степени разложения. В некоторых описаниях с глубины (15)25—35 см сочилась вода. Часто профиль содержал пограничный минеральный горизонт со следами крупного пожара, разделяющий торфа разного ботанического состава. Иногда в профиле встречалось несколько пожарных горизонтов, редко — непосредственно под очесом. Периодически с глубины 25—30 см встречались крупные погребенные древесные остатки. Некоторые сообщества встречены на торфяно-глеевой глинистой и суглинистой почве, торфянистой скрытоподзолисто-глеевой на глинистой морене, торфянисто-глеевой, торфянистой подзолисто-глеевой и на оторфованном гумусовом подзоле. Два последних типа почвы имели пожарный слой на границе торфа и минеральной части профиля. Торфа корнеобитаемого слоя сфагновые, сфагновые с политриховыми мхами, кустарничково-сфагновые, сосново-сфагновые, сосново-кустарничковые, сосново-пушицевые верховые со степенью разложения 5—30 %, в двух описаниях — переходные древесные и древесно-осоковые со степенью разложения 25—30 %, но с небольшой зольностью. Зольность в целом может сильно варьировать. Зависимости параметров древостоя и напочвенного покрова от указанных различий почвенно-грунтовых условий не обнаружено.

Правомерность объединения этих сообществ в один тип леса подтверждается также с помощью анализа двустороннего коэффициента сопряженности видов травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов. Анализ матрицы коэффициентов сопряженности позволяет выделить лишь единственную плеяду, образованную наиболее часто встречающимися видами. Средний бонитет сосны всей экотопической системы составляет 2,9, коэффициент вариации 21 %. Данная экотопическая система ассоциаций аналогична *Pinetum ledoso-sphagnosum* С. Г. Самбука (1987), *Pinetum sphagnosum* М. С. Боч, В. А. Смагина (1993).

Перейдем далее к рассмотрению структуры древостоя. Древостой в описанных сообществах может быть представлен одним поколением сосны и несколькими (2—4 поколениями) с разным промежутком между ними. Сначала рассмотрим древостой, образованные одним поколением деревьев. В порядке увеличения возраста описания были упорядочены в возрастной ряд от 10 до 150 лет. В каждом описании сосна представлена одним поколением с диапазоном возраста 9—30 лет. Эти древостои можно условно считать одновозрастными (условно разновозрастные древостои, по: Комин, Семечкин, 1970). В этих сообществах сильно выражен процесс дифференциации древостоя. Древесный ярус может быть четко дифференцирован на 2 высотных полога — господствующие и угнетенные деревья, которые различаются и по толщине ствола. Часто явного разделения на пологи нет. Этот ряд мы

³ *Sphagnum russowii* и *S. angustifolium* обозначают группу содоминирующих сфагновых мхов, в которую также входят *S. magellanicum* и *S. nemoreum*.

рассматриваем как демулационный, представляющий собой развитие после катастрофических деструкций растительного покрова, связанных с сильными пожарами, сплошными рубками, резким увеличением уровня грунтовых вод. Для некоторых сообществ наличие таких деструкций было четко установлено. Начальная стадия развития на вырубке, сопровождавшейся пожаром, представлена молодняком (возраст около 10 лет), довольно разреженным, с общей плотностью сосны 3000—5000 шт./га, со значительным участием березы, с кустарничково-зеленомошно-политрихово-сфагновым покровом. Сквозистость велика — 97 %. В случае послепожарного развития на мощном торфянике плотность сосны в молодняке 10—20 лет составляет 2250 шт./га, в напочвенном покрове преобладает вереск, значительно участие *Polytichum strictum*. Возобновительная волна еще не закончилась, плотность возобновления 475—2500 шт./га. Сквозистость также велика — 90 %. Описана стадия развития перезагущенного молодняка (сосняк сфагновый) 15—35 лет с плотностью 11000—16000 шт./га. Сквозистость 53—63 %. В дальнейшем здесь в результате дифференциации деревьев и элиминации части из них плотность уменьшится до нормальной. Происхождение этих сообществ, по-видимому, связано с пожарами. Таким образом, восстановление древостоя после деструкций может идти с разной плотностью древостоя.

Следующие стадии развития представляют собой сформировавшиеся сообщества, которые фактически в неизменном виде существуют на протяжении всего своего дальнейшего развития в одновозрастном ряду (от 20 до 150 лет). Наблюдается тенденция к падению общей плотности сосны от 2000—3000 шт./га в возрасте 20—45 лет до 350—1200 шт./га в возрасте более 100 лет. Несколько более постоянна плотность крупных деревьев (более 10 м выс.), она снижается от 1000—2000 до 350—1200 шт./га. В целом на разных этапах развития в этом ряду плотность довольно сильно варьирует, что может быть связано с незначительными выборочными рубками, следы которых в некоторых случаях были зафиксированы, с историей формирования данного сообщества и исходной плотностью, с локальными различиями экотопов. Сквозистость в ряду варьирует от 40 до 70 %, закономерного изменения ее с возрастом не прослеживается. Два описания из этого ряда выполнены в сообществах со следами недавнего пожара, с кустарничково-политриховым напочвенным покровом, которые можно рассматривать как начальные этапы восстановления растительного покрова после деструкции. Древостой возраста 30—70 и 60—85 лет в них практически не поврежден, плотность его соответственно 1300 и 1100 шт./га, сквозистость средняя — 56 и 65 % соответственно. Возобновление сосны на данном этапе еще не появилось, но, возможно, начнется в ближайшем будущем; в одном из описаний возобновляется береза.

Более чем в половине описанных сообществ древостой разновозрастный, сосна представлена 2—4 поколениями (ступенчато-разновозрастные древостои, по: Комин, Семечкин, 1970). Основной причиной разновозрастности могут служить периодические слабые низовые пожары (Комин, 1963, 1964, 1967). Возобновительные волны иногда сильно растянуты. Средняя высота сосны 12—19 м. Размах высот деревьев на одной пробной площади может быть значительным и достигать 13 м, при этом ярусы в этих сообществах, как правило, не выделяются, а пологи, если они выделены, в большинстве случаев выделены условно. Связь возраста и высоты часто не выражена. Молодое поколение может частично выходить в верхний полог, отдельные экземпляры деревьев могут превосходить более старые. В более молодых поколениях обычно хорошо прослеживается дифференциация древостоя; господствующие экземпляры выходят в верхний полог, а отстающие в росте экземпляры образуют более низкие высотные пологи, в состав которых иногда могут входить и угнетенные экземпляры более старых поколений. Таким образом, верхний полог иногда образован несколькими возрастными поколениями. В некоторых случаях имели место выборочные рубки, что может служить дополнительной причиной разнообразия структуры этих древостоев. При этом, поскольку связь размеров с возрастом никогда не бывает

тесной, возраст древостоев, пройденных выборочными рубками, остается высоким (Лешок, Дыренков, 1988). Причинами появления 2-го поколения могут быть пожары и рубки, часто то и другое вместе, естественное возобновление присутствует в небольших количествах и в ненарушенных сообществах. В большинстве сообществ обнаружены пни, пожарные трещины и подгары на коре, сушины, пожарные горизонты в верхних слоях почвы. В качестве основной причины синхронизации волн возобновления в этих сосняках выступают именно пожары.

На основе возрастной структуры построены возрастные ряды древостоев сфагновых сосняков с различными промежутками между поколениями. В возрастном ряду с промежутком между 1-м и 2-м поколениями в 40 лет (рис. 1) прослежены изменения на протяжении 100 лет. Отмечено появление 3-го поколения при возрасте 2-го в 40—45, 60 и 70—80 лет. Сквозистость на начальных этапах в ряду составляет 45 % и увеличивается с возрастом до 57 %, а в древостоях с 3 поколениями — до 70—80 %. В ряду отмечен также постдеструкционный, послепожарный вариант с кустарничково-политриховым напочвенным покровом — только что сгоревший участок, где 1-е поколение имеет возраст 150 лет, 2-е — 90—120 лет и начинается новая возобновительная волна с интервалом примерно в 100 лет.

В возрастном ряду с промежутком между 1-м и 2-м поколениями в 60 лет возраст 1-го поколения увеличивается от 100 до 190 лет, возраст 2-го — соответственно от 25—60 до 130—140 лет. В возрасте примерно 40 лет может появиться 3-е поколение. Сквозистость в этом ряду варьирует от 40 до 80 %. В возрастном ряду с промежутком между поколениями в 80 лет возраст 1-го поколения увеличивается от 90—110 до 120—150 лет, 2-го — от 20—35 до 50—80 лет. В возрасте 60 лет отмечено появление 3-го поколения. Первую позицию в ряду занимает постдеструкционное состояние — сосняк вересково-сфагновый, в котором верхний полог сильно нарушен и сквозистость составляет 91 %. В других описаниях этого ряда сквозистость варьирует от 35 до 62 %. В этом ряду описаны также более старые, образованные тремя поколениями сообщества, у которых возраст 1-го поколения составляет 200—215 лет, возраст 2-го — от 90—135 до 95—170 лет. 3-е поколение может появляться через разные промежутки времени: с разрывом со 2-м поколением в 70, 100 и 120 лет. Описано одно сообщество с 4 поколениями (возраст 1-го поколения 310 лет, 2-го — 235, 3-го — 130, 4-го — 35—60 лет).

В возрастном ряду с промежутком между 1-м и 2-м поколениями в 100 лет (рис. 2) возраст 1-го поколения увеличивается от 110—125 до 245 лет, возраст 2-го — от 10—20 до 130—150 лет. В возрасте 2-го поколения примерно 100 лет отмечается появление 3-го. Сквозистость в ряду составляет 50—70 %, наиболее разреженный древостой, как правило, приурочен к постдеструкционным состояниям — сосняку вересково-сфагновому, который занимает в ряду начальные позиции в момент появления 2-го или 3-го поколения; сквозистость в них 70 и 80 %. 3-е поколение появляется также в возрасте 2-го примерно 115 лет — послепожарный вариант с кустарничково-политриховым напочвенным покровом и сквозистостью 70 %; 3-е поколение только что появилось, его возраст 1—3 года. Сходное состояние наблюдается и в более молодом возрасте. Верхний полог там менее нарушен, сквозистость 56 %. 3-е поколение еще не появилось; видимо, следует ожидать его появления в ближайшее время.

В возрастном ряду с промежутком между 1-м и 2-м поколениями в 120—130 лет возраст 1-го поколения увеличивается от 120—150 до 240—280 лет, 2-го — от 10—15 до 125 лет; в возрасте 2-го поколения примерно 60 лет отмечено появление 3-го. Сквозистость в ряду, особенно на первых этапах, велика (70—80 %), в возрастом уменьшаясь до 50—60 %.

В возрастном ряду с промежутком между 1-м и 2-м поколениями в 170 лет возраст 1-го поколения увеличивается от 200 до 225 лет, 2-го — от 15—35 до 35—45 лет. Сквозистость велика — 60—80 %, плотность 1-го поколения невелика — 125—425 шт./га.

В возрастном ряду с промежутком между 1-м и 2-м поколениями в 200 лет возраст 1-го поколения увеличивается от 215—230 до 230—255 лет, 2-го — от 10—20 до

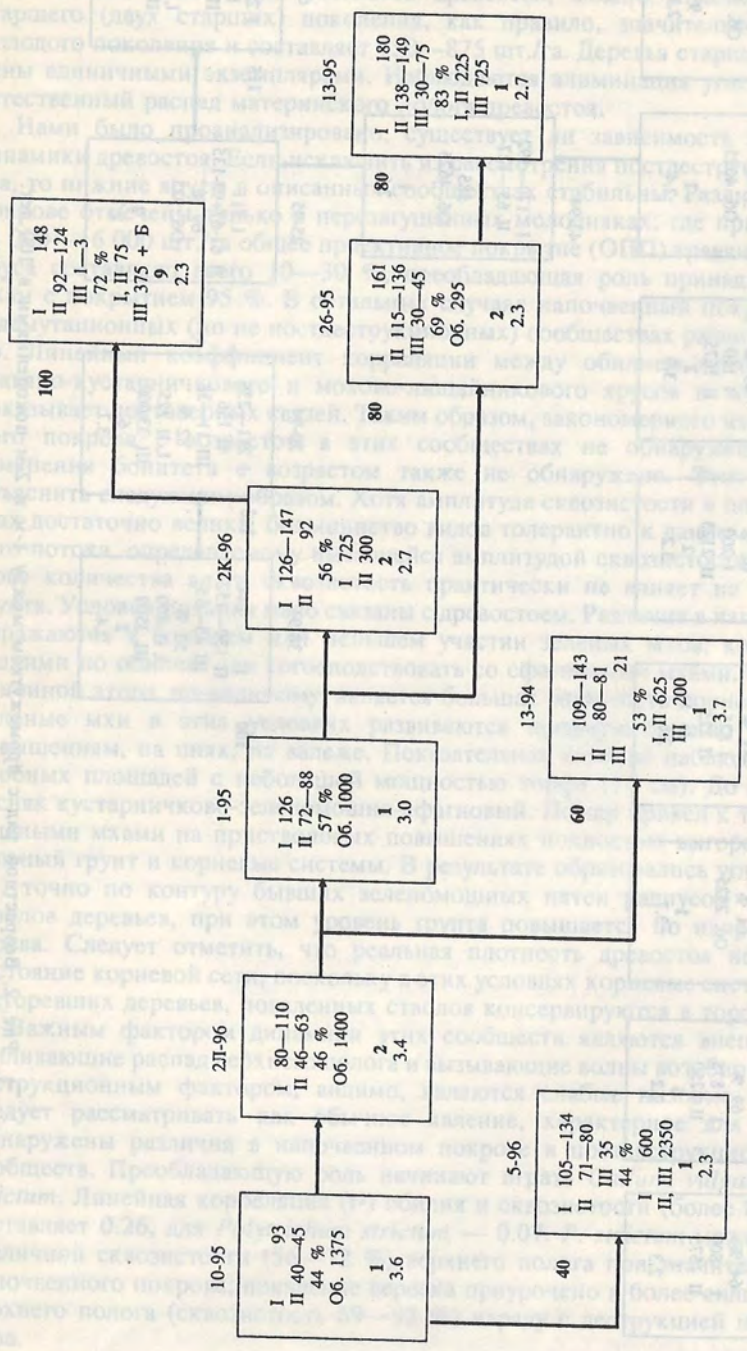


Рис. 1. Возрастной ряд с промежутком между 1-м и 2-м поколениями в 40 лет.

Над рамкой — номер описания. В рамке сверху вниз: возраст 1-го (I), 2-го (II) и 3-го (III) поколений, лет; сквозистость, %; плотность сосны общая (Об.) или (если поколе-
ния габитуально различались) по поколениям, шт./га; номер социации; бонитет. Справа от рамки — временной промежуток между 2-м и 3-м поколениями, лет. Стрелками показана после-
довательность возрастных состояний.

1. Данных о состоянии растительности в этом возрасте нет. К. Чернышова (1993).

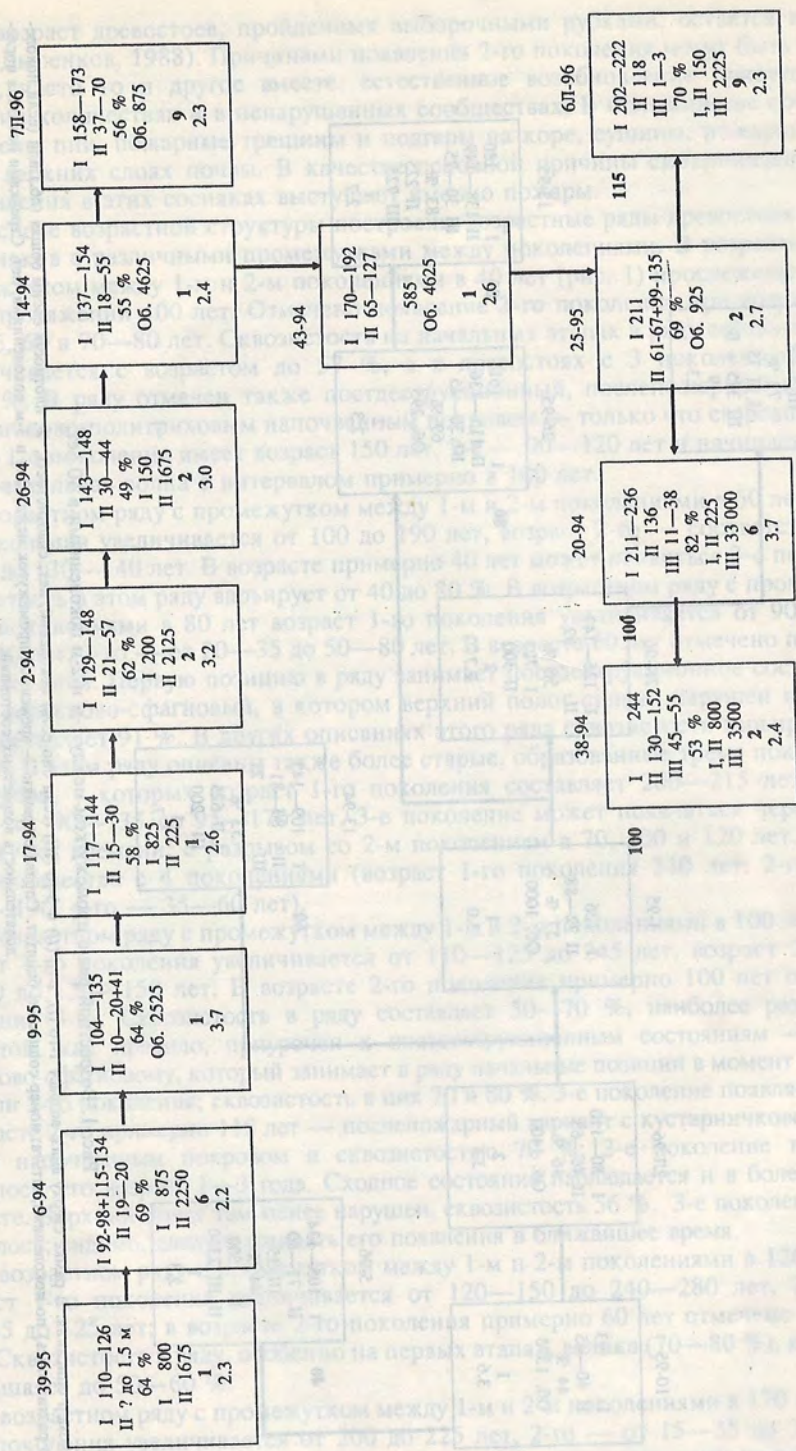


Рис. 2. Возрастной ряд с промежутком между 1-м и 2-м поколениями в 100 лет.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

30—55 лет. Сообщества также характеризуются большой сквозистостью (60—90 %) и низкой плотностью старшего поколения. Сообщества с наибольшей сквозистостью и вересковым покровом занимают начальное положение в ряду.

В целом, анализируя плотность древостоя, можно отметить, что плотность старшего (двух старших) поколения, как правило, значительно ниже плотности молодого поколения и составляет 150—875 шт./га. Деревья старше 200 лет представлены единичными экземплярами. Наблюдаются элиминация угнетенных деревьев и естественный распад материнского полога древостоя.

Нами было проанализировано, существует ли зависимость нижних ярусов от динамики древостоя. Если исключить из рассмотрения постдеструкционные сообщества, то нижние ярусы в описанных сообществах стабильны. Различия в напочвенном покрове отмечены только в переагущенных молодняках, где при плотности сосны 11 000—16 000 шт./га общее проективное покрытие (ОПП) травяно-кустарничкового яруса составляло всего 10—30 %, преобладающая роль принадлежала сфагновым мхам с покрытием 95 %. В остальных случаях напочвенный покров в климаксовых и демутиационных (но не постдеструкционных) сообществах различался незначительно. Линейный коэффициент корреляции между обилием преобладающих видов травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов и возрастом сосны не показывает достоверных связей. Таким образом, закономерного изменения напочвенного покрова с возрастом в этих сообществах не обнаружено. Закономерного изменения бонитета с возрастом также не обнаружено. Этот факт мы можем объяснить следующим образом. Хотя амплитуда сквозистости в описанных сообществах достаточно велика, большинство видов толерантно к данному диапазону светового потока, определяемому имеющейся амплитудой сквозистости. В условиях большого количества влаги сквозистость практически не влияет на режим влажности грунта. Условия питания мало связаны с древостоем. Различия в напочвенном покрове выражаются в большем или меньшем участии зеленых мхов, которые могут быть редкими по обилию или согосподствовать со сфагновыми мхами. Непосредственной причиной этого, по-видимому, является большая развитость корневых систем сосны. Зеленые мхи в этих условиях развиваются преимущественно по пристволовым повышениям, на пнях, на валеже. Показательная картина наблюдалась на одной из пробных площадей с небольшой мощностью торфа (14 см). До пожара здесь был сосняк кустарничково-зеленомошно-сфагновый. Пожар привел к тому, что торф под зелеными мхами на пристволовых повышениях полностью выгорел, обнажив минеральный грунт и корневые системы. В результате образовались углубления (до 10 см гл.) точно по контуру бывших зеленомошных пятен радиусом 1.0—1.5 м вокруг стволов деревьев, при этом уровень грунта повышается по направлению к стволу дерева. Следует отметить, что реальная плотность древостоя не всегда отражает состояние корневой сети, поскольку в этих условиях корневые системы вырубленных и сгоревших деревьев, поваленных стволов консервируются в торфе.

Важным фактором динамики этих сообществ являются внешние воздействия, усиливающие распад верхнего полога и вызывающие волны возобновления. Основным деструкционным фактором, видимо, являются слабые низовые пожары, которые следует рассматривать как обычное явление, характерное для этих сообществ. Обнаружены различия в напочвенном покрове в постдеструкционных состояниях сообществ. Преобладающую роль начинают играть *Calluna vulgaris*⁴ и *Polytrichum strictum*. Линейная корреляция (r^2) обилия и сквозистости (более 80 %) для вереска составляет 0.26, для *Polytrichum strictum* — 0.07. *P. strictum* может появляться при различной сквозистости (56—72 %) верхнего полога при значительном нарушении напочвенного покрова, появление вереска приурочено к более сильным деструкциям верхнего полога (сквозистость 69—92 %) наряду с деструкцией напочвенного покрова.

⁴ Латинские названия растений приведены по сводке С. К. Черепанова (1995).

Исследуемая экотопическая система ассоциаций представлена следующими классификационными единицами (рис. 3).

Ассоциация 1 — сосняк разновозрастный кустарничково-сфагновый
Pinus sylvestris Н⁵ — *Ledum palustre* — *Sphagnum russowii* + *S. angustifolium*

Мы рассматриваем ее как климакс (климаксовый цикл) данной экотопической системы ассоциаций — состояние максимального соответствия растительности со средой. Ассоциация объединяет две социации.

Социация 1 — разновозрастный сосняк кустарничково-сфагновый

Древостой разновозрастный сквозистостью 35—85 % и средней высотой 12—19 м. Сосна представлена 2—4 поколениями, имеются следы выборочных рубок. В древостое единична примесь ели и березы, которые в небольшом количестве могут также встречаться и в подросте. Бонитет сосны — 2.9 (коэффициент вариации $K_{\text{вар}}$ 16 %), ели — 1.1, березы — 2.0. В подлеске единичны *Sorbus aucuparia*, *Alnus incana*, *Frangula alnus*, *Juniperus communis*, *Salix aurita*, *S. cinerea*. ОПП (65)85—100 %, ОПП травяно-кустарничкового яруса 30—90 %. Согосподствуют *Vaccinium myrtillus*, *Ledum palustre* и *Vaccinium uliginosum*, иногда с преобладанием того или иного вида, а чаще являясь коллективным доминантом. Несколько менее обильны *Chamaedaphne calyculata* и *Vaccinium vitis-idaea*. Еще менее обильны *Carex globularis*, *Rubus chamaemorus*, *Eriophorum vaginatum*, *Calluna vulgaris*. Немногочисленны *Oxycoccus palustris*, *Empetrum nigrum*, *Betula nana*, *Melampyrum pratense*, *Oxycoccus microcarpus*. Единичны *Equisetum sylvaticum*, *Dactylorhiza maculata*, *Molinia caerulea*, *Avenella flexuosa*, *Chamaenerion angustifolium* и некоторые осоки. ОПП мохово-лишайникового яруса 70—100 %. Господствующее положение занимают сфагновые мхи, среди которых ведущая роль принадлежит видам олиготрофных болот и заболоченных лесов, олигомезотрофам, встречающимся на умеренно увлажненных местообитаниях, среднесветлолюбивым (*Sphagnum magellanicum*, *S. russowii*, *S. nemoreum*) или растущим при различной освещенности (*S. angustifolium*). Несколько менее обилён *S. fallax*, еще менее обилён *S. fuscum*, наиболее светлюбивый и предпочитающий наименее увлажненные участки. Зеленые мхи встречаются как примесь, среди них преобладает *Pleurozium schreberi*, а также многочисленны *Dicranum polysetum* и *Polytrichum strictum*, несколько менее обилён, но постоянен *Aulacomnium palustre*, редок *Polytrichum commune*. Единичны *Dicranum scoparium*, *D. affine*, *Hylocomium splendens*, *Plagiothecium succulentum*. Немногочисленны, но постоянны лишайники, преимущественно *Cladina arbuscula* и *C. rangiferina*.

Социация 2 — разновозрастный сосняк
кустарничково-зеленомошно-сфагновый

По составу и строению древостоя социация близка к предыдущей. Сосна представлена 2—3 поколениями возрастом до 245 лет, сквозистость 40—80 %. Бонитет 2.6 ($K_{\text{вар}}$ 16 %). Травяно-кустарничковый ярус сходен с таковым социации 1. Социация 2 отличается тем, что зеленые мхи согосподствуют со сфагновыми (среди которых несколько более обилён *Sphagnum fuscum* и менее представлен *S. fallax* по сравнению с предыдущей социацией). Среди зеленых мхов преобладает *Pleurozium schreberi*, менее обилён *Dicranum polysetum*. Несколько повышена роль лишайников по сравнению с социацией 1. Зеленые мхи и лишайники приурочены в основном к пристволовым повышениям, пням, валежу. Эти различия в напочвенном покрове, по нашему мнению, объясняются большей плотностью корневых систем (отмерших и живых). Социации различаются между собой количеством пристволовых повышений, числом погребенных стволов, т. е. биотопом, поэтому в социации 2 больше участие зеленых мхов.

⁵ «Н» в названии ассоциации обозначает «разновозрастный» (от лат. heterelicia — разновозрастный).

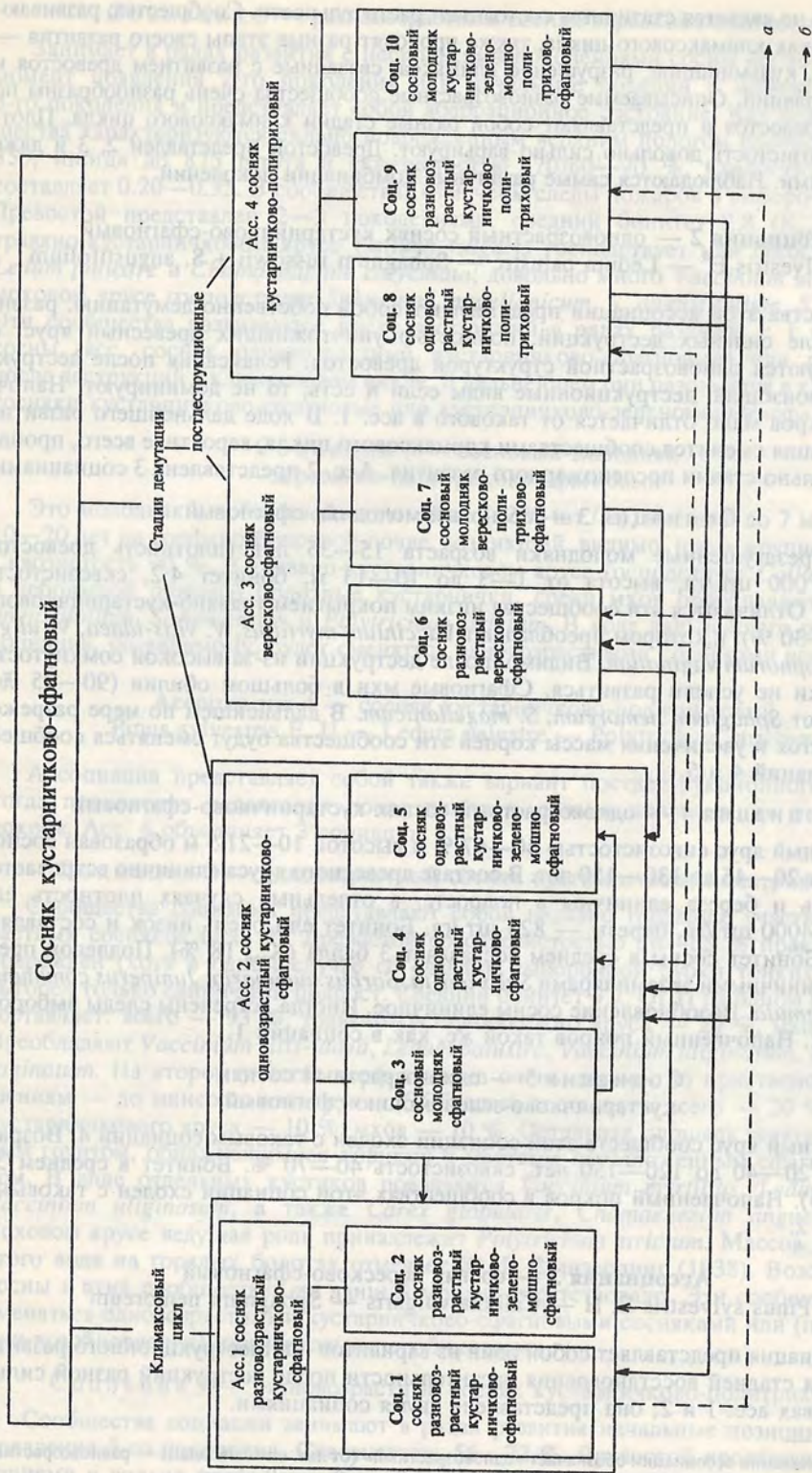


Рис. 3. Экологическая система ассоциации сосняка кустарничково-сфагнового.
 а — направление автогенной сукцессии, б — направление деструкции.

Климакс не является статичным состоянием растительности. Сообщества, развивающиеся в рамках климаксового цикла, также проходят разные этапы своего развития — становление, кульминацию, разрушение климакса, связанные с развитием древостоя и сменой поколений. Описываемые разновозрастные сообщества очень разнообразны по структуре древостоя и представляют собой разные стадии климаксового цикла. Плотность и сквозистость довольно сильно варьируют. Древостой представлен 2, 3 и даже 4 поколениями. Наблюдаются самые различные комбинации поколений.

Ассоциация 2 — разновозрастный сосняк кустарничково-сфагновый
Pinus sylvestris E⁶ — *Ledum palustre* — *Sphagnum russowii* + *S. angustifolium*

Сообщества этой ассоциации представляют собой собственно демутацию, развиваются после сильных деструкций, полностью уничтоживших древесный ярус, и характеризуются разновозрастной структурой древостоя. Релаксация после деструкции уже произошла, деструкционные виды если и есть, то не доминируют. Напочвенный покров мало отличается от такового в асс. 1. В ходе дальнейшего развития эта ассоциация сменится сообществами климаксового цикла, вероятнее всего, пройдя предварительно стадии послепожарного развития. Асс. 2 представлена 3 социациями.

Социация 3 — сосновый молодняк сфагновый

Это перезагущенные молодняки возраста 15—35 лет (плотность древостоя 11 000—16 000 шт./га, высота от 1—3 до 10—13 м, бонитет 4.2, сквозистость 53—63 %). Отличаются эти сообщества низким покрытием травяно-кустарничкового яруса (10—30 %), в котором преобладают *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *V. uliginosum*, *Eriophorum vaginatum*. Видимо, после деструкции из-за высокой сомкнутости кустарнички не успели развиваться. Сфагновые мхи в большом обилии (90—95 %), преобладают *Sphagnum nemoreum*, *S. magellanicum*. В дальнейшем по мере разрежения древостоя и увеличения массы корней эти сообщества будут сменяться сообществами социаций 4 и 5.

Социация 4 — разновозрастный сосняк кустарничково-сфагновый

Древесный ярус сквозистостью 40—67 % и высотой 10—21.5 м образован сосной возраста от 20—45 до 130—150 лет. В составе древесного яруса единично встречается береза; ель и береза единичны в подросте, в отдельных случаях плотность ели достигает 4000 шт./га, березы — 825 шт./га. Бонитет ели очень низок и составляет 0.1—0.5. Бонитет сосны в среднем составляет 3 балла ($K_{\text{вар}}$ 18 %). Подлесок представлен единичными экземплярами *Salix aurita*, *Sorbus aucuparia*, *Juniperus communis*, *Populus tremula*. Возобновление сосны единичное. Иногда встречены следы выборочных рубок. Напочвенный покров такой же, как в социации 1.

Социация 5 — разновозрастный сосняк кустарничково-зеленомошно-сфагновый

Древесный ярус сообществ этой социации сходен с таковым социации 4. Возраст сосны от 20—40 до 120—150 лет, сквозистость 40—70 %. Бонитет в среднем 3.1 ($K_{\text{вар}}$ 22 %). Напочвенный покров в сообществах этой социации сходен с таковым в социации 2.

Ассоциация 3 — сосняк вересково-сфагновый
Pinus sylvestris E, H — *Calluna vulgaris* — *Sphagnum nemoreum*⁷

Ассоциация представляет собой один из вариантов постдеструкционного развития и является стадией восстановления растительности после деструкций разной силы в сообществах асс. 1 и 2; она представлена двумя социациями.

⁶ «E» в названии ассоциации обозначает «одновозрастный» (от лат. eiusdem aetatis — равновозрастный).

⁷ Со *Sphagnum nemoreum* содоминируют *S. angustifolium* и *S. magellanicum*.

Социация 6 — разновозрастный сосняк вересково-сфагновый

Занимает в рядах развития с несколькими поколениями сосны первые позиции в момент появления 2-го поколения или начальные позиции в момент появления 3-го поколения и представляет собой аберрационное состояние. Как правило, сообщества характеризуются сильно поврежденным верхним пологом плотностью 100—350, иногда до 875 шт./га и сквозистостью (70)80—90 %. Сомкнутость мала и составляет 0.20—0.35. В сообществах отмечены следы пожаров и выборочных рубок. Древостой представлен 2—3 поколениями, средний бонитет 2.8 ($K_{вар}$ 24 %). В травяно-кустарничковом ярусе *Calluna vulgaris* господствует или согосподствует с *Ledum palustre* и *Chamaedaphne calyculata*; довольно много *Vaccinium uliginosum*. В моховом ярусе господствуют *Sphagnum magellanicum*, *S. angustifolium*, *S. nemoreum*. Эти сообщества развиваются после деструкций в рядах развития с 1 поколением сосны (асс. сосняк разновозрастный кустарничково-сфагновый) или развиваются после деструкций в климаксовом цикле. В дальнейшем они разовьются в климаксовые сосняки кустарничково-сфагновые или кустарничково-зеленомошно-сфагновые.

Социация 7 — сосновый молодняк вересково-политрихово-сфагновый

Это молодняк с небольшой плотностью (2250 шт./га), высотой до 7 м, возрастом 10—20 лет на торфяно-болотной почве, возникший, видимо, после крупного пожара. Сквозистость 90 %. В травяно-кустарничковом ярусе господствует *Calluna vulgaris*, в небольшой примеси болотные кустарнички, среди мхов преобладают *Sphagnum angustifolium*, *S. nemoreum* и *Polytrichum strictum*. В ходе дальнейшего развития эта социация, по-видимому, будет сменяться разновозрастными сосняками асс. 2.

Ассоциация 4 — сосняк кустарничково-политриховый *Pinus sylvestris* E, H — *Ledum palustre* — *Polytrichum strictum*

Ассоциация представляет собой также вариант постдеструкционного развития, когда происходит релаксация после пожаров, сильно повредивших напочвенный покров. Асс. 4 объединяет 3 социации.

Социация 8 — разновозрастный сосняк кустарничково-политриховый

Сообщества социации представляют собой недавно горевшие участки разновозрастных сосняков (асс. 2). Древостой со сквозистостью 56—65 % практически не поврежден (хотя в одном случае со следами выборочной рубки тонких деревьев), выгорел только единичный подрост. Средний бонитет 3.2. ОПП на одном из участков составляет: всего — 93 %, травяно-кустарничкового яруса — 20 %, мхов — 85 %. Преобладают *Vaccinium vitis-idaea*, *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*, *Eriophorum vaginatum*. На втором участке торф выгорел очень сильно, по пристволовым повышениям — до минерального грунта. ОПП здесь составляет: всего — 20 %, травяно-кустарничкового яруса — 10 %, мхов — 10 %. Остальная площадь занята минеральным грунтом, обнажившимися корнями и мертвым неразложенным сфагновым очесом. В виде отдельных кустиков появляются *Vaccinium myrtillus*, *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*, а также *Carex globularis*, *Chamaenerion angustifolium*. В моховом ярусе ведущая роль принадлежит *Polytrichum strictum*. Массовое развитие этого вида на горелых болотах отмечает Ю. Д. Цинзерлинг (1938). Возобновление сосны в этих сообществах на данный момент отсутствовало. Эти сообщества будут сменяться разновозрастными кустарничково-сфагновыми сосняками или (при появлении возобновления) климаксовыми сообществами.

Социация 9 — разновозрастный сосняк кустарничково-политриховый

Сообщества социации занимают в рядах развития начальные позиции в момент появления 3-го поколения. Сквозистость 56—72 %. Древостой представлен 2 поколениями и сильно поврежден недавним пожаром и в отдельных случаях — рубкой;

плотность сосны 75—875 шт./га. На участках с большой сквозистостью (71 %) появилось возобновление сосны в количестве 375—2550 шт./га; обильно возобновляется береза. На участках с меньшей сквозистостью возобновление единично. Бонитет сосны 2.3. В травяно-кустарничковом ярусе с покрытием 15—40 % наиболее обильны *Vaccinium uliginosum*, *Ledum palustre*, *Eriophorum vaginatum*, *Chamaedaphne calyculata*, *Vaccinium uliginosum*, *Calluna vulgaris*. В моховом ярусе с покрытием 95 % господствует *Polytrichum strictum*. Пожар прервал развитие в рамках климаксового цикла; в дальнейшем сообщества, видимо, опять вернуться в климаксовое состояние.

Социация 10 — сосновый молодняк кустарничково-зеленомошно-политрихово-сфагновый

Социация объединяет участки недавних сплошных рубок, сопровождавшихся пожаром, на которых идет восстановительный процесс. Возраст соснового возобновления высотой до 3 м — 9—13 лет, плотность 3000—5000 шт./га. В большом обилии возобновляется береза: плотность ее составляет 3900—6500 шт./га, высота до 3 м. Сквозистость 97 %. В моховом ярусе сфагновые мхи согосподствуют с *Polytrichum strictum* и *Pleurozium schreberi*. Эти сообщества можно, по-видимому, рассматривать как заключительную фазу релаксации. По мере развития будет происходить смена на сообщества асс. 2 — одновозрастный сосняк кустарничково-сфагновый.

Таким образом, на основе анализа прямых экотопических оценок при проверке их характером растительности был выделен один тип леса (экотопическая система ассоциаций) — *Pinus sylvestris* — *Ledum palustre* — *Sphagnum russowii* + *S. angustifolium* (сосняк кустарничково-сфагновый).

Периодические пожары, выборочные и сплошные рубки, небольшая сомкнутость и непрерывный возобновительный процесс, интенсивная конкуренция и сильная дифференциация древостоя, наложение этих процессов на разные стадии климатических циклов обуславливают разнообразную и динамичную структуру древостоя. Древостой может быть представлен 1 поколением сосны разного возраста, а также 2, 3, 4 поколениями (с предельным зарегистрированным возрастом 308 лет) с промежутком между ними 40—200 лет на разных этапах своего возрастного развития.

Отметим в заключение, что описываемый тип леса интересен тем, что закономерного изменения напочвенного покрова с возрастом в одновозрастных и разновозрастных древостоях не было обнаружено (за исключением малого ОПП в переизгущенных молодняках). Напочвенный покров, сформировавшись, поддерживается в этом состоянии. Стабильность, видимо, создается в целом небольшой сомкнутостью, «зависанием» растительности на корнях деревьев, чему способствует также консервация остатков корней и стволов в торфе. Стабильность нарушается периодическими, преимущественно слабыми низовыми пожарами, в зависимости от силы которых в большей или меньшей степени нарушаются древесный ярус и напочвенный покров вплоть до полного выгорания последнего. На поврежденных участках преобладающую роль в напочвенном покрове начинают играть *Calluna vulgaris* и *Polytrichum strictum*. Пожары, по-видимому, следует считать обычным фактором, обуславливающим структуру и динамику этих сообществ.

Исследование выполнено при содействии Российского фонда фундаментальных исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алехин В. В. Основные понятия и основные единицы в фитоценологии // Сов. ботаника. 1935. № 5. С. 30—38.
Боч М. С., Кузьмина Е. О. О сфагновых мхах Северо-Запада РСФСР // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 10. С. 1337—1346.
Боч М. С., Смагин В. А. Флора и растительность болот Северо-Запада России и принципы их охраны. СПб., 1993. 224 с.

Ипатов В. С. Отражение динамики растительного покрова в синтаксономических единицах // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 10. С. 1380—1389.

Ипатов В. С., Герасименко Г. Г., Комолова С. А. Новые бонитировочные шкалы оценки жизнестойкости деревьев и древостоев // Вестн. СПбГУ. Сер. 3. 1995. Вып. 4 (№ 24). С. 42—48.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А., Линдeman Т. И. Об оценке степени участия видов в структуре растительного покрова // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 8. С. 1121—1126.

Ипатов В. С., Самойлов Ю. И., Тархова Т. Н. Двусторонний коэффициент межвидовой сопряженности // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 11. С. 1596—1603.

Колесников Б. П. Лесная растительность юго-восточной части бассейна Вычегды. Л., 1985. 215 с.

Комин Г. Е. К вопросу о типах возрастной структуры насаждений // Изв. высш. учебн. завед. Лесной журнал. 1963. № 3. С. 37—42.

Комин Г. Е. Возрастная структура и строение древостоев заболоченных лесов между речью Лозьвы и Пелымы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1964. 27 с.

Комин Г. Е. Влияние пожаров на возрастную структуру и рост северотаежных заболоченных сосняков Зауралья // Тр. Ин-та экол. раст. и жив. Свердловск, 1967. Вып. 53. С. 207—222.

Комин Г. Е., Семечкин И. В. Возрастная структура древостоев и принципы ее типизации // Лесоведение. 1970. № 2. С. 24—33.

Лешок В. И., Дыренков С. А. Структура древостоев болотных сосняков Южной Карелии // Болотные экосистемы Европейского Севера. Петрозаводск, 1988. С. 78—93.

Лопатин В. Д. О причинах безлесия болот // Вестн. Ленинград. ун-та. 1947. № 9. С. 32—42.

Ниценко А. А. Об изучении экологической структуры растительного покрова // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 7. С. 1002—1013.

Орлов Е. Д. Производительность древостоев Северной Карелии в зависимости от типов местообитания // Болотно-лесные системы Карелии и их динамика. Л., 1980. С. 100—113.

Самбук С. Г. Олиготрофные сфагновые сосновые леса на Северо-Западе европейской части СССР // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 11. С. 1523—1532.

Самбук Ф. В. Печорские леса // Тр. Бот. музея АН СССР. Л., 1932. Вып. 24. С. 63—250.

Цинзерлинг Ю. Д. Растительность болот // Растительность СССР. Т. 1. М.; Л., 1938. С. 355—428.

Санкт-Петербургский государственный университет

Получено 13 I 1997

SUMMARY

The autogenic succession of bog moss pine forests under oligotrophic condition in the Leningrad region and Karelia has been studied. The age series have been constructed for communities with one generation of pines and with 2—4 generations, with an interval of 40—200 years between them. Any natural change of the ground cover with respect to the growth of tree ages both in climax communities and in demutation (but not in postdestruction) communities has not been revealed. Some differences in the ground cover are expressed by greater or lesser abundance of true mosses because of a various degree of the root system development. The difference in the ground cover has been revealed for postdestruction communities. The aberration state of communities has been described. The ecotopical system of associations has been constructed, which include four associations: climax association, demutation proper association and two postdestruction associations.