

УДК 581.524.3

© В. С. Ипатов, Г. Г. Герасименко, Л. А. Кирикова, В. И. Трофимец

АВТОГЕННЫЕ СУКЦЕССИИ В СОСНЯКЕ
ЛИШАЙНИКОВО-ЗЕЛЕНОМОШНОМ.

II. ЭКОТОПИЧЕСКАЯ СИСТЕМА АССОЦИАЦИЙ

V. S. IPATOV, G. G. GERASIMENKO, L. A. KIRIKOVA, V. I. TROPHIMETS. AUTOGENIC
SUCCESSIONS IN LICHEN-MOSS PINE FORESTS. II. ECOTOPIC SYSTEM OF ASSOCIATIONS

В ассоциацию входят фитоценозы, занимающие определенное место в динамических рядах, со сходным строением древостоя и одинаковыми преобладающими типами пятен. Основными рядами развития фитоценозов являются экотопический климакс, нормальные и аберрационные демутационные ряды. Все выделенные ассоциации объединены в динамические ряды, представляющие собой экотопическую систему ассоциаций.

Эта статья является продолжением ранее опубликованной (Ипатов и др., 1995). Монографическое описание типа леса можно сделать лишь с учетом его динамики (Ипатов, 1990; Ипатов и др., 1991; Ипатов, Герасименко, 1992). Изучение динамики в **значительной мере** сводится к исследованию автогенных сукцессий лесных фитоценозов, **описанию** фаз сукцессий и построению временных рядов (сетей) развития **данного типа леса**. Заключительным этапом является классификация фитоценозов с **учетом** возрастного строения и жизненности древостоя и почвенного покрова (**травяно-кустарничкового** и **мохово-лишайникового ярусов**). Выделенные элементарные таксономические единицы растительности — ассоциации — необходимо **соотнести друг с другом**, упорядочить во временные ряды или сети, построив единую **систему ассоциаций**, фитоценозы которых формируются в одинаковых экотопах. Таким образом, цель настоящего исследования — реконструкция хода сукцессий сосняка лишайниково-зеленомошного и построение единой экотопической системы ассоциаций.

Сосняк лишайниково-зеленомошный представляет собой простой по строению тип леса, развитие которого происходит без смены эдификатора. Функциональная и пространственная структуры сообществ этого типа леса изучены нами достаточно подробно, так как он служил базовым объектом для разработки динамических принципов типологии. Исследования проводились на восточном побережье Ладожского оз. в Олонекском районе Карелии. Изучаемые сообщества приурочены к узкой **прибрежной полосе** (до 1.5 км шир. и 12 км дл.). Для этой территории характерен **дюнный ландшафт**, сформировавшийся под действием постоянно дующих с Ладожского оз. **ветров**: это система дюн из 6—8 гряд, протянувшихся с северо-запада на юго-восток. **Превышения** высот вершин дюн над междюнными понижениями составляют от 1 до 5 м. **Изучаемые** сообщества находятся в пределах одного экотопа (Ипатов и др., 1991).

Исследованы сосняки с разной сомкнутостью древостоя. Древостои одновозрастные и ступенчато-разновозрастные. Максимальный возраст 120—140 лет (на первой от Ладожского оз. облесенной дюне встречаются одиночные 200-летние сосны). Значительные площади занимают редкостойные приспевающие насаждения со 2-м ярусом из сосны 30—40-летнего возраста. Довольно широко представлены молодняки

разной плотности. Многие сообщества неоднократно нарушены беспорядочными рубками и пожарами.

Мохово-лишайниковый покров образован в основном кустистыми лишайниками *Cladina arbuscula*,¹ *C. rangiferina* и зелеными мхами *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*. Напочвенный покров может быть либо чисто лишайниковым или зеленомошным, либо смешанным пятнистым. Травяно-кустарничковый ярус образован главным образом *Vaccinium vitis-idaea*, *Calluna vulgaris* и *Festuca ovina* со значительным участием в разреженных сосняках *Arctostaphylos uva-ursi*, а в сомкнутых — *Vaccinium myrtillus*.

Построение экотопической системы ассоциаций не представляется возможным без подробного фитоценотического анализа видового состава напочвенного покрова всех фаз сукцессий, особенно анализа временных взаимоотношений разных видов и отношения видов к разному рода внешним воздействиям. Подобный анализ проведен, результаты его изложены в предыдущей статье, посвященной автогенным сукцессиям, о которой уже упоминалось выше (Ипатов и др., 1995). Информация о принадлежности видов к эколого-фитоценотическим группам разных фаз сукцессий содержится в табл. 1. Из-за неоднородности сложения фитоценозов, четко выраженной на двух уровнях — в сложении древостоя и напочвенного покрова, невозможно приступить непосредственно к классификации фитоценозов. Необходимо предварительно рассмотреть динамику на уровне пятен доминирования напочвенного покрова, а затем — на уровне фитоценозов. Типы пятен напочвенного покрова мы выделяем по господствующим и согосподствующим видам травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов. Для одного типа фитоценозов (ассоциации) может быть характерно множество типов пятен. В ассоциацию входят фитоценозы, занимающие одинаковое место в динамических рядах, со сходным строением (и возрастным состоянием) древостоев, с одинаковыми преобладающими типами пятен. При определении места каждой конкретной ассоциации в системе динамических рядов (сетей) при построении экотопической системы ассоциаций основополагающим признаком следует считать состояние древостоя, поскольку от него зависит формирование напочвенного покрова.

Далее остановимся кратко на определении основных рядов развития фитоценозов в пределах отражающей автогенез растительного покрова высшей таксационной единицы — экотопической системы ассоциаций. Заключительной стадией развития растительности в определенном экотопе является экотопический климакс. Его мы рассматриваем как совокупность состояний, в которых реализованы все возможности флоры в данном экотопе. Это — состояние максимального соответствия растительности и среды. Климакс не статичен, его можно рассматривать как совокупность некоторых стадий. Мы различаем три стадии (или фазы) климакса. Стадия кульминации климакса представлена сообществами с разновозрастным, предельно плотным древостоем и максимально развитым напочвенным покровом. На стадии разрушения (или деградации) климакса происходит разрежение верхнего яруса древостоя в связи с биологическим старением деревьев. При появлении возобновления на этой стадии сообщество переходит в стадию восстановления климакса. Последовательные стадии восстановления сообщества после деструкции внешними воздействиями образуют демулационные ряды. Мы различаем нормальные и аберрационные демулационные ряды. В нормальном демулационном ряду плотность древостоя (1- или 2-ярусного) предельно возможная для данного экотопа, т. е. возможности экотопа реализованы растениями полностью. В аберрационном ряду древостой изрежен. В демулационных рядах на уровне пятен доминирования в напочвенном покрове условно можно выделить стадии развития. В аберрационном ряду их четыре — заселения, релаксации и две собственно стадии развития. В нормальном ряду — две стадии развития.

В динамической классификационной системе должны учитываться и ненаправ-

¹ Названия растений приведены по сводкам С. К. Черепанова (1981), Г. В. Железновой (1994) и «Определителю лишайников СССР» (1978).

ТАБЛИЦА 1

Основные виды разных фаз сукцессий сухих сосняков

Виды	Эколого-фито- ценоотические группы	Условные обозначения
<i>Chamerion angustifolium</i>	Д	С. а.
<i>Hieracium pilosella</i>	Д	Н. р.
<i>Rumex acetosella</i>	Д	Р. а.
<i>Antennaria dioica</i>	ДА	А. д.
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>	ДА	А. у.
<i>Convallaria majalis</i>	ДА	С. м.
<i>Dianthus deltoides</i>	ДА	Д. д.
<i>Festuca ovina</i>	ДА	Ф. о.
<i>Lerchenfeldia flexuosa</i>	ДА	Л. ф.
<i>Luzula pilosa</i>	ДА	Л. р.
<i>Solidago virgaurea</i>	ДА	С. в.
<i>Thymus serpyllum</i>	ДА	Т. с.
<i>Calluna vulgaris</i>	ПА	С. в.
<i>Polytrichum piliferum</i> , <i>P. juniperinum</i> , <i>Ceratodon purpureum</i> , <i>Pohlia nutans</i>	ПДА	[P. p.]
<i>Cladonia coccifera</i> , <i>C. cornuta</i> , <i>C. crispata</i> , <i>C. deformis</i> , <i>C. gracilis</i> , <i>C. pyxidata</i> , <i>C. verticillata</i>	А	[C. c.]
<i>Cladina arbuscula</i> , <i>C. rangiferina</i> , <i>C. stellaris</i> , <i>Cladonia mitis</i> , <i>C. uncialis</i> , <i>Cetraria islandica</i>	АКк	[C. a.]
<i>Empetrum nigrum</i>	АН	Е. п.
<i>Lycopodium clavatum</i>	АН	Л. с.
<i>Diphasiastrum complanatum</i>	АН	Д. с.
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	АНКрКк	В. в.
<i>Melampyrum pratense</i>	НКр	М. р.
<i>Linnaea borealis</i>	НКк	Л. б.
<i>Maianthemum bifolium</i>	НКк	М. б.
<i>Trientalis europaea</i>	НКкКр	Т. е.
<i>Vaccinium myrtillus</i>	НКк	В. м.
<i>V. uliginosum</i>	НКк	В. у.
<i>Dicranum rugosum</i> , <i>D. scoparium</i> , <i>Hylocomium proliferum</i> , <i>Pleurozium schreberi</i>	НКкКр	[P. s.]

Примечание. Эколого-фитоценоотические группы: Д — деструкционная, П — постпожарная, А — аберрационная, Н — характерная для нормального ряда, Кк — кульминации климакса, Кр — разрушающегося климакса.

ленные изменения сообществ — флуктуации. В исследуемом типе леса флуктуации имеют место, но не приводят к таким изменениям сообществ, с которыми следовало бы считаться при выделении типов пятен и ассоциаций. Наши наблюдения показали, что в сосняках господствующие и согосподствующие виды при флуктуациях не изменяют своего ценоотического положения (значения).

Типы пятен климаксовых состояний, нормальных и аберрационных демутиационных рядов приведены в табл. 2—4 (обзор этих пятен см. далее). В тип пятен входят пятна с одинаковым набором господствующих и согосподствующих видов в травяно-кустарничковом и мохово-лишайниковом ярусах. Особенности сложения пятен отражены в названии типа пятен. В травяно-кустарничковом ярусе доминируют, как правило, 1, 2, реже 3 вида, которые обозначены первыми буквами латинских названий видов, полностью приведенных в табл. 1. В некоторых случаях господствующим (или

согосподствующим) среди трав и кустарничков может быть любой вид определенной эколого-фитоценотической группы (условные обозначения этих групп заключены в квадратные скобки), названия групп приведены в табл. 1. Мохово-лишайниковый ярус представлен в основном группами видов лишайников или мхов. Условные обозначения групп — это сокращенные названия наиболее часто встречающихся видов. Таких групп четыре: кустистые лишайники, зеленые мхи, пионерные мхи, бокальчатые лишайники.

Названия ассоциаций составлены следующим образом. Все ассоциации (за исключением климаксовых) пронумерованы. Их номера соответствуют номерам ассоциаций на схеме экотопической системы ассоциаций (см. рисунок). Климаксовые ассоциации описаны в тексте и не отражены на схеме. Далее в названии отмечена принадлежность данной ассоциации к динамическому ряду (Кк — кульминация климакса, Кр — разрушающийся климакс (деградация климакса), Кв — восстановление климакса, А — аберрационный ряд, Н — нормальный ряд). Далее указана господствующая порода — Pin. s. (*Pinus sylvestris*). В круглых скобках перечислены (через точку с запятой) возможные состояния древостоя. Ярусы древостоя обозначены римскими цифрами, возрастные состояния древостоя — их условными обозначениями (В — возобновление, до 10 лет; М — молодняк, 10—40 лет; Ср — средневозрастной, 40—60 лет; Пр — приспевающий, 60—80 лет; С — спелый, 80—100 лет; П — перестойный, более 100 лет). Затем приведена характеристика напочвенного покрова фитоценоза в целом, в основу которой положены положения пятна доминирования. В случае, когда кустистые лишайники распределены мелкими латками, клочками (при небольшом обилии), эта группа видов отмечена звездочкой.

Приводим далее обзор выделенных типов пятен и ассоциаций с учетом их приуроченности к соответствующим динамическим рядам. Как уже отмечалось, наиболее полная гармония экотопа и растительности наблюдается в тот период, когда фитоценоз данного типа леса находится в стадии кульминации климакса. Важным признаком кульминации климакса является наличие циклично разновозрастного или относительно разновозрастного строения древостой. Сосновые насаждения с подобным строением, когда стираются границы между поколениями, встречаются крайне редко. Причиной этого служат пожары. «Оборот огня» в сосновых лесах, по данным И. М. Стратоновича (1932), составляет 40—60 лет. В результате формируются разновозрастные и ступенчато разновозрастные древостои (Комин, 1967). Наиболее часто встречаются относительно разновозрастные древостои, разница в возрасте отдельных деревьев достигает 20 лет. В таких насаждениях примерно 100-летнего возраста отмечается массовый подрост в угнетенном состоянии. С. Н. Санников (1981) полагает, что в северотаежных сосняках возраст 30—40 лет — максимальный возраст подроста при достаточно высокой сомкнутости древесного полога. Подобные древостои сохраняются до стадии естественного распада. В результате наших исследований (Герасименко, Ипатов, 1984) было показано, что низовые пожары являются фактором интенсивного изреживания древостоев главным образом в результате гибели молодого поколения с низким расположением крон. Абсолютно разновозрастный древостой в сухих сосняках образоваться не может по двум причинам: во-первых, в результате пожаров отдельные поколения в молодом возрасте гибнут; во-вторых, мощный моховой ковер служит препятствием для возобновления сосны; ее возобновление обычно появляется после деградации мохового ковра в связи с естественным распадом верхнего полога древостой. В климаксовых сообществах могут быть древостои 2-, реже 3-ярусного сложения. Важно, чтобы в таких сообществах послепожарный период был достаточно длительным и за этот срок успел сформироваться сплошной напочвенный покров с минимальными следами пожара.

В исследуемом районе кульминация климакса реализуется в фитоценозах с 2-, иногда и 3-ярусным древостоем (сомкнутость 0.6—0.7). 1-й ярус составляет перестойное поколение, обычно крайне разреженное, 2-й — средневозрастные древостои либо молодняк (в 3-ярусном второе поколение образует приспевающий древостой, третье — молодняк). Сомкнутость древостой 0.6—0.7 (сквозистость 30—50 %).

ТАБЛИЦА 2

Типы пятен климаксовых сообществ сосняка лишайниково-зеленомошного

Стадии климакса		
кульминация	деградация	восстановление
[P. s.]	I [C. a.]	I [C. a.]
E. n.—[P. s.]	[C. a.] + [P. s.]	[C. a.] + [P. s.]
V. v.—[P. s.]	E. n.—[C. a.] + [P. s.]	E. n.—[C. a.] + [P. s.]
E. n.+V. v.—[P. s.]	V. v.—[C. a.] + [P. s.]	V. v.—[C. a.] + [P. s.]
V. m.—[P. s.]	E. n.+V. v.—[C. a.] + [P. s.]	L. f.—[C. a.] + [P. s.]
V. v.+V. m.—[P. s.]	V. m.—[C. a.] + [P. s.]	E. n.+V. v.—[C. a.] + [P. s.]
V. v.+E. n.+V. m.—[P. s.]	V. v.+V. m.—[C. a.] + [P. s.]	V. v.+V. m.—[C. a.] + [P. s.]
V. v.+V. m.+HKk—[P. s.]	V. v.+HKk—[C. a.] + [P. s.]	V. v.+L. f.—[C. a.] + [P. s.]
V. v.+HKk—[P. s.]	V. m.+C. v.+V. v.—[C. a.] + [P. s.]	V. v.+V. m.+L. f.—[C. a.] + [P. s.]
V. m.+HKk—[P. s.]	C. v.—[C. a.] + [P. s.]	[P. s.]
HKk—[P. s.]	C. v.+V. v.—[C. a.] + [P. s.]	E. n.—[P. s.]
	C. v.+E. n.+V. v.—[C. a.] + [P. s.]	V. v.—[P. s.]
	II [C. a.]	V. m.—[P. s.]
	V. v.—[C. a.]	E. n.+V. v.—[P. s.]
	V. v.+C. v.—[C. a.]	V. v.+V. m.—[P. s.]
		V. v.+E. n.+V. m.—[P. s.]
		V. v.+L. f.—[P. s.]

Наиболее распространенные типы пятен приведены в табл. 2. Зеленые мхи образуют сплошной ковер. Мощная оторфованная подстилка является благоприятным субстратом для видов травяно-кустарничкового яруса. Наиболее характерны для этих местообитаний черника и виды «еловой» свиты (группы кульминации климакса). Нами выделена одна ассоциация кульминации климакса.

В конкретных фитоценозах может быть представлена любая комбинация этих систем.

Асс. Кк; Pin. s. (II, IIc, IIIM; II, IIc; II, II) — V. m. — [P. s.].

В пределах этой ассоциации по строению древостоя можно выделить три социации.

Деградация климакса представлена двумя ассоциациями, отражающими две стадии деградации.

Асс. Кр; Pin. s. (II; II, IIb) — V. v. — [C. a.] + [P. s.].

Асс. Кр; Pin. s. (II) — V. v. — [C. a.].

В первой ассоциации сомкнутость древостоя не выше 0.3—0.4 (сквозистость 50—60 %). Напочвенный покров образован теми же травами и кустарничками, что и в ассоциации кульминационного климакса. Небольшими куртинами разрастается *Calluna vulgaris* там, где этот вид до этого сохранялся. *Vaccinium myrtillus* имеет более низкую жизненность: мелкие плоды и листья (часто окрашенные антоцианом). Мощность зеленомошного ковра невелика. На поверхности зеленых мхов мелкими латками разрастаются лишайники. Напочвенный покров образован комбинациями пятен, указанных в табл. 2 (группа пятен I стадии деградации). На этой стадии возобновление сосны, если оно имеется, еще не оказывает никакого влияния на напочвенный покров.

Во второй ассоциации древостой образован перестойными деревьями вышедших для этих условий обитания классов возраста (160—180 лет), сомкнутость полога не выше 0.3 (сквозистость 70—80 %). Обычно имеется возобновление сосны 10—15 лет, плотности которой достаточно для формирования в дальнейшем нормального древостоя. Пестрота напочвенного покрова невелика. Он представлен комбинацией пятен, указанных в табл. 2 (группа пятен II стадии деградации). Зеленые мхи исчезли и заменены кустистыми лишайниками. Кустарнички представлены брусничкой и

вереском хорошей жизненности. В лишайниковом ковре нередко образуются «трещины» между латками лишайника, в них создаются наиболее благоприятные условия для возобновления сосны. В проведенных ранее исследованиях было показано (Ипатов, Голубицкая, 1987), что интенсивность возобновления зависит в основном от характера напочвенного покрова. В зеленомошно-лишайниковом покрове соотношение числа сосен до 3—4 лет, укоренившихся среди лишайников, зеленых мхов и в трещинах между латками лишайников, 1 : 0.7 : 5.6. В лишайниковом покрове соотношение числа всходов кустистых лишайников в покрове из бокальчатых кладоний, политриховых мхов и в «трещинах» лишайникового ковра 1 : 7.2 : 15.6. Приведенные соотношения свидетельствуют о том, что всходы сосны приурочены в основном к трещинам в лишайниковом ковре.

Фаза восстановления климакса представлена следующей ассоциацией.

Асс. Кв; Pin. s. (ИП, ИМ) — V. v. — [С. a.]. + [P. s.].

В древостое формируется молодое поколение сосны, за счет которого сомкнутость полога (с учетом яруса перестойных деревьев) достигает 0.4—0.5. Характерны типы пятен с участием кустистых лишайников и зеленых мхов (табл. 2 — группа пятен I стадии восстановления). В группах молодняка создаются условия для разрастания зеленых мхов, которые начинают доминировать. В плотных группах молодняка формируется сплошной зеленомошный покров (типы пятен в табл. 2 — группа пятен II стадии восстановления). По мере развития древостоя фитоценозы переходят в стадию кульминации климакса. Так образуется замкнутый климаксовый цикл.

Деградация (естественное разрушение) древостоя при климаксе предопределена биологическим старением деревьев. При угасании жизненных процессов деревьев в большей мере поражаются насекомыми и грибами, ослабевает их сопротивляемость напору ветра, в результате происходит постепенный вывал деревьев, разрушение древостоя, этим и объясняется неустойчивость климакса, его динамика.

Разрушение древостоя (и фитоценоза в целом) может произойти и в более раннем возрасте по причинам не биологического характера, под влиянием внешних факторов. Такое разрушение мы называем деструкцией. Внешними факторами могут быть сильные ветры, верховые пожары, интенсивные низовые пожары. При низовом пожаре огонь может повредить камбий в комлевой части стволов деревьев, что приводит к их гибели (Комарова, 1992). Кроме того, часть деревьев, ослабленных после пожара, подвергается грибковым заболеваниям и воздействию насекомых-вредителей. Отдельно стоящие деревья подвержены ветровалу. Основным же видом деструкции является рубка деревьев. Деструкция древостоя сопровождается разрушением напочвенного покрова. Можно различать пирогенную и механическую деструкции напочвенного покрова.

I стадию восстановления растительного покрова мы называем «заселением». Типы пятен этой стадии приведены в табл. 3. Размеры пятен колеблются в широком диапазоне — от десятков квадратных сантиметров до сотен квадратных метров. Набор видов определяется особенностями грунта: это грунт с наличием горелых органических остатков либо оголенный песчаный грунт после механических нарушений. Процесс заселения после пожара происходит в определенной, хорошо изученной последовательности (Корчагин, 1954; Пушкина, 1960; Магомедова, 1981). Первыми поселяются верхоплодные мхи с обильным спороношением (*Ceratodon purpureus*, *Pohlia nutans* и др.), затем господство переходит к *Polytrichum piliferum*, который в свою очередь вытесняется бокальчатыми и трубчатыми кладониями (*Cladonia deformis*, *C. cornuta*, *C. pixidata*, *C. gracilis* и др.). Завершается этот процесс (в отсутствие сомкнутого древостоя) господством кустистых лишайников (*Cladina arbuscula*, *C. rangiferina* и др., позднее — *C. stellaris*). Аналогично протекает постпирогенная сукцессия и в изученном нами массиве сосняков (Самойлов, Ипатов, 1996). Но в отличие от указанной последовательности уже на первых этапах заселения появляются часто в большом обилии *Festuca ovina*, *Calluna vulgaris*, *Arctostaphylos uva-ursi*.

После полного механического разрушения напочвенного покрова территорию

наряду с видами, характерными и для последующих стадий развития (овсяница, вереск, толокнянка), заселяют и такие виды, как *Calamagrostis epigeios*, *Chamerion angustifolium*, *Convallaria majalis*, *Antennaria dioica* и др. Обилие мхов и лишайников значительно меньше, чем при заселении после пожаров. Строение пятен очень простое — они состоят из 1 либо из 2—3 видов. В надземной части покров не сомкнут. Комбинации видов в конкретных пятнах носят случайный характер и определяются поступлением зачатков.

На стадии релаксации субстрат уже трансформирован растительностью, происходит заселение территории прежде всего разрастающимися кустистыми лишайниками. В постпирогенных пятнах снижается участие бокальчатых и трубчатых лишайников и политриховых мхов. В пятнах, образовавшихся после механических нарушений, эти виды могут появиться, но участие их в покрове незначительно. Набор и соотношение видов, образующих пятно, часто оказываются одинаковыми как после пирогенных, так и после механических деструкций. Характер деструкции может быть установлен только по наличию или отсутствию сгоревшей органики. Типы пятен заселения и релаксации могут быть также представлены в фитоценозах климакса и нормального демутационного ряда. Однако эти пятна небольших размеров и образуются они при локальном нарушении напочвенного покрова. При неполном разрушении его могут сразу же образовываться пятна стадии релаксации.

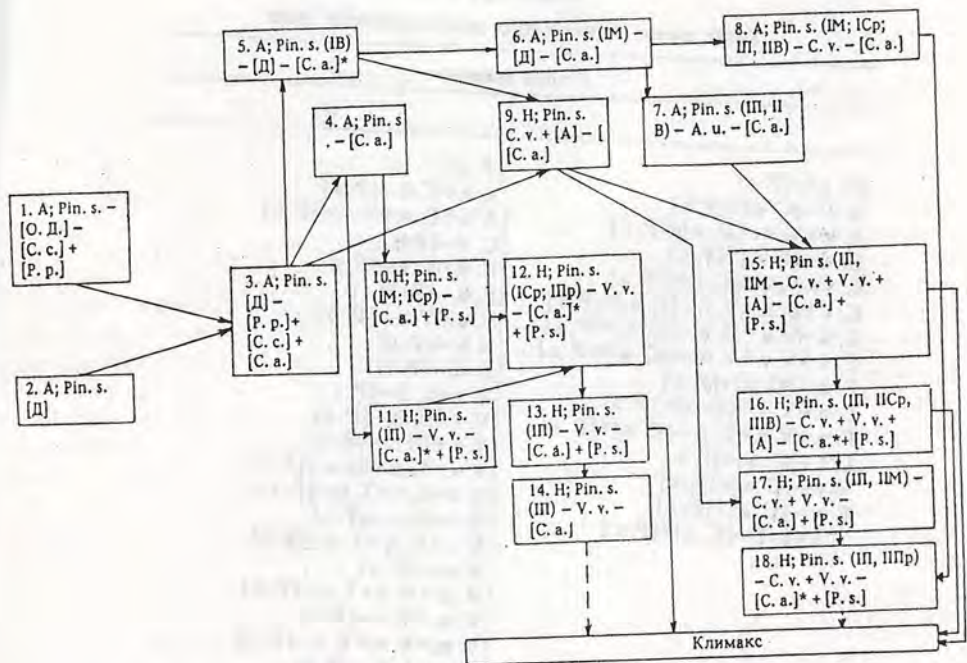
Пятна напочвенного покрова стадий заселения и релаксации мы относим к начальным стадиям аберрационного ряда (табл. 3). Эти пятна отличаются тем, что развиваются без древостоя. В принципе сосна может поселиться уже на этих стадиях, однако возобновление пока еще не образует сомкнутого полога и не оказывает заметного влияния на напочвенный покров. По определению (Ипатов, 1990), аберрационные ряды образуют фитоценозы с разреженным (сомкнутость до 0.4) по сравнению с нормальным древостоем. Эти пятна представляют собой фитоценозы, так как относительно однородны и могут существовать самостоятельно вне данного окружения. Исходя из этого типы пятен можно квалифицировать как ассоциации. Они объединяют пятна с одинаковыми господствующими (согосподствующими) видами. Однако такое выделение ассоциаций излишне дробное, к тому же пятна несопоставимы по размеру с фитоценозами других стадий развития (с наличием древесного яруса). Совокупность всех расположенных рядом пятен стадии заселения или релаксации сравнима по размерам с одним фитоценозом стадии развития аберрационного ряда с развитым древостоем. Учитывая это обстоятельство, мы условно выделяем ассоциацию стадии заселения после пожаров и ассоциацию стадии заселения после механических деструкций, которые образованы любой комбинацией соответствующих типов пятен. Стадия релаксации представлена ассоциацией, объединяющей типы пятен с деструкционными видами.

На I стадии развития аберрационного ряда формируется ковер из кустистых лишайников, исчезают постпирогенные и деструкционные виды, разрастаются собственно аберрационные виды (*Arctostaphylos uva-ursi*, *Calluna vulgaris*, *Festuca ovina*). Появляется (иногда в значительном обилии) *Vaccinium vitis-idaea*. На этой стадии могут встречаться фитоценозы значительных размеров, образованные сплошным ковром из кустистых лишайников, без древостоев, но они достаточно редки. Древостой находится в фазе возобновления или молодняка. К этой стадии развития относятся также фитоценозы со средневозрастным и перестойным древостоем низкой сомкнутости (до 0.4). Таким образом, если плотность древостоя в сообществе невелика, то напочвенный покров в таком сообществе может сохраняться в неизменном виде на протяжении жизни этого поколения до появления возобновления. И все же даже разреженный древостой, как правило, неоднороден. В нем имеются группы с такой сомкнутостью крон, которая позволяет внедряться в напочвенный покров зеленым мхам. Поэтому в аберрационном ряду выделяются пятна со смешанным зеленомошно-лишайниковым покровом — это типы пятен III стадии развития (табл. 3). Отметим, что в фитоценозах, где встречаются зеленомошно-лишайниковые пятна, по площади преобладают все же пятна I стадии развития.

ТАБЛИЦА 3

Типы пятен начального покрова в абберационных демутационных рядах

заселение	Стадии развития		
	I (релаксация)	II	III
При пирогенной деструкции			
[P.p]	[P.p]+[Ca.]	[Ca.]	[P.s]+[Ca.]
[P.p]+[Ca.]	[C.c.]+[Ca.]	Au-[Ca.]	Au-[P.s]+[Ca.]
[P.p]+[C.c.]	[C.c.]+[P.p]+[Ca.]	Au+F.o.-[Ca.]	Au+F.o.-[P.s]+[Ca.]
F.o.	Au+F.o.-[P.p]+[Ca.]	Au+C.v.-[Ca.]	Au+C.v.-[P.s]+[Ca.]
F.o.-[P.p]	Au+F.o.-[C.c.]+[P.p]+[Ca.]	Au+V.v.-[Ca.]	Au-[P.p]+[P.s]+[Ca.]
F.o.-[Ca.]+[C.c.]+[P.p]	Au+F.o.+Ad-[Ca.]	Au+T.s.+F.o.-[Ca.]	C.v.-[P.s]+[Ca.]
C.a.-[P.p]	C.v.-[P.p]+[Ca.]	Au+F.o.+H.p.-[Ca.]	C.v.+L.f.-[P.s]+[Ca.]
C.c.	C.v.-[P.p]+[C.c.]+[Ca.]	Au+C.c.-[Ca.]	C.v.-[P.p]+[P.s]+[Ca.]
[Ca.]	C.v.+F.o.+Ad-[Ca.]	Au+L.f.-[Ca.]	C.v.+V.v.-[P.s]+[Ca.]
C.v.-[P.p]+[C.c.]	F.o.-[C.c.]+[Ca.]	C.v.+F.o.-[Ca.]	C.v.+V.v.+E.n.-[P.s]+[Ca.]
[Ca.]+[P.p]	F.o.-[P.p]+[Ca.]	C.v.+V.v.-[Ca.]	C.v.+V.v.+D.c.-[P.s]+[Ca.]
При механической деструкции	F.o.-[P.p]+[C.c.]+[Ca.]	C.v.+D.c.+V.v.-[Ca.]	C.v.+T.s.+C.m.-[P.s]+[Ca.]
Au	F.o.+T.s.+Ra.-[P.p]+[Ca.]	F.o.-[Ca.]	F.o.-[P.s]+[Ca.]
Au+F.o.	F.o.+T.s.+Ra.-[Ca.]	F.o.+T.s.-[Ca.]	F.o.+V.v.-[P.s]+[Ca.]
Au+V.v.+F.o.	D.c.-[P.p]+[Ca.]	F.o.+T.s.+Ca.-[Ca.]	F.o.+Ad-[P.s]+[Ca.]
Au+V.v.+E.n.	T.s.-[P.p]+[Ca.]	F.o.+T.s.+S.v.-[Ca.]	D.c.+V.u.+E.n.-[P.s]+[Ca.]
C.v.+F.o.+L.f.		F.o.+Ra.-[Ca.]	
C.a.+L.f.		F.o.+C.m.-[Ca.]	
Ra.+F.o.		F.o.+H.p.+Ad-[Ca.]	
Ra.		D.c.-[Ca.]	
Ad		T.s.-[Ca.]	
[P.p]		V.v.-[Ca.]	
		C.a.+H.p.-[Ca.]	
		C.c.-[Ca.]	
		E.n.-[P.s]+[Ca.]	
		V.v.-[P.s]+[Ca.]	
		L.f.-[P.s]+[Ca.]	
		[P.p]+[P.s]+[Ca.]	



Экологическая система ассоциаций сосняка лишайниково-зеленомошного.

Далее следует краткая характеристика ассоциаций аберрационного ряда; временные взаимоотношения ассоциаций показаны на рисунке.

1. Асс. А; [П, Д]—[C.c] + [P. p.].

Ассоциация представляет собой совокупность фитоценозов, образованных любой комбинацией пятен стадии заселения после пожаров.

2. Асс. А; [Д].

Ассоциация образована любой комбинацией типов пятен фазы заселения после механических деструкций.

3. Асс. А; [Д]—[P. p.] + [C. c.] + [C. a.].

В этой ассоциации возможна любая комбинация типов пятен фазы релаксации.

4. Асс. А; [C. a.].

Ассоциация включает в себя фитоценозы со сплошным ковром из кустистых лишайников, древесной отсутствует.

5. Асс. А; Pin. s. (IB)—[Д]—[C. a.].

В фитоценозах этой ассоциации имеется возобновление сосны, в напочвенном покрове преобладают деструкционные виды, образующие пятна, характерные для стадии релаксации; кустистые лишайники образуют отдельные латки, клочки.

6. Асс. А; Pin. s. (IM)—[Д]—[C. a.].

Древостой представлен молодняками. Напочвенный покров состоит из типов пятен фазы релаксации, формируются крупные пятна кустистых лишайников либо сплошной лишайниковый ковер.

7. Асс. А; Pin. s. (II, IIB)—A. u.—[C. a.].

Фитоценозы этой ассоциации существуют длительное время, по-видимому из-за задержки возобновления сосны. Напочвенный покров состоит из комбинации типов пятен I стадии развития с участием *Arctostaphylos uva-ursi*. Толочнянка образует кольца или сплошные крупные пятна. Ассоциация широко представлена в исследуемом массиве описаний.

8. Асс. А; Pin. s. (IM; ICp; II; IIB)—C. v.—[C. a.].

Представлена типами пятен с развитым ковром кустистых лишайников со значи-

ТАБЛИЦА 4

Типы пятен нормального демутационного ряда

Стадии развития	
I	II
[C. a.] + [P. s.]	[P. s.]
A. u. - [C. a.] + [P. s.]	A. u. + E. n. - [P. s.]
A. u. + V. v. - [C. a.] + [P. s.]	A. u. + E. n. + V. v. - [P. s.]
C. v. - [C. a.] + [P. s.]	C. v. - [P. s.]
C. v. + V. v. - [C. a.] + [P. s.]	C. v. + V. v. - [P. s.]
C. v. + E. n. + V. v. - [C. a.] + [P. s.]	F. o. - [P. s.]
C. v. + V. v. + D. c. - [C. a.] + [P. s.]	F. o. + V. v. - [P. s.]
C. v. + V. v. + V. m. - [C. a.] + [P. s.]	V. v. - [P. s.]
F. o. - [C. a.] + [P. s.]	E. n. - [P. s.]
F. o. + V. v. - [C. a.] + [P. s.]	V. v. + L. f. - [P. s.]
F. o. + V. v. + E. n. - [C. a.] + [P. s.]	V. v. + E. n. - [P. s.]
L. f. - [C. a.] + [P. s.]	V. v. + D. c. - [P. s.]
V. v. - [C. a.] + [P. s.]	V. v. + E. n. + D. c. - [P. s.]
E. n. - [C. a.] + [P. s.]	V. v. + L. f. + T. e. - [P. s.]
V. v. + L. f. - [C. a.] + [P. s.]	V. v. + T. e. - [P. s.]
	V. v. + E. n. + T. e. - [P. s.]
	V. m. - [P. s.]
	V. m. + V. v. + T. e. - [P. s.]
	V. m. + V. v. - [P. s.]
	V. m. + E. n. + V. v. - [P. s.]
	V. m. + L. b. - [P. s.]

тельными участками *Calluna vulgaris*, *Festuca ovina*, нередко — *Vaccinium vitis-idaea*, т. е. преобладают пятна I стадии развития, но без толокнянки или с очень незначительным ее участием. Нередко встречаются пятна II стадии развития (в том числе и с участием зеленых мхов), но размеры их невелики и общая площадь незначительна. Фитоценозы ассоциаций 7 и 8 могут существовать длительное время до появления плотного подроста сосны или деструкций.

Как уже отмечалось, на любом этапе аберрационного ряда, начиная с фазы заселения, возможно появление обильного возобновления сосны. Густота возобновления может быть достаточной для формирования нормального древостоя — древостоя с оптимальной для данного экотопа плотностью. К фитоценозам с нормальным древостоем мы относим сообщества с сомкнутостью древесного полога 0.5 и выше. Такие фитоценозы (и ассоциации) образуют нормальный демутационный ряд. В нормальном ряду наибольшая сомкнутость древостоя наблюдается в молодняках, существенно влияющих на напочвенный покров. Уменьшение светового довольствия и смягчение температурного режима под пологом древостоя приводят к быстрому вытеснению лишайников зелеными мхами и формированию мохового ковра. Вследствие этого исчезают деструкционные виды и появляются виды нормального демутационного ряда и кульминации климакса (табл. 4).

Таким образом, нормальный демутационный ряд начинает формироваться с сообществ, в которых древостой находится в состоянии молодняка, отдельные деревья смыкаются и их влияние на нижние ярусы проявляется вполне определенно. На уровне пятен доминирования удалось достаточно четко выделить только две стадии в их изменениях, различающиеся главным образом сложением мохово-лишайникового яруса (табл. 4). На I стадии основу пятен составляет смешанный ковер лишайников и зеленых мхов. В травяно-кустарничковом ярусе сохраняются с нормальной жизненностью аберрационные виды *Calluna vulgaris* и *Festuca ovina*. Снижается жизненность *Arctostaphylos uva-ursi*. Активно разрастается *Vaccinium vitis-idaea*. Встреча-

ются пятна с *Vaccinium myrtillus*, но это, как правило, остатки неразрушенного напочвенного покрова прешествующих деструкции климаксовых состояний.

На следующей стадии в наиболее сомкнутых группах деревьев происходит полное замещение кустистых лишайников зелеными мхами. Резко снижается жизненность толокнянки и вереска. Они представлены уже не куртинами, а отдельными побегами. *Festuca ovina* имеет очень низкое обилие. Господствует *Vaccinium vitis-idaea*. В напочвенный покров внедряются *Vaccinium myrtillus*, *Linnaea borealis*, *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*. Впрочем, пятна с участием этих видов встречаются нечасто.

Следует обратить внимание на то, что на месте каждого пятна может формироваться не одно определенное пятно, а с разной вероятностью некоторый набор пятен. Например, толокнянково-лишайниково-зеленомошное пятно может смениться толокнянково-водяниково-зеленомошным или бруснично-водяниково-зеленомошным с толокнянкой. На месте лишайниково-зеленомошного пятна может сформироваться зеленомошное либо бруснично-зеленомошное. Подобная неоднозначность в развитии пятен характерна и для аберрационного ряда.

Фитоценозы нормального демутиационного ряда имеют древостой, состоящий из 1 или 2 ярусов, и напочвенный покров, слагающийся комбинацией пятен, приведенной в табл. 4. Эти фитоценозы образуют следующие ассоциации.

9. Асс. Н; Pin. s. (IM)—С. v. + [A]—[P. s.] + [C. a.].

Ассоциация представлена сообществами молодняка с небольшой (для нормального ряда) сомкнутостью — 0.4—0.5. В напочвенном покрове преобладают лишайники. В травяно-кустарничковом ярусе господствует *Calluna vulgaris*, встречаются аберрационные виды *Arctostaphylos uva-ursi*, *Festuca ovina* и др.

10. Асс. Н; Pin. s. (IM; ICp.)—[C. a.] + [P. s.].

Древостой имеет несколько большую сомкнутость (0.5—0.6), чем в предыдущей ассоциации. Напочвенный покров образован крупными пятнами кустистых лишайников и зеленых мхов. Соотношение этих пятен зависит от возраста древостоя. Чем больше возраст, тем большее участие в сложении напочвенного покрова принимают зеленомошные пятна. Крупнопятнистое сложение лишайниково-зеленомошного ковра характерно преимущественно для молодняка. Механизм образования крупных пятен был показан ранее (Ипатов, Тархова, 1982; Ипатов и др., 1995). В сложении фитоценозов этой ассоциации могут принимать участие пятна I и II стадий развития.

11. Асс. Н; Pin. s. (IM)—V. v.—[C. a.]* + [P. s.].

Представлена молодняком с наибольшей плотностью (0.7—0.8). Напочвенный покров практически полностью зеленомошный, кустистые лишайники наблюдаются в виде латок в местах разрежения древостоя. Встречаются пятна II стадии развития. Абберрационные виды отсутствуют. Напочвенный покров напоминает сообщества стадии кульминационного климакса.

12. Асс. Н; Pin. s. (ICp.; IПр.)—V. v.—[C. a.]* + [P. s.].

Фитоценозы этой ассоциации отличаются от предыдущих большим возрастом сосны, меньшей сомкнутостью древостоя (0.6—0.7). Напочвенный покров отличается лишь большим участием лишайников, которые разрастаются под разреженным древостоем.

13. Асс. Н; Pin. s. (IP)—V. v. [C. a.] + [P. s.].

14. Асс. Н; Pin. s. (IP)—V. v.—[C. a.].

Для фитоценозов этих двух ассоциаций характерны пятна обеих стадий развития нормального ряда. Подобные фитоценозы образуются и при разрушении климакса. Установить их происхождение невозможно.

Следующие ассоциации имеют 2-ярусный древостой. 1-й ярус образован перестойными деревьями (возраст 120—170 лет), крайне разрежен. Сомкнутость (около 0.6) обеспечивается 2-м ярусом.

15. Асс. Н; Pin. s. (IP, IIM)—С. v. + V. v. + [A]—[C. a.] + [P. s.].

Напочвенный покров образован комбинацией пятен I стадии. Значительное участие в его сложении принимают абберрационные виды. После образования

следующего поколения сосны возможен переход фитоценозов этой ассоциации в климаксовые.

16. Асс. Н; Pin. s. (II, IIСр; IIВ)—С. v. + V. v. + [А]—[С. а.]* + [Р. s.].

В напочвенном покрове наблюдаются типы пятен I и II стадий развития, участие кустистых лишайников невелико. Несомненно, что при жизни уже существующих поколений сосны фитоценозы трансформируются в климаксовые, характерные для кульминации климакса. Этот процесс будет обеспечен развитием молодого поколения сосны.

17. Асс. Н; Pin. s. (II; IIМ)—С. v. + V. v.—[С. а.] + [Р. s.].

В напочвенном покрове преобладают пятна I стадии развития, в густых группах молодняка — сплошной зеленомошный ковер. Переход к климаксу возможен по мере развития имеющегося древостоя.

18. Асс. Н; Pin. s. (II; IIПр.)—С. v. + V. v.—[С. а.]* + [Р. s.].

Напочвенный покров образован в основном пятнами II стадии развития, но встречаются и лишайниковые пятна. Эта ассоциация отличается от подобной ассоциации деструкционного климакса обилием *Calluna vulgaris*. Переход к климаксу произойдет после появления нового поколения сосны, чему будут предшествовать деградация древостоя и замещение зеленых мхов лишайниками.

Обзор ассоциаций мы завершаем реконструкцией общей схемы экотопической системы ассоциаций (типа леса) сосняка лишайниково-зеленомошного (см. рисунок). В изученном массиве леса оказались непредставленными некоторые этапы демутиации сообществ.² Можно сказать, что на уровне ассоциаций, как и на уровне типов пятен, наблюдается неоднозначность переходов из одного состояния в другое. Ведущую роль в этом процессе играет древостой — его плотность, возраст, ярусность, наличие возобновления и пр. Однако в развитии древостоя всегда имеется неопределенность. Возобновление может появиться (с разным обилием) или не появиться на данной стадии сукцессии, пожар может произойти, а может его и не быть длительное время и т. д. Поэтому однозначно прогнозировать будущее конкретного фитоценоза невозможно. Это можно сделать только для заданных условий.

Работа выполнена при содействии Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 94-04-11104-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Герасименко Г. Г., Ипатов В. С. Влияние низовых пожаров на развитие сухих сосновых лесов на песчаных почвах // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1984. Вып. 9. С. 32—36.
- Железнова Г. В. Флора листостебельных мхов Европейского Северо-Востока. СПб., 1994. 149 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. Основные теоретические подходы к динамической типологии леса // Лесоведение. 1992. № 4. С. 3—9.
- Ипатов В. С., Герасименко Г. Г., Кирикова Л. А., Самойлов Ю. И., Трофимец В. И. Автогенные сукцессии в сосняке лишайниково-зеленомошном. I. Фитоценологический анализ видового состава // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 9. С. 61—75.
- Ипатов В. С., Герасименко Г. Г., Трофимец В. И. Сухие сосновые леса на песках как один тип леса // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 6. С. 818—830.
- Ипатов В. С., Голубицкая И. Н. Влияние напочвенного покрова на возобновление сосны в лишайниково-зеленомошных сосняках // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1987. Вып. 17. С. 38—45.
- Ипатов В. С., Тархова Т. Н. Микроклимат моховых и лишайниковых синузий в сосняках зеленомошно-лишайниковых // Экология. 1982. № 4. С. 27—32.
- Комарова Т. А. Послепожарные сукцессии в лесах Южного Сихотэ-Алиня. Владивосток, 1992. 224 с.

² Кроме того, в схему не вошли климаксовые циклы развития.

Колмин Г. Е. Влияние пожаров на возрастную структуру и рост северотаежных заболоченных сосняков Зауралья // Типы и динамика лесов Урала и Зауралья. Свердловск, 1967. С. 207—222.

Корчагин А. А. Влияние пожаров на лесную растительность и восстановление ее после пожаров на Европейском Севере // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1954. Вып. 9. С. 75—149.

Магомедова М. А. Послепожарное восстановление лишайникового покрова на севере Тюменской области // Биологические проблемы Севера. 9-й симп. Сыктывкар, 1981. С. 194.

Определитель лишайников СССР. Вып. 5. Л., 1978. 305 с.

Пушкина Н. М. Естественное возобновление растительности на лесных гарях // Тр. Лапландского гос. заповедника. 1960. Вып. 4. С. 5—125.

Самойлов Ю. И., Игитов В. С. Пирогенные сукцессии напочвенного покрова сухих сосняков на песках // Вестн. СПбГУ. Сер. 3. 1995. Вып. 4. С. 58—67.

Санников С. Н. Лесные пожары как фактор преобразования структуры возобновления и эволюции биогеоценозов // Экология. 1981. №6. С. 24—33.

Стратонович И. М. Подневозльно-выборочные рубки в борах зеленомошниках б. Северного опытного лесничества. Архангельск, 1932. 104 с.

Черепанов С. К. Сосунитые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Санкт-Петербургский
государственный университет

Получено 23 I 1996

SUMMARY

The associations unite phytocoenoses occupying the same locality in the dynamical series with the similar tree-stand structure and with dominance of the same patch types. We distinguish the ecotopic climax, normal series and aberrational regeneration series. All the associations are combined into dynamic series, representing a single ecotopic system of associations.