

УДК 581.524.31 : 581.526.423

© В. С. Ипатов, Г. Г. Герасименко, В. И. Трофимец

**ДИНАМИЧЕСКАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ СОСНОВО-ЕЛОВЫХ ЛЕСОВ
НА СКАЛАХ**V. S. IPATOV, G. G. GERASIMENKO, V. I. TROPHIMETZ. THE DYNAMICAL CLASSIFICATION
OF PINE-SPRUCE FORESTS ON THE ROCKS

На основе изучения комплекса экотопических условий (элементов рельефа, мощности и богатства почвы, особенностей эрозионного процесса, условий увлажнения и др.), оказывающих существенное влияние на состояние растительного покрова на скалах, выделены 4 типа экотопов. Для каждого типа характерна определенная система ассоциаций скальных сообществ. Выделено 8 ассоциаций сосновых, сосново-еловых и еловых лесов, образующих нормальные ряды, и 5 социаций, образующих демулационные ряды. Предложены и рассчитаны коэффициенты участия экологических групп видов в ассоциациях.

В статье представлены результаты изучения динамики скальных сосняков и ельников северо-западного и северного побережья Ладожского оз. Объекты исследования отличаются значительным разнообразием: от разреженных сосняков на открытых скалах с преобладанием накипных лишайников до ельников с участием элементов неморальной флоры в травяно-кустарничковом ярусе. Такое разнообразие обусловлено различными факторами: положением сообщества в рельефе, выраженностью микрорельефа, мощностью и степенью сформированности почвы, давностью и силой деструкции. Задача данной работы — выделить растительные ассоциации и объединить их в единую систему с учетом всех факторов, влияющих на развитие лесного сообщества. С этой целью мы используем разработанные ранее теоретические принципы динамической классификации (Ипатов и др., 1991, 1996, и др.).

Исследования проводились на северном побережье Ладожского оз. (между городами Лахденпохья и Питкяранта). Согласно геоботаническому районированию Т. Г. Абрамовой и Г. И. Козловой (1957), это район шхерного побережья Ладожского оз., характеризующийся сильно изрезанной береговой линией с глубокими фиордообразными заливами. Преобладают скалистые гряды с обрывистыми склонами, сложенные массивно-кристаллическими породами. Обильны выходы коренных пород. Для района характерны лишайниковые, зеленомошно-лишайниковые и брусничные сосновые леса. Более подробно сосновые леса на скалах Приладожья описаны С. Г. Самбуком (1986). На основании доминантно-флористического метода он выделил 4 ассоциации: сосняк лишайниковый скальный, сосняк вороничный, сосняк чернично-леснойейниковый и сосняк голубичный. Ассоциации различаются по постоянству и среднему покрытию дифференциальных видов травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов. Растительные сообщества, близкие по составу и сложению к изучаемым нами, в более или менее сходных условиях произрастают в районах северного Приладожья и Карельского перешейка описаны в работах А. А. Ниценко (1959), Г. И. Козловой (1969), Е. В. Дмитриевой (1973), В. Н. Федорчука с соавт. (1974) и др.

В ходе полевых исследований было выполнено 104 описания скальных сообществ. Помимо обычных геоботанических характеристик измеряли сквозистость древесного полога, отмечали характер пятнистости напочвенного покрова, приуроченность пятен к формам рельефа, описывали напочвенный покров. В камеральных условиях

определяли бонитет модельных деревьев, используя ранее разработанные шкалы. Бонитет оценивался по прямой 10-балльной шкале (высокие оценки бонитета соответствуют хорошей жизненности деревьев). Рассчитывали общий бонитет по площади сечения ствола (Ипатов и др., 1995).

Приступая далее к изложению результатов исследования, отметим, что все изученные растительные сообщества расположены на скальных грядках. Гряды вытянуты с северо-запада на юго-восток, сложены мелкозернистыми гранитами и гнейсами, устойчивыми к выветриванию. Наличие скального основания, пожалуй, главный и единственный экотопический признак, объединяющий исследованные сообщества. Одним из основных положений динамической теории, на основе которой мы реконструируем схему развития скальных сообществ, является следующее: единая система динамических рядов сообществ, объединенная климаксом, может быть сконструирована для каждого типа экотопа (Ипатов, 1990).

Под экотопом мы понимаем совокупность элементов абиотической среды, не измененной данным сообществом. Изучив комплекс экотопических условий, оказывающих существенное влияние на состояние растительного покрова на скалах, мы пришли к выводу о том, что имеющиеся конкретные экотопы нельзя отнести к одному типу. Мы выделяем 4 типа экотопов. К признакам, по которым выделены типы экотопов, относятся прежде всего элементы рельефа, мощность почвы, богатство почвы, особенности эрозионного процесса, условия увлажнения. Приводим далее характеристику типов экотопов.

Экотоп 1. К этому типу относятся местообитания вершин, чаще всего узких, и склонов, обычно крутых. Для них характерно отсутствие мелкозема на скальном основании или присутствие на отдельных участках в пределах фитоценоза маломощных (до 5—8 см) покровных рыхлых отложений. В отдельных нанопонижениях (до 1 м²) мощность мелкоземистых наносов может быть более 8—10 см. Здесь формируются почвы: примитивно-аккумулятивные, подстилочный материал которых находится на наскальном ложе; недифференцированные примитивно-аккумулятивные, под подстилкой наблюдается органо-минеральный аккумулятивный слой; слабодифференцированные, профиль которых имеет горизонты подбура или дерновой почвы без морфологически выраженных признаков оподзоливания. Фрагментарные накопления мелкозема имеют супесчаный или суглинистый гранулометрический состав. Механический состав отложений в данных условиях, вероятно, не оказывает существенного влияния на растительный покров. Увлажнение осуществляется только за счет атмосферных осадков. Обильные осадки стекают с этих участков в нижележащие. Для местообитаний этого типа характерен контрастный водный режим, в целом достаточно сухой. Даже незначительные деструкции растительного покрова приводят к эрозии почвенного покрова и сносу мелкозема в нижерасположенные элементы рельефа. В условиях этого экотопа господствуют накипные лишайники и кустистые кладонии.

Экотоп 2. Сообщества этого экотопа занимают плоские вершины, верхние и средние части склонов, уступы и террасы. Для них характерно накопление рыхлых отложений небольшой мощности. Это, как правило, сильно завалуненные отложения различного механического состава. Мощность их обычно более 8—10 см, редко превышает 30—40 см. Наиболее часты в этих условиях подбуры или дерновые короткопрофильные почвы без четких морфологически выраженных признаков оподзоливания. Изредка встречаются сообщества с поверхностноподзолистыми почвами и еще реже с иллювиально-железистыми подзолами. Эрозия и снос рыхлого материала до скального основания возможны только при очень сильных деструкциях. К таким деструкциям относятся прежде всего сильные пожары, сопровождающиеся выгоранием подстилки. В этом экотопе происходит накопление органического вещества. Минеральный горизонт формируется за счет разрушения скального основания и сноса сверху. Увлажнение почвы осуществляется за счет атмосферных осадков и отчасти поступления воды сверху путем поверхностного и внутрпочвенного сноса. Запасы питательных веществ в почве выше, чем в экотопе 1, за счет более

мощных органо-минеральных накоплений. Таким образом, условия почвенного питания и снабжения водой лучше, чем в экотопе 1, они благоприятны для большинства видов еловой свиты.

Экотоп 3. Местообитания, относящиеся к этому экотопу, приурочены к отрицательным формам рельефа на склонах и террасах, к межсельговым понижениям. Это незамкнутые понижения. При избытке воды обеспечен ее сток. Рыхлый минеральный материал может быть отчасти ледникового происхождения, также он может накапливаться за счет сноса сверху и разрушения скального основания. Почвы, как правило, более глубокие, чем в экотопе 2, идет накопление органического вещества. Гранулометрический состав разнообразен, часто представлен завалуненными песками. Идет процесс подзолообразования. Наряду с этим интенсивно идет и дерновый процесс, поэтому представлены дерново-подзолистые почвы. Однако нередки почвы и без морфологических признаков оподзоливания (подбуры, дерновые почвы). Увлажнение осуществляется за счет как осадков, так и скатывающейся сверху влаги. Поглощение влаги (а значит, и запасы воды) больше, чем в экотопе 2. Запасов питательных веществ также больше по сравнению с предыдущим экотопом, почвы богаче. Процессы эрозии даже при очень сильных деструкциях практически не выражены. Об этом косвенно свидетельствует наличие подзолистых горизонтов, для формирования которых требуются длительные промежутки времени. Экотоп благоприятен для произрастания некоторых видов неморальной флоры.

Экотоп 4. К этому экотопу относятся замкнутые понижения на террасах и у подножия скал. Эрозия отсутствует. Режим увлажнения обеспечивается осадками и стоком влаги с вышележащих элементов рельефа. Дренаж почвы не выражен. Вода накапливается и застаивается. Идет процесс торфообразования. Формируются заболоченные участки, на которых поселяются растения верховых болот.

Принимая во внимание вышеизложенную характеристику экотопов, можно констатировать, что по отношению к фактору влажности экотопы образуют единый ряд: от 1-го до 4-го по мере увеличения обеспеченности влагой, почвенное богатство возрастает от 1-го экотопа к 3-му.

Оценка экотопов, а также выделенных в пределах каждого экотопа растительных ассоциаций проведена с помощью количественных показателей. Заметим, что эта оценка фитоценотическая, т. е. основанная на признаках растительности, а не экотопическая. Были рассчитаны коэффициенты участия экологических групп видов и экологические оценки почвенного увлажнения и богатства для групп видов и отдельных видов. Приводим далее технику расчетов предложенных коэффициентов.

Для оценки участия видов в сложении растительного покрова мы используем шкалу господства (Ипатов и др., 1966). Классу господства соответствует определенная амплитуда относительного покрытия вида в процентах или долях от общего проективного покрытия в ярусе (табл. 1). В данном случае оценки общего проективного покрытия проводятся отдельно для травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов. Шкала состоит из основных и вспомогательных оценок участия видов в растительном покрове, которые легко определяются в полевых условиях. В тех случаях, когда возникают сомнения в определении класса господства по основной части шкалы, используется соответствующая промежуточная оценка.

Коэффициент участия ($KУ$) вида для описания, если в нем использована серия мелких учетных площадок, или для любой совокупности описаний (например, ассоциации) рассчитывается по формуле

$$KУ = \frac{\sum a}{n} \times \frac{m}{n} \times \frac{1}{8} = \frac{\sum a \times m}{n^2 \times 8},$$

где n — число описаний, m — число встречаемости вида, a — ранг вида. Ранг вида находится по строчкам 1 и 5 табл. 1. $KУ$ может принимать значения от 0 до 1.

Коэффициент участия вида аналогичен коэффициенту фитоценотической значимости (Нешатаев, 1971), но отличается от него тем, что мы используем относительное проективное покрытие, а Ю. Н. Нешатаев — абсолютное.

ТАБЛИЦА 1

Шкала оценки участия видов в растительном покрове

Показатель	Участие вида								
	—	+	р	р—н	н	н—с	с	с—г	г
1. Господство	0	до 1 %	1—5 %	~5 %	5 %—1/3	~1/3	1/3—2/3	~2/3	2/3 и больше
2. Относительное покрытие	0	1	2	5	19	33	50	66	83
3. Среднее относительное покрытие	0	до 1	2—3	4—11	12—25	26—41	42—57	58—74	75 и больше
4. Амплитуда относительного покрытия	0	1	2	3	4	5	6	7	8
5. Ранг (а)	0	1	2	3	4	5	6	7	8

Примечание. 1, 2 — шкалы для оценки в поле; 3—5 — шкалы для расчетов; оценки господства: «+» — вид присутствует (оценить участие в % невозможно), р — редко, н — наполнитель, с — согосподствующий, г — господствующий; на шкале относительного покрытия: 1/3, 2/3 — доля от общего проективного покрытия.

Коэффициент участия для группы видов вычисляется по той же формуле. Встречаемость определяется для группы в целом. Счетной единицей принимается присутствие в описании представителей этой группы. Для определения ранга группы (а) по строчкам 1 и 3 (табл. 1) находятся средние относительные покрытия видов группы в описании, которые затем суммируются. Определяется, в какую амплитуду относительного покрытия (строчка 4 табл. 1) входит сумма покрытий, и из строчки 5 берется ранг участия (а) группы видов. Следует иметь в виду, что сумма относительных покрытий группы видов в описании может быть больше 100.

В табл. 2 приведены экологические оценки увлажнения ($\mathcal{E}O_y$) и богатства почвы $\mathcal{E}O_{\text{б}}$ группы видов, рассчитанные по шкалам Л. Г. Раменского (Раменский и др., 1956). Экологические оценки ($\mathcal{E}O$) вычислены по формуле

$$[\mathcal{E}O] = \frac{\sum(\mathcal{E}O_i \times KY_i)}{\sum KY_i},$$

где KY_i — коэффициент участия вида группы, $\mathcal{E}O_i$ — экологическая оценка вида по шкале Раменского, определяемая как середина амплитуды для значения обилия «массово».

Были выделены экологические группы видов (табл. 2). В группу бокальчатых и накипных лишайников входит также несколько видов мхов и кустистых лишайников — пионеров зарастания скальных обнажений. Условное название группы — [С. с.] — и здесь, и для других групп составлено по начальным буквам латинского названия одного из видов группы. В эту группу входят следующие виды: *Cladonia cristata* (5),¹ *C. cornuta* (4), *C. coccifera* (1), *C. deformis* (2), *C. digitata* (6), *C. furcra* (4), *C. gracilis* (1), *C. pixodata* (2), *C. uncialis* (22), *C. verticillata* (1), *Hypogymnia physodes* (4), *Parmelia centrifuga* (4), *P. saxatilis* (7), *Pseudevernia furfurea* (1), *Stereocaulon paschale* (20), *Umbelicaria arctica* (1), *U. deusta* (6), *U. pustulata* (3), *Polytrichum juniperinum* (54), *P. piliferum* (5) и др. Эти виды характерны для начальной стадии зарастания скальных обнажений. Они индицируют условия микрогоризонта, который формируется в виде пленки из вторичных минералов (Стебаев,

¹ Для каждого вида в скобках приведена встречаемость (в %) во всем массиве описаний. Названия растений приведены по сводкам С. К. Черепанова (1981), Г. В. Железновой (1994) и «Определителю лишайников СССР» (1978).

ТАБЛИЦА 2

Характеристика ассоциаций сосново-еловых лесов на скалах

№ экотопа	1			2			3		4	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
№ ассоциации										
Число описаний	10	9	10	5	6	13	6	6	8	5
Бокальчатые и накипные лишайники [С. с.] КУ группы	0.7	0.56	0.4	0.11	0.18	0.06				0.12
Кустистые лишайники [С. а.] КУ группы	0.63	0.53	0.71	0.09	0.14	0.03				0.08
ЭО _у	54.8	54.3	56.1	54.7	54.2	56.6				54.1
ЭО _{бз}	8.2	8.4	7.7	8.2	8.0	7.6				8.2
Зеленые мхи [Р. с.] КУ группы	0.01	0.4	0.68	1.0	0.94	0.93	0.83	0.96	0.67	0.05
ЭО _у	66.1	66.3	67.0	71.4	65.9	66.7	67.5	68.1	66.1	68.0
ЭО _{бз}	4.8	4.3	4.4	5.5	4.4	4.5	4.6	4.7	4.2	4.8
Виды еловой свиты [О. а.] КУ группы	0.3	0.31	0.34	0.53	0.52	0.54	0.67	0.55	0.15	
ЭО _у	66.1	66.4	66.3	67.2	67.6	67.8	69.4	72.0	70.0	
ЭО _{бз}	4.2	4.2	4.0	4.3	4.4	4.4	5.3	6.7	4.9	
Неморальные виды [А. р.] КУ группы										
ЭО _у					0.1	0.08	0.85	0.81		
ЭО _{бз}					65.0	64.1	66.6	69.8		
					8.7	9.0	9.3	8.0		
Сфагновые мхи [S. п.] КУ группы										
ЭО _у									0.41	1.0
ЭО _{бз}									83.0	82.9
									4.0	4.2
Болотные виды [L. р.] КУ группы										
ЭО _у									0.49	1.0
ЭО _{бз}									83.6	84.6
									2.5	2.6
КУ вида										
<i>Calamagrostis arundinacea</i> (С. а.)			0.01					0.73		
<i>Calluna vulgaris</i> (С. в.)	0.21	0.36	0.6	0.23	0.3	0.15	0.05	0.1		
<i>Empetrum nigrum</i> (Е. н.)			0.03	0.02					0.34	0.17
<i>Melampyrum pratense</i> (М. р.)		0.05	0.21	0.28	0.44	0.37	0.04		0.11	
<i>Vaccinium myrtillus</i> (V. м.)		0.1	0.25					0.43	0.47	0.2
<i>V. vitis-idaea</i> (V. в.)	0.02	0.13	0.56	0.8	0.65	0.53	0.26	0.1	0.56	0.45
<i>Polytrichum commune</i> (P. с.)	0.01		0.04				0.02		0.02	0.17

Пивоварова, 1992). Бокальчатые кладонии часто селятся на остатках органики — обломках веток, пнях, поваленных стволах и пр. В целом виды этой группы индикаторами почвенных условий не являются, поэтому экологические оценки этой группы далее не принимались во внимание.

К группе кустистых лишайников [С. а.] относятся виды: *Cladina arbuscula* (56), *C. rangiferina* (53), *C. stellaris* (18), *C. mitis* (1), *Cladonia amaurocraea* (6), *Cetraria islandica* (20). Эти виды индицируют крайне маломощный почвенный слой (до 1 см), в сообществах со сформированным почвенным профилем — верхний слой органического горизонта. Далее мы выделили группу видов сухих сосновых лесов: *Antennaria dioica* (8), *Arctostaphylos uva-ursi* (3), *Festuca ovina* (21), *Rumex acetosella* (6), *Thymus serpyllum* (1). Однако дальнейшие расчеты показали, что участие этих видов в ассоциациях незначительно (коэффициенты участия видов составили менее 1%), на этом основании мы исключили эту группу из дальнейшего экопического анализа.

К следующей группе относятся зеленые мхи [Р. s.]: *Pleurozium schreberi* (83), *Dicranum polysetum* (50), *D. scoparium* (10), *Hylacomium splendens* (21), *Aulacomnium palustre* (10), *Rhodobrium roseum* (1), *Rhytidadelphus triquetrus* (1), *Racomitrium ronulosum* (1), *Ptilium crista-castrensis* (1). Экологические оценки этих видов варьируют значительно, чем, например, оценки видов предыдущей группы, но так как встречаемость этих видов невелика (за исключением 4 видов), мы объединили эти мхи в одну группу. Мхи, как и кустистые лишайники, индицируют условия верхнего слоя органического горизонта.

Виды еловой свиты [О. а.] наиболее характерны для ельников. В эту группу вошли: *Oxalis acetosella* (1), *Linnaea borealis* (6), *Maianthemum bifolium* (6), *Trientalis europaea* (29), *Pyrola chlorantha* (1), *P. rotundifolia* (2), *Orthilia secunda* (5), *Gymnocarpium linnea* (2), *Dryopteris cristata* (3), *D. carthusiana* (2), *Lerchenfeldia flexuosa* (81), *Solidago virgaurea* (15).

Отдельная группа образована неморальными видами [А. р.]. К этой группе относятся все виды полунеморальной свиты А. А. Ниценко (1969), а также отдельные виды других неморальных свит. Виды полунеморальной свиты характерны для осветленных ельников на богатых почвах (Ниценко, 1969). Встречены виды: *Aegopodium podagraria* (2), *Convallaria majalis* (27), *Rubus saxatilis* (11), *Melica nutans* (5), *Polygonatum odoratum* (8), *Hepatica nobilis* (10), *Milium effusum* (1), *Orobus vernus* (7), *Paris quadrifolium* (3), *Stellaria nemorum* (3), *Aconitum septentrionale* (2), *Anthriscus sylvestris* (1).

Выделяется группа сфагновых мхов [S. п.], доминирующих на заболоченных участках: *Sphagnum nemoreum* (5), *S. russowi* (3), *S. angustifolium* (3), *S. magellanica* (2), *S. fallax* (1), *S. girgensonii* (1). Для заболоченных участков характерна также группа болотных видов [L. р.]: *Ledum palustre* (8), *Vaccinium uliginosum* (16), *Eriophorum vaginatum* (5), *Chamaedaphne calyculata* (4).

Кроме перечисленных групп в табл. 2 представлены отдельные виды. Это могут быть виды с широкой экологической амплитудой, встречающиеся практически во всех ассоциациях (*Vaccinium vitis-idaea* (85), *Melampyrum pratense* (53)), либо виды, долго сохраняющиеся после деструкции (*Calluna vulgaris* (62), *Polytrichum commune* (20)), либо виды, доминирующие в одних ассоциациях и отсутствующие в других (*Empetrum nigrum* (18)).

Как видно из данных табл. 2, нами было выделено 10 растительных ассоциаций сосново-еловых лесов на скалах. Первоначально описания были разделены на 4 совокупности согласно экотопам. Ассоциации в пределах каждого экотопа выделены независимо от ассоциаций других экотопов. О принадлежности определенного фитоценоза к той или иной ассоциации судили прежде всего по 2 признакам: по представленности видов разных экологических групп и по соотношению сосны и ели в древостое. Анализируя значения коэффициентов участия групп в ассоциациях, можно отметить, что ассоциации разных экотопов существенно различаются. Далее мы переходим к характеристике ассоциаций лесов на скалах.²

² Названия ассоциаций составлены следующим образом. Сокращенно указана господствующая древесная порода: *Pinus sylvestris* — Pin. s., *Picea abies* — Pic. a.; далее приведены условные обозначения доминирующих экологических групп; виды или группы видов одного яруса соединены знаком «+», разных ярусов — знаком «—».

1. Асс. Pin. s. — [С. а.] + [С. с.].

Сосняк лишайниковый скальный. Фитоценозы этой ассоциации и других ассоциаций этого экотопа приурочены к вершинам и крутым склонам гряд. До половины площади сообщества может быть занято открытыми скалами, полностью или частично покрытыми накипными лишайниками. Остальная поверхность скал покрыта маломощным слоем мелкозема (1—2 см), здесь господствуют кустистые кладонии. Лишь в расщелинах между скалами может накапливаться более мощный слой мелкозема, здесь поселяются отдельные сосны. Таким образом, для каждого дерева создаются «индивидуальные» экологические условия, деревья, как правило, находятся на значительном расстоянии друг от друга, что препятствует взаимодействию их крон и корневых систем. Древостой разрежен (400—1000 экз./га), сквозистость древесного полога достигает 75 %. Деревья отличаются низкой жизненностью, значения бонитета 2.0—3.5. Возраст деревьев колеблется в пределах от 30 до 120 лет. Описаны как разновозрастные, так и одновозрастные сообщества. Понятно, что возраст древостоя является характерным признаком насаждения и в целом ассоциации. Наличие одновозрастных древостоев есть следствие сильных деструкций, в первую очередь пожаров, поскольку пожары являются постоянно действующим фактором (с периодичностью около 40 лет) (Мелехов, 1978). Травяно-кустарничковый ярус в этих сообществах может отсутствовать или достигать 15 % покрытия. Он образован *Calluna vulgaris*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Festuca ovina*.

2. Асс. Pin. s. — [P. s.] + [С. а.] + [С. с.].

Сосняк зеленомошно-лишайниковый скальный. Характеристика древостоя лишь незначительно отличается от таковой предыдущей ассоциации. Плотность деревьев 600—1000 экз./га, сквозистость в среднем 70 %, бонитет древостоя от 2.1 до 4.0 баллов. Отмечены отдельные экземпляры подроста сосны низкой жизненности. Основное отличие заключается в том, что в начеченном покрове начинают формироваться зеленомошные пятна. Они приурочены к микрозападинкам, небольшим уступам, небольшим выровненным участкам, кронам деревьев. Участие накипных и бокальчатых кладоний снижается. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса до 20 %. Он образован *Calluna vulgaris*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*.

3. Асс. Pin. s. — V. м. — [P. s.] + [С. а.].

Сосняк чернично-зеленомошно-лишайниковый. В фитоценозах этой ассоциации обнажения скал практически отсутствуют. Мощность почвенного профиля в изученных почвенных разрезах составляет от 2 до 35 см. Участие зеленых мхов в начеченном покрове возрастает. Травяно-кустарничковый ярус сложен в основном *Calluna vulgaris*, *Vaccinium vitis-idaea* и *V. myrtillus*. В отдельных пятнах проективное покрытие этого яруса достигает 40 %. Возрастает участие черники, она приурочена к зеленым мхам. Плотность древостоя 1000 экз./га. Древостой одновозрастный (отмечены классы возраста 40—60, 60—80, 80—100, 100—120, 120—150 лет), иногда выделены 2 поколения (первое — 100—120 лет, второе — 40—60—80 лет). Сквозистость древесного полога 50 %. В отдельных сообществах отмечен подрост сосны хорошей жизненности, зафиксированы также единичные экземпляры ели. Состояние елей позволяет утверждать, что в сообществах рассматриваемого экотопа жизнестойкое поколение ели образоваться не может.

Заканчивая обзор ассоциаций 1-го экотопа, важно отметить следующее. Сосняки лишайниковые скальные могут существовать практически в неизменном виде как угодно долго. Меняется лишь соотношение кустистых и накипных лишайников, так как в результате воздействия огня подстилка под кустистыми лишайниками выгорает либо превращается в корку, которая легко смывается и сдувается, обнажая скалы. При длительном отсутствии пожаров в сообществах происходят изменения, позволяющие отнести их к ассоциации сосняк зеленомошно-лишайниковый скальный. Эти сообщества, в свою очередь, развиваясь без деструкций, будут соответствовать характеристикам сосняка чернично-зеленомошно-лишайникового. В большинстве

конкретных случаев такие переходы невозможны, так как пожар является постоянно действующим фактором. Кроме того, в условиях 1-го экотопа очень важными деструкционными факторами следует считать ветер и ливневые осадки. Периодическое воздействие этих факторов тормозит теоретически возможные сукцессии. Если исходить из положения, что в некоторых конкретных экотопах (1-го типа) фитоценозы определенной ассоциации (любой из трех) могут существовать как угодно долго, можно рассматривать эти ассоциации как климаксовые. Понятно, что если нарушения отсутствуют, эти ассоциации образуют нормальный ряд или климаксовый цикл развития. Проблема климакса в условиях 1-го экотопа требует дальнейшего изучения.

Нельзя не упомянуть еще об одной группе сообществ, встречаемых в условиях 1-го экотопа. Они отличаются значительной однородной гетерогенностью напочвенного покрова в пределах участка, на котором расположены. Гетерогенность обусловлена прежде всего микрорельефом: имеются небольшие западинки, трещины, едва заметные возвышения скального основания. В результате формируется растительный покров, состоящий из пятен-инфраценозов (Ипатов, Кирикова, 1997), относящихся к разным ассоциациям. Описаны инфраценозы, представленные фрагментами фитоценозов 3 описанных выше ассоциаций.

4. Асс. Pin. s. — V. m. — [P. s.].

Сосняк чернично-зеленомошный. Эта ассоциация и 2 следующие выделены в пределах 2-го экотопа. Сообщества развиваются на сформированных почвах мощностью 10—35 см, мощность подстилки 5—6 см. Мохово-лишайниковый покров образован зелеными мхами, преимущественно *Pleurozium schreberi*. Хорошо развит травяно-кустарничковый ярус, его покрытие в отдельных синузиях достигает 70 %. Доминируют *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Melampyrum pratense*, из видов еловой свиты представлены *Lerchenfeldia flexuosa* и *Trientalis europaea*.

Плотность древостоя составляет 1000—1500 экз./га, средняя сквозистость древостоя 37 %, бонитет сосны примерно 3 балла. Древостой, как правило, одновозрастные и относятся к классам возраста 80—100, 100—120, 120—140 лет. Описано насаждение с соснами 1-го поколения 120—140-летнего возраста и 2-го поколения 40—60-летнего возраста. Возрастное состояние древостоя не оказывает заметного влияния на напочвенный покров сообщества. В подросте отмечены сосны, не образующие яруса, и единичные ели.

5. Асс. Pin. s. — V. m. + C. a. — [P. s.].

Сосняк чернично-вейниково-зеленомошный. Характеристика этой ассоциации в целом существенно не отличается от предыдущей. *Calamagrostis arundinacea* — сильным эдификатором, он прочно и надолго удерживает занятую территорию. Ограничивающим фактором его распространения является недостаток кислорода при избытке почвенной влаги (Зворыкина, 1983). Единственное отличие, послужившее основанием для выделения этой ассоциации, — доминирование в травяно-кустарничковом ярусе *Calamagrostis arundinacea* (наряду с *Vaccinium myrtillus*).

Древостой в основном одно-двухярусные. Ярус, как правило, образован деревьями одного возраста (в нескольких фитоценозах описаны древостой 120-летнего возраста). Встречены также насаждения разновозрастные, в которых выделен один ярус деревьев 60—140-летнего возраста. Отмечается подрост из сосны, в некоторых описаниях — жизнеспособный, образующий ярус. Средняя сквозистость древостоя 40 %, бонитет сосны 3 балла. В некоторых описаниях зафиксированы единичные ели.

6. Асс. Pic. a. + Pin. s. — C. a. + V. m. — [P. s.].

Елово-сосновая вейниково-чернично-зеленомошная ассоциация. Для этой ассоциации характерно более активное присутствие ели в древостое. Описаны древостой, состоящие из 2 поколений: 100—120-летнего и 40—60-летнего возраста. В них второе поколение образовано сосной и елью (первое — только сосной). Также

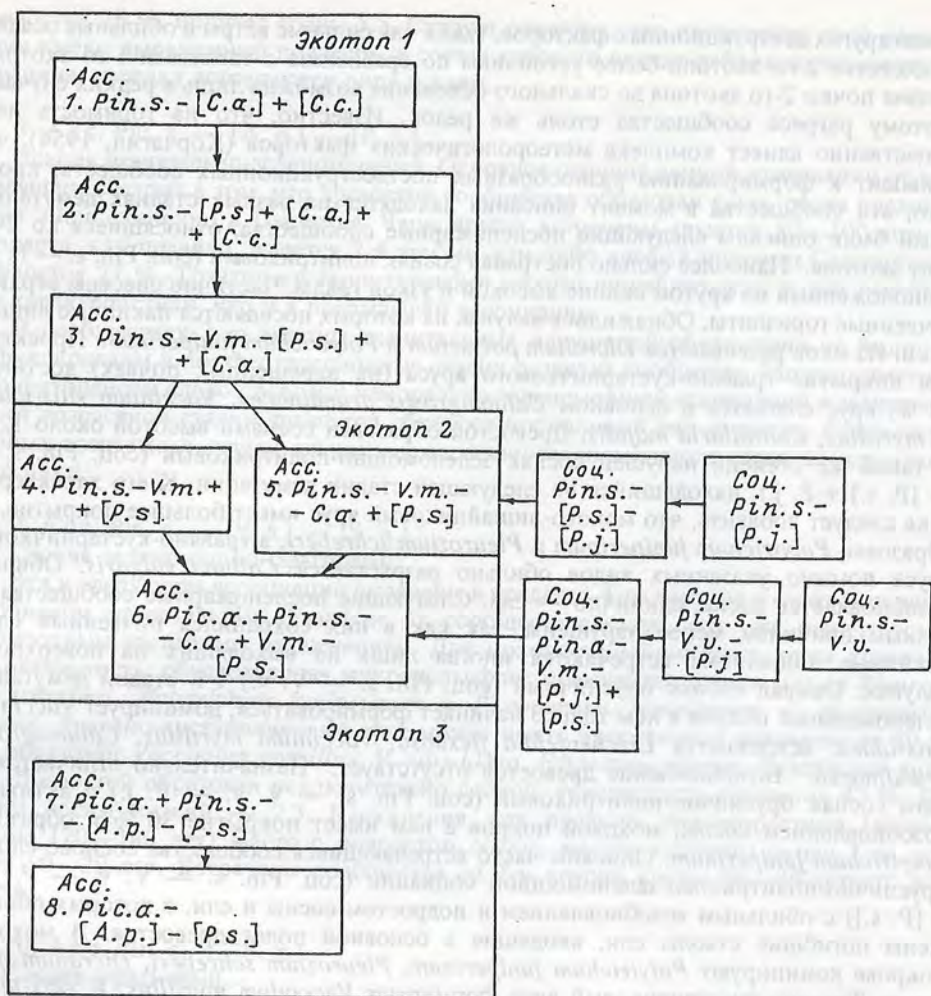


Схема автогенных сукцессий сосново-еловых лесов на скалах.

встретились сообщества с поколением сосны 100—140-летнего возраста и подростом из сосны и ели. В одновозрастных насаждениях 60—80-летнего возраста ель входит в основной полог. Бонитет ели значительно варьирует (от 1 до 5 баллов), что свидетельствует о неоднородности условий в пределах фитоценоза. Лучшую жизнённость имеют ели, укореняющиеся в расщелинах. Плотность древостоя в среднем 10 шт. на 100 м², сквозистость — 33 %, бонитет сосны 3 балла. Мощность почвенного профиля 10—40 см, подстилка — 5 см.

Ассоциации 2-го экотопа связаны между собой и могут сменять друг друга при отсутствии нарушений. Они связаны также с ассоциациями 1-го экотопа (см. рисунок). Необходимо отметить, что граница между 1-м и 2-м экотопами достаточно условна («пограничные» ассоциации, например сосняк чернично-зеленомошно-лишайниковый и сосняк чернично-зеленомошный, различаются на том же уровне, что и ассоциации одного экотопа). В условиях 2-го экотопа наиболее приближены к климаксовому состоянию сообщества елово-сосновой вейниково-чернично-зеленомошной ассоциации. По-видимому, в климаксовых сообществах этого экотопа должна господствовать ель. Основным деструкционным фактором, препятствующим формированию климаксовых сообществ, являются пожары. По отношению к воздей-

ствию других деструкционных факторов, таких как сильные ветры и обильные осадки, сообщества 2-го экотопа более устойчивы по сравнению с таковыми 1-го экотопа. Эрозия почвы 2-го экотопа до скального основания возможна лишь в редких случаях, поэтому регресс сообщества столь же редок. Известно, что на горимость леса существенно влияет комплекс метеорологических факторов (Корчагин, 1954), что приводит к формированию разнообразных постдеструкционных сообществ; кроме того, эти сообщества в момент описания находятся на разных стадиях демутиации. Нами были описаны следующие послепожарные сообщества, относящиеся ко 2-му типу экотопа.³ Наиболее сильно пострадал сосняк политриховый (соц. Pin. s. — P. j.), расположенный на крутом склоне высокой и узкой гряды. Частично снесены верхние почвенные горизонты. Обнажились валуны, на которых поселяются накипные лишайники. Из мхов развиваются *Dicranum polysetum* и *Polytrichum juniperinum*. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса (на нарушенных почвах) достигает 10 %, ярус слагается в основном *Calamagrostis arundinacea*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *Convallaria majalis*. Древостой образован соснами высотой около 12 м. В такой же степени нарушен сосняк зеленомошно-политриховый (соц. Pin. s. — [P. s.] + P. j.), находящийся на следующей стадии демутиации. К его характеристике следует добавить, что мохово-лишайниковый ярус имеет большее покрытие, он образован *Polytrichum juniperinum* и *Pleurozium schreberi*, в травяно-кустарничковом ярусе помимо указанных видов обильно разрастается *Calluna vulgaris*. Обильно возобновляется сосна, единично — ель. Следующие послепожарные сообщества по разным причинам менее нарушены, так как в них сохранился почвенный слой, накипные лишайники встречаются иногда лишь на выходящих на поверхность валунах. Описан сосняк брусничный (соц. Pin. s. — V. v.) 1-й стадии демутиации, зеленомошный покров в нем только начинает формироваться, доминирует *Vaccinium vitis-idaea*, встречаются *Lerchenfeldia flexuosa*, *Vaccinium myrtillus*, *Calamagrostis arundinacea*. Возобновление древостоя отсутствует. Незначительно отличается от него сосняк бруснично-политриховый (соц. Pin. s. — V. v. — P. j.) с активным возобновлением сосны, моховой покров в нем имеет покрытие 30 % и образован *Polytrichum juniperinum*. Описаны часто встречающиеся сообщества сосново-еловой бруснично-политрихово-зеленомошной социации (соц. Pin. s. — V. v. — P. j. + [P. s.]) с обильным возобновлением и подростом сосны и ели, в которых обнаружены погибшие стволы ели, входящие в основной полог древостоя. В моховом покрове доминируют *Polytrichum juniperinum*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*. Травяно-кустарничковый ярус формируют *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Calluna vulgaris*, *Calamagrostis arundinacea*, *Melampyrum pratense*, встречаются *Oxalis acetosella*, *Trientalis europaea*.

7. Асс. Pic. a. + Pin. s. — [A. p.] — [P. s.].

Елово-сосновая неморально-зеленомошная ассоциация.

Сообщества этой ассоциации относятся к 3-му экотопу, отличающемуся наиболее благоприятными условиями: мощностью почвы до 60 см. Фитоценозы имеют хорошо развитый травяно-кустарничковый ярус. Его проективное покрытие достигает 70 %, в видовом составе преобладают неморальные виды, виды еловой свиты, *Vaccinium myrtillus*, *Calamagrostis arundinacea*. Мощный травяно-кустарничковый ярус сдерживает развитие мохово-лишайникового покрова. Последний образован зелеными мхами и имеет покрытие до 30 %.

1-й ярус древостоя образован сосной с единичным участием ели, а также березы и осины. 2-й ярус, как правило, еловый; ель встречается в подросте и в возобновлении. Описаны одновозрастные насаждения 80—100- и 100—120-летнего возраста, в них отмечен подрост ели 10-летнего возраста. Но более часто встречаются сообщества со 2-м еловым ярусом, в которых возраст ели 20—40 и 40—60 лет. Сквозистость

³ Послепожарные сообщества отнесены к рангу социации. В условных обозначениях P. j. — *Polytrichum juniperinum*.

древостоя 28 %, бонитет сосны 3.5. Следует отметить, что насаждения этой ассоциации имеют выраженный подросток, в состав которого входят рябина, можжевельник, крушина, изредка встречаются липа и клен.

8. Асс. *Рис. а.* — [А. р.] — [Р. с.].

Ельник неморально-зеленомошный. Основное отличие данной ассоциации от предыдущего состоит в том, что древостой сообщества образован елью, сосна представлена лишь единично в 1-м ярусе. Чаше других встречены ельники 80—100-летнего возраста, как правило, имеется 2-й ярус из ели либо еловый подрост. Сквозистость древостоя 27 %. Травяно-кустарничковый и мохово-лишайниковый ярусы имеют те же характеристики, что и в предыдущей ассоциации.

В сообществах 3-го экотопа значительных нарушений обнаружено не было. Не зафиксированы и постдеструкционные стадии развития сообществ. Можно отметить, что фитоценозы елово-сосновой неморально-зеленомошной ассоциации в зависимости от возрастной стадии древостоя образуют нормальный ряд развития. Сообщества разных возрастных стадий ельника неморально-зеленомошного образуют климаксовый цикл.

9. Асс. *Рin. s.* — [Р. с.] — [S. п.].

Сосняк зеленомошно-сфагновый.

Эта и следующая ассоциации выделены в пределах 4-го экотопа и стоят несколько особняком от остальных. Развитие их сообществ связано, как уже отмечалось, с избыточным застойным увлажнением. Для мохово-лишайникового яруса характерна пятнистость, обусловленная микрорельефом: повышения заняты мхами *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum juniperinum* и *P. commune*, понижения — сфагновыми мхами. Травяно-кустарничковый ярус может иметь проективное покрытие до 80 %, он образован *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Empetrum nigrum*, болотными видами. Древостой образован исключительно сосной, сквозистость древостоя 47 %. Бонитет сосны низкий — 2.3. Насаждения, как правило, одновозрастные (возраст сосны 120—140 лет), часто с подростом сосны, высота которого около 1 м, возраст 10—20 лет. Встречены сообщества со 2-м ярусом сосны 60—80-летнего возраста.

10. Асс. *Рin. s.* — [S. п.].

Сосняк сфагновый.

Ассоциация объединяет сообщества, образованные исключительно сосной, сфагновыми мхами и болотными видами в травяно-кустарничковом ярусе.

Древостой образует один ярус, возраст деревьев колеблется от 120 до 180 лет, часто имеется подрост 10—20-летнего возраста высотой от 0.5 до 1.5 м. Сквозистость древесного полога 56 %, бонитет сосны 2.5.

Выше упоминалось о том, что в пределах 1-го экотопа нами зафиксированы однородно гетерогенные сообщества, напочвенный покров которых образован пятнами разных ассоциаций — инфраценозами. Следует отметить, что были описаны также сообщества, состоящие из инфраценозов, относящихся к разным экотопам. Их можно отнести к соснякам сфагново-лишайниковым скальным. Напочвенный покров образован пятнами сфагновых мхов, кустистых лишайников и зеленых мхов с *Vaccinium vitis-idaea* и *Calluna vulgaris*, накипных лишайников. Гетерогенность обусловлена неоднородностью рельефа внутри сообщества.

Отметим в заключение, что направленные смены скальных сообществ, их переход из одной ассоциации в другую и из одного экотопа в другой обусловлены двумя одновременно идущими процессами: эндогенезом и экзогенезом. Так, эндогенные изменения происходят в результате разрушения скального основания и накопления органического вещества, экзогенные — в результате сноса рыхлого материала сверху. Оба процесса длительные и постоянно идущие. Они активизируются пожарными и эрозионными деструкциями. Этим процессам соответствуют автогенные и аллогенные

сукцессии. Они накладываются друг на друга и приводят к формированию различных растительных сообществ.

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамова Т. Г., Козлова Г. И. Геоботанические районы северного Приладожья и Карельского перешейка // *Вестн. ЛГУ. Сер. геогр.* 1957. Вып. 4. № 24. С. 152—170.
- Дмитриева Е. В. Сосновые леса северо-запада Карельского перешейка // *Бот. журн.* 1973. Т. 58. № 8. С. 1093—1106.
- Железнова Г. В. Флора листостебельных мхов европейского Северо-Востока. СПб., 1994. 149 с.
- Заворыкина К. В. Эколого-ценотическая характеристика некоторых представителей р. *Salatagrostis* Adams (на примере южнотаежных березняков) // *Эколого-ценотические и географические особенности растительности*. М., 1983. С. 85—98.
- Ипатов В. С. Отражение динамики растительного покрова в синтаксономических единицах // *Бот. журн.* 1990. Т. 75. № 10. С. 1380—1388.
- Ипатов В. С., Герасименко Г. Г., Кирикова Л. А., Трофимец В. И. Автогенные сукцессии в сосняке лишайниково-зеленомошном. II. Экологическая система ассоциаций // *Бот. журн.* 1996. Т. 81. № 8. С. 23—35.
- Ипатов В. С., Герасименко Г. Г., Комолова С. А. Новые бонитировочные шкалы для оценки жизненности деревьев и древостоев // *Вестн. СПбГУ. Сер. 3.* 1995. Вып. 4. С. 42—48.
- 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., Кирикова Л. А. Фитоценология. СПб., 1997. 316.
- Ипатов В. С., Кирикова Л. А., Линдеман Т. И. Об оценке степени участия видов в структуре растительного покрова // *Бот. журн.* 1966. Т. 51. № 8. С. 121—126.
- Козлова Г. И. Растительность юго-западной Карелии // *Северо-Запад (докл. науч. сессии)*. Л., 1969. С. 70—97.
- Корчагин А. А. Условия возникновения пожаров и горимость лесов европейского Севера // *Очерки по растительному покрову СССР. Уч. зап. ЛГУ. Сер. геогр.* 1954. Сб. 1. С. 162—323.
- Мелехов И. С. Лесная пирология. М., 1978. 71 с.
- Нешатаев Ю. Н. Выборочно-статистический метод выделения растительных ассоциаций // *Методы выделения растительных ассоциаций*. Л., 1971. С. 23—37.
- Ниценко А. А. Очерки растительности Ленинградской области. Л., 1959. 141 с.
- Ниценко А. А. Об изучении экологической структуры растительного покрова // *Бот. журн.* 1969. Т. 54. № 7. С. 1002—1013.
- Определитель лишайников СССР. Л., 1978. Вып. 5. 305 с.
- Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. Л., 1956. 472 с.
- Самбук С. Г. Классификация сосновых лесов северного Приладожья // *Бот. журн.* 1986. Т. 71. № 4. С. 441—448.
- Стебаев И. В., Пивоварова Ж. Ф. Возникновение и развитие биогеоценозов на скалах // *Журн. общ. биологии.* 1992. Т. 53. № 5. С. 715—729.
- Федорчук В. Н., Дыренко С. А., Чертов О. Г. и др. Опыт применения комбинированного метода выделения лесотипологических единиц в северной части Карельского перешейка // *Экология.* 1974. № 6. С. 49—56.
- Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Санкт-Петербургский
государственный университет

Получено 21 I 1997

SUMMARY

Four types of ecotope have been marked out on the basis of studies of the ecotopical conditions affecting significantly on the state of the plant cover on rocks. The systems of plant associations have been constructed within the limits of each type of ecotope, 8 associations of pine, pine-spruce and spruce forests have been marked out which form the normal series, and five associations which form the demutation series.