

УДК 581.5
© 1991

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

СУХИЕ СОСНОВЫЕ ЛЕСА НА ПЕСКАХ КАК ОДИН ТИП ЛЕСА

V. S. IPATOV, G. G. GERASIMENKO, V. I. TROFIMETZ. DRY PINE FOREST ON SAND AS A SINGLE FOREST TYPE

В предложенную схему динамики лесных сообществ включены все возможные стадии лесного сообщества: образованные коренной или производными породами, восстанавливающиеся после деструкции с разной плотностью древостоя или с первых стадий развития (когда сообщество полностью уничтожено). Показаны теоретические возможные ряды развития нарушенных сообществ. Приводится описание всех стадий развития сухих сосняков на песках, изучены сосняки восточного побережья Ладожского озера.

Одной из кардинальных задач лесоведения является дальнейшее развитие учения о типе леса. У лесоведов разных исторических периодов и направлений не существует однозначного понимания типа леса. В современной трактовке типа принимается во внимание по крайней мере два общепризнанных момента: к одному типу относятся насаждения, во-первых, находящиеся в одинаковых условиях местообитания и, во-вторых, имеющие сходную динамику во времени. Среди наиболее свежих публикаций это отражено в определении типа леса Л. П. Рысина (1983 : 3): тип леса — это совокупность лесных биогеоценозов (участков : леса), объединенных общностью условий местообитания и трансформирующихся в процессе своего естественного развития в один и тот же коренной тип лесных биогеоценозов. В определении имеет место отражение того факта, что формирование, развитие, восстановление лесных сообществ происходят адекватно условиям среды. Очевидно также, что тип леса может включать в себя насаждения, образованные разными древесными породами, в тех случаях, когда в процессе развития происходит смена пород. Отсюда возникает необходимость использования типологической единицы более низкого ранга — типа насаждения, объединяющего лесные участки со сходными условиями местообитания и одним и тем же эдификатором (одной или несколькими породами).

Как известно, эколого-динамические принципы типологии получили наиболее последовательное развитие в работах Б. П. Колесникова (1958а, б, 1974 и др.) и его учеников (Колесников, Смолоногов, 1960; Васильев, Колесников, 1962; Зубарева, 1967; Фильрозе, Колесников, 1973, и др.). Вместе с тем в схеме типа леса Колесникова не нашли отражения ряды восстановления при нарушениях сообществ. Недостаточное внимание уделяется особенностям развития травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов.

На основании изучения нескольких типов сосновых и еловых лесов Северо-Запада РСФСР мы разработали принципы динамической типологии этих лесов. В настоящей работе делается попытка применить их к сухим соснякам на песках.¹

¹ В этой статье мы помещаем некоторые определения понятий и терминов, изложенные ранее В. С. Ипатовым (1990), которые необходимы для понимания сути динамического подхода.

Тип леса представляет собой абстрактную динамическую систему. Элементы этой системы — стадии (фазы), последовательно сменяющие друг друга в рядах или циклах развития, восстановления, флуктуаций сообществ. В последовательных по времени стадиях осуществляется преемственность состава и сложения сообществ. Ряды и циклы развития одного типа леса объединяют общие тенденции к формированию одинаковых климаксовых сообществ. Предполагается, что в сходных условиях экотопа² в силу того что формирование биотопа³ происходит в целом одинаково, в конечном счете формируются сходные сообщества с эдификаторами, наиболее полно отвечающими условиям среды и возможностям флоры.

Таким образом, реально к одному типу леса относятся сообщества, произрастающие в сходных экотопах и имеющие общий климаксовый эдификатор (одну породу или одну и ту же комбинацию пород). Состояния же сообществ одного типа (лесообразующие породы, плотность древостоя, его возраст, бонитет на ранних этапах развития древостоя, характер почвенного покрова и другие признаки) могут существенно различаться. Однако для полной характеристики типа, раскрытия его содержания двух признаков — сходства экотопов и общности климаксовых эдификаторов — недостаточно. Недостаточно и набора описаний всех состояний типа. Для того чтобы тип имел прогностическую (а значит и практическую) ценность, необходимо упорядочить описания состояний сообществ в динамические сходящиеся ряды (сети). Только когда будут восстановлены по описаниям состояний все динамические процессы, можно окончательно ограничить параметры экотопа данного типа леса. Априорные, заранее заданные прямые оценки экотопа, скажем, по инструментальным измерениям (например, механический состав почвы, гидрологический режим и т. п.) могут быть только предварительными критериями сходства экотопов. Окончательные диагностические оценки экотопа данного типа складываются из откорректированных значений предварительных оценок и введенных дополнительно (после описания типа) новых признаков.

Объектом исследования являются растительные сообщества, представленные конкретными участками леса в определенный момент времени (момент описания). Эти объекты мы назовем состояниями. Состояния, сходные в основных существенных чертах, объединяются в стадии (фазы). Стадия — тип состояния сообществ в циклах и рядах развития, в рядах восстановления. К одной стадии относятся состояния сообществ, идентичные по составу и состоянию видов, по возрастной стадии развития эдификатора, по его жизнестойкости (бонитету), по сложению в пространстве (однородность, однотипность, клинальность). Все динамические изменения реализуются через сезонные состояния сообществ и флуктуации. Сезонные стадии образуют сезонные циклы. Флуктуационные стадии образуют флуктуационные циклы. Любое развитие, любые ряды состоят из этих циклов. На практике в типологических работах, особенно в таежных лесах, их можно не принимать во внимание.

Для лесов, древостой которых сформирован коренной породой (например, ельников, сосняков в сухих местообитаниях), может быть сконструирован экотопический климаксовый цикл. Цикл представляет собой последовательность стадий в связи с развитием древостоя и сменой поколений без каких-либо внешних нарушений на протяжении жизни нескольких поколений основной лесобразующей породы. При этом важно отметить, что древостой на всех стадиях развивается с предельно возможной для данного экотопа густотой. С большой

[3]

² Под экотопом мы понимаем совокупность факторов абиотической среды, не изменяющихся под влиянием сообществ (климат, рельеф, гидрологический режим, механический состав почвы, почвообразующие породы и др.).

³ Биотоп — совокупность абиотических факторов среды, трансформируемых сообществом (мощность подзолистого горизонта, кислотность верхних почвенных горизонтов, содержание гумуса, валовых и подвижных форм азота, фосфора, калия и др.).

вероятностью можно утверждать, что на одном и том же участке климаксовый цикл не реализуется полностью, так как различного рода природные и антропогенные нарушения можно рассматривать как постоянно действующий фактор. Поэтому можно считать, что экологический климаксовый цикл идеализирован и имеет теоретическое значение: служит для ясного понимания динамических закономерностей. Одним из важных признаков сообщества, развивающегося в рамках климаксового цикла, является разновозрастность древостоя без четкого разделения на поколения (ярусы).

Для производных лесов вводится понятие биотопического климакса. Он включает стадии развития производных пород, когда древостой полностью развит и реализовал все свои возможности в формировании биотопа как эдификатор, а сменяющая коренная порода еще отсутствует или не проявила свои эдификаторные свойства.

Как уже отмечалось, практически все лесные сообщества претерпевают изменения в своем развитии, связанные с различного рода внешними воздействиями. Довольно часто воздействия неоднократно даже на протяжении жизни одного поколения древостоя. Они различны по характеру, силе, последствиям, оказываемым на сообщество, и вызывают разнообразные отклонения от климаксового цикла. На рассмотрении возможных отклонений остановимся более подробно.

Сильные внешние воздействия приводят к разрушению, или деструкции, растительного сообщества. Деструкция может быть полной, когда уничтожаются и древостой, и напочвенный покров, или частичной — при разрежении древостоя и полном или частичном разрушении напочвенного покрова. Деструкция приводит к тому, что лесные сообщества на протяжении длительного времени, возможно, даже нескольких поколений основной породы развиваются отлично от климаксового цикла. Они проходят стадии восстановления, образующие демулационные ряды, до полного соответствия экологическому климаксовому циклу или биотопическому климаксу.

Первые стадии демулационного ряда — стадии релаксации. Они представляют собой стадии постепенного перехода из нарушенного после деструкции равновесия между верхним и нижним ярусами в сообществе в равновесное состояние. Демулационные ряды разделяются на два типа: нормальные демулационные и абберационно-демулационные (от лат. aberratio — уклонение). Нормальный демулационный ряд включает в себя стадии с предельно возможной для данных условий местопроизрастания плотностью древостоя. Это нормальные насаждения по терминологии лесоведов. Абберационно-демулационный ряд представляет собой ряд восстановительных стадий с изреженным древостоем. Плотность древостоя, прежде всего в эдификаторном ярусе, меньше нормальной.

Абберационно-демулационный ряд может переходить в нормальный демулационный благодаря, в частности, тому, что при изреженном древостое конкуренция менее напряжена, элиминируется меньшее число особей, чем в плотных древостоях, и на определенных возрастных стадиях плотность деревьев оказывается соответствующей норме. Нормальный демулационный ряд при отсутствии нарушений извне по мере развития древостоя и возникновения его разновозрастности переходит в экологический климаксовый цикл.

Развитие сообществ в абберационном ряду может привести к экологическому климаксовому циклу непосредственно, без нормального демулационного ряда. Такой вариант возможен, когда в древостое имеется несколько достаточно разреженных поколений, и появляется новое поколение с большей плотностью, способное взять на себя эдификаторные функции. По-видимому, нельзя исключать из рассмотрения и такую ситуацию, при которой увеличивающаяся по мере развития насаждения разновозрастность древостоя, даже при малой плотности всех его поколений, в какой-то момент времени даст суммарный эдификаторный эффект, равный эффекту одного предельно плотного поколения.

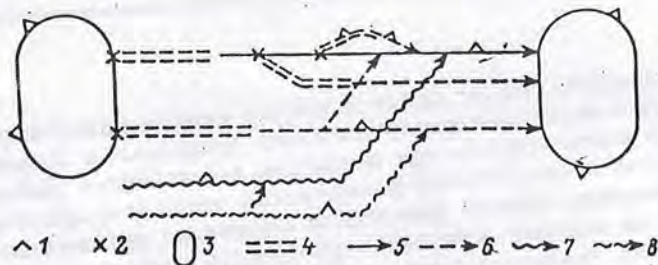


Рис. 1. Схема типа леса.

1 — флукутация; 2 — деструкция; 3 — экотопический климаксовый цикл; 4 — ряд релаксации; 5 — нормальный демутационный ряд; 6 — аберрационный ряд; 7 — демутационно-инициальный ряд; 8 — аберрационно-инициальный ряд.

Такие сообщества также будут развиваться по климаксовому циклу сразу же после аберрационного ряда.

Максимально сильные воздействия извне приводят к полному уничтожению растительности. Во вновь возникающем напочвенном покрове появляются виды, характерные для иных типов растительности. Эти стадии развития образуют инициальный ряд. Инициальные ряды в отличие от демутационных не имеют «наследства» от предыдущих состояний леса. Существуют они непродолжительное время, до тех пор, пока возобновляющийся древостой не достигнет стадии подроста, когда можно обоснованно судить о его, плотности. Если плотность древостоя предельно возможная для данных условий местопрорастания, то стадии развития таких насаждений образуют инициальный нормальный демутационный ряд. При меньшей плотности древостоя мы имеем дело с инициальным аберрационным рядом развития. Когда признаки инициальных рядов исчезают, развитие переходит соответственно в нормальный демутационный или аберрационный ряды (инициальный аберрационный ряд может перейти также в инициальный нормальный демутационный при незначительном изреживании в результате конкуренции).

Эти возможные пути развития лесных сообществ мы попытались изобразить схематически (рис. 1). Понятно, что в данном случае речь идет о таких типах леса, в которых все процессы динамики происходят без смены пород. В исследуемом нами районе (Северо-Запад РСФСР) это прежде всего сосняки на сухих и бедных почвах, скальные и заболоченные сосняки. В остальных же типах леса процесс восстановления коренной эдификаторной породы идет с помощью других (производных) древесных пород. Те стадии развития, в которых эдификатором сообщества является производная древесная порода, образуют тип насаждения. Основная древесная порода на стадиях биотопического климакса либо полностью отсутствует, либо находится на начальных стадиях возрастного развития и еще не проявила себя как эдификатор. Производная порода на стадиях биотопического климакса реализует все свои эдификаторные возможности в формировании биотопа и в целом сообщества.

Таким образом, тип насаждения включает в себя все стадии развития, приводящие к биотопическому климаксу. Тип леса может состоять из одного типа насаждений (пример — сухие сосняки на песчаных почвах) или из нескольких типов насаждений (пример — осинники, березняки и ельники, объединенные заключительной стадией развития — ельниками и, разумеется, одним экотопом). Восстановление одного и того же экотопического климаксового цикла в одном и том же экотопе может идти через разные древесные породы. Схема типа леса при смене эдификаторов изображена на рис. 2.

Развитие производной породы начинается, как отмечалось, после полного уничтожения основной породы, т. е. производная порода выступает как эдификаторная уже на ранних этапах своего развития. В зависимости от

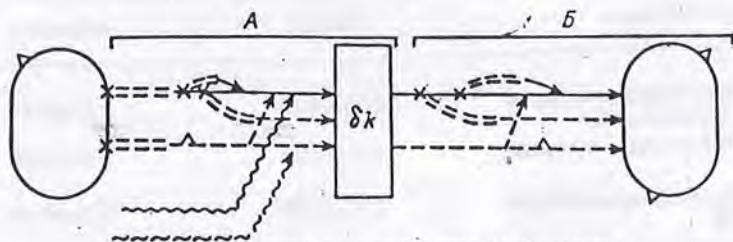


Рис. 2. Схема типа леса при смене эдификаторов.

А — демулационные ряды производной эдификаторной породы (тип насаждения), Б — демулационные ряды коренной эдификаторной породы (тип насаждения); δκ — биотопический климакс. Остальные условные обозначения те же, что и на рис. 1.

плотности древостоя могут реализовываться нормальный демулационный или аберрационный ряды. Формирование производного сообщества может начаться после уничтожения всех следов предыдущего сообщества — развитие начинается с инициальных стадий. В целом ход развития производного сообщества до полного формирования биотопического климакса (рис. 2, ряды А) полностью повторяет схему развития типа, изображенного на рис. 1. Как правило, на стадиях биотопического климакса (а может быть и ранее) появляется коренная древесная порода. В определенный период развития сообщества она становится эдификатором, сообщество развивается по нормальному демулационному или аберрационному ряду (рис. 2, ряды Б) и переходит в экотопический климаксовый цикл.

Заметим далее, что основные рассмотренные выше типологические термины можно сопоставить с общепринятыми геоботаническими терминами. Так, стадия динамического ряда представляет собой ассоциацию. Ассоциации, образующие динамический ряд, приводящий к биотопическому климаксу, образуют биотопическую систему ассоциаций — тип насаждения. Совокупность биотопических систем ассоциаций, объединенных одним и тем же экотопическим климаксом, представляет собой экотопическую систему ассоциаций — тип леса.

Предложенная концепция типа леса сложна и трудоемка для реализации. Заранее заданные признаки экотопа являются лишь предварительными и корректируются после построения рядов динамики. Биотоп изменяется по мере развития сообщества, существенные изменения по этой причине претерпевает напочвенный покров (вплоть до смены видов разных жизненных форм). Изменяется и жизненность (бонитет) древостоя.

Образ типа леса несколько идеализирован. Не для всех типов леса предложенная схема полностью реализуется. Некоторые стадии развития могут оказаться достаточно редкими или вовсе отсутствовать в исследуемом районе. Нельзя не учитывать тот факт, что в пределах ареала типа леса могут быть встречены географические варианты типа, различающиеся между собой.

Динамическое описание типа леса может быть как прямым, так и косвенным: путем сопоставления описаний лесного участка, сделанных в разное время, и сопоставления описаний разных участков в тождественных условиях среды. Фактически речь идет о монографическом описании и изучении каждого типа леса.

Далее мы переходим к описанию сухих зеленомошно-лишайниковых сосняков на песках с использованием изложенных принципов. Исследования проводились на восточном побережье Ладожского оз. в Олонецком р-не Карельской АССР между поселками Видлица и Тулокса. Экотоп изучаемых сосняков территориально четко ограничен: сообщества разместились на узкой прибрежной полосе шир. ок. 500—1000 м и дл. 12 км. Под действием постоянно дующих с Ладожского оз. ветров сформировался дюнный ландшафт, представляющий собой систему 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.

ТАБЛИЦА 1

Сравнение некоторых почвенных показателей в разных формах рельефа

Почвенные показатели	Вершина	Помыкание
Содержание «физической» глины в аккумулятивно-подзолистом горизонте, %	2.59 ± 0.12	2.77 ± 0.14
Содержание «физической» глины в материнской породе, %	1.00 ± 0.07	1.07 ± 0.09
Содержание углерода в аккумулятивно-подзолистом горизонте, %	1.07 ± 0.20	1.14 ± 0.11
Содержание углерода в иллювиальном горизонте, %	0.33 ± 0.03	0.46 ± 0.05
Кислотность, $pH_{\text{водн.}}$ аккумулятивно-подзолистого горизонта	3.98 ± 0.19	3.77 ± 0.16
Кислотность $pH_{\text{водн.}}$ материнской породы	5.06 ± 0.14	5.13 ± 0.13

Почвы относятся к поверхностно-подзолистым. Почвенный профиль слабо-дифференцированный, маломощный, 60—80 см. Мощность подстилки (A_0) варьирует от 0.5 до 10 см. Под ней обычно залегает подзолисто-аккумулятивный горизонт (A_1A_2) серого цвета мощностью 2—5 см, загрязненный грубым органическим веществом и горелыми остатками. Иногда горелые остатки загрязняют и верхнюю часть иллювиального горизонта. Тогда эта прослойка выделяется в самостоятельный горизонт (AB). Под горизонтом A_1A_2 или AB залегает иллювиальный горизонт (B) буровато-желтого или охристого цвета. Постепенно (на глубине 50—80 см) он переходит в почвообразующую породу более светлого цвета (C).

Весь профиль песчаный, его верхняя часть содержит 2—4 % «физической» глины, с глубиной ее содержание падает до 1—2 %, т. е. пески рыхлые. Преобладают мелко- и среднезернистые песчаные фракции. Содержание гумуса в верхнем горизонте составляет 1—3 % и с глубиной резко падает. Весь профиль имеет кислотно-нейтральную реакцию с максимумом в подстилке (3.0—3.8). Содержание азота в минеральных горизонтах незначительно (0.02—0.05 %), отношение углерода к азоту в подстилке (C : N=40—50) свидетельствует о бедности почв.

Почвенно-грунтовые условия в разных элементах рельефа дюнного ландшафта остаются одинаковыми. В табл. 1 мы приводим значения основных почвенных показателей на вершинах дюн и в междюнных понижениях. Представленные средние значения рассчитаны по 8—15 значениям. Сравнение средних показало, что различия почвенных показателей (при уровне значимости 0.05) недостоверны.

В исследуемом районе встречены древостои практически всех градаций возраста. По возрастной структуре это разновозрастные и ступенчато-разновозрастные древостои. Наиболее старые деревья (200 и более лет) встречаются поодиночке или небольшими группами на первой от Ладоги закрепленной дюне. Насаждения 120—140-летнего возраста нормальной плотности занимают сравнительно небольшие пространства. Значительные площади приходится на редкостойные приспевающие насаждения со вторым ярусом из сосны 30—40-летнего возраста. Причем деревья второго яруса образуют, как правило, островки (площадью от 10 до 300 м²) значительной плотности. Молодняки представлены довольно широко, они существенно различаются по плотности. 60—80-летние древостои имеют меньшую амплитуду варьирования и встречаются нечасто.

Для характеристики хода роста древостоя в целом мы воспользовались данными о годичном приросте 10 господствующих модельных деревьев. При 10-балльной шкале оценки по приросту радиуса (Ипатов, Герасименко, 1988) древостой имеет средний бонитет 5.2.⁴ Значения бонитета по пятилетиям варьируют от 4.8 до 6.2. Причем бонитет закономерно, хотя и незначительно, уменьшается в период роста от 10 до 90 лет и далее остается неизменным. Повидимому, экотоп изучаемых сообществ благоприятен для развития древостоев лишь на первых этапах, затем возможности экотопа становятся недостаточными для поддержания заданного уровня развития, бонитет несколько снижается и становится константным на более низком уровне.

Нельзя не упомянуть о том, что в изучаемых сообществах нами обнаружены единично расположенные ели. Они приурочены, как правило, к 1-й дюне, где встречаются наиболее старые сосны и плотность древостоя приближается к нормальной. Возраст ели — 30—40 лет, средняя выс. — 6 м, средний диам. — 6.5 см. Мы исследовали ход роста 10 модельных деревьев ели. Было обнаружено, что бонитет деревьев значительно снижается с возрастом: в 20-летнем возрасте его среднее значение — 7.2, в 25-летнем — 6.0, в 30-летнем — уже 5.3. Мы предполагаем, что падение бонитета должно наблюдаться и далее. Ель в сухих сосняках развивается удовлетворительно лишь до тех пор, пока корневая система локализована в подстилке — наиболее влажном и богатом горизонте. По мере роста ели и углубления ее корневой системы условия ухудшаются, ель переходит в угнетенное состояние и постепенно выпадает из древостоя. Следует отметить, что любой пожар, даже беглый, приводит к полному уничтожению ели.

Как уже отмечалось, особенностью изучаемого района является наличие более или менее выраженного дюнного рельефа. Молодняки на вершинах дюн и в понижениях различаются: на вершинах древостой реже, в понижениях более плотный и лучшей жизненности. Средневозрастные и спелые древостой во всех элементах рельефа имеют практически одинаковые характеристики. Несмотря на то что по почвенным показателям различия на вершинах дюн и в понижениях не обнаружены (табл. 1), некоторые экотопические различия все же имеются. В междюнных понижениях выше влажность воздуха и почвы, меньше разница максимальных дневных и ночных температур, больше запасы весенней влаги, при обильных дождях возможно, хотя и незначительное, стекание воды по подстилке со склонов. Все это приводит к тому, что показатели плотности молодняков, а также высоты и диаметра деревьев в понижениях выше, чем на вершинах. Проведенные исследования (Герасименко, Ипатов, 1989) показали, что указанные различия древостоев нивелируются, начиная примерно с 30-летнего возраста. Можно заключить, что благодаря эдификаторной роли сосны в разных элементах дюнного рельефа создается одинаковый биотоп, и различия сообществ, выраженные на первых этапах развития древостоев, исчезают.

Мохово-лишайниковый покров образован в основном зелеными мхами *Pleurozium schreberi* и *Dicranum polysetum* и кустистыми лишайниками *Cladina arbuscula* и *C. rangiferina*. Мы выделяем 4 типа синузий: лишайниковый, зеленомошный, мохово-лишайниковый крупнопятнистый и лишайниково-моховой мелкопятнистый. Наличие того или иного типа обусловлено степенью освещенности напочвенного покрова (Ипатов, Тархова, 1983) и его предшествующим состоянием.

Лишайниковый покров образуется исключительно в условиях максимальной освещенности, сквозистость древесного полога 80—95 %. Такие условия создаются в насаждениях, древостой которых крайне изрежен, кроны деревьев редкие, а также на вершинах дюн. Полностью зеленомошный покров характерен для насаждений с минимальной сквозистостью полога 25—30 %. Такая

⁴ Принята обратная нумерация классов бонитета (по сравнению с традиционной). Чем больше значение класса, тем выше бонитет.

сквозистость отмечена в сообществах с большой плотностью древостоя, в сообществах с хорошо развитым вторым ярусом, в междурядных понижениях.

Смешанные зеленомошно-лишайниковые синузиды встречаются в зоне совпадения экологических амплитуд зеленомошных и лишайниковых синузид, в диапазоне сквозистости древостоя от 30 до 80 % (Ипатов, Кирикова, 1981). Наличие крупнопятнистых зеленомошно-лишайниковых синузид мы связываем с процессом уменьшения сквозистости древесного полога, т. е. с затенением. Когда сквозистость уменьшается до 70—80 %, в лишайниковом покрове появляются пятна зеленого мха, которые при дальнейшем уменьшении сквозистости активно разрастаются до образования сплошного ковра. Мелкопятнистые лишайниково-зеленомошные синузиды возникают в зеленомошном покрове при увеличении сквозистости. Лишайники поселяются на моховом покрове отдельными «веточками» и мелкими латками, и даже при резком осветлении увеличение лишайниковых пятен происходит крайне медленно.

Травяно-кустарничковый ярус не отличается большим разнообразием. Однако виды, его образующие, различаются по своим экологическим и фитоценологическим характеристикам. Достаточно условно мы выделили 3 группы видов. К 1-й отнесены виды, характеризующие демутационные стадии развития сообществ. Это *Arctostaphylos uva-ursi*, *Chamerion angustifolium*, *Festuca ovina*, *Rumex acetosella*, *Thymus serpyllum* и некоторые другие. Во 2-ю группу включены виды, встречающиеся в сообществах, длительное время развивающихся без нарушений: *Calluna vulgaris*,⁵ *Empetrum nigrum*, *Vaccinium vitis-idaea*. 3-ю группу образуют виды, характеризующие климаксовое состояние сухих сосняков: *Convallaria majalis*, *Trientalis europaea*, *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*, *Majanthemum bifolium*, *Linnaea borealis*.

Следует отметить, что подавляющее большинство исследованных сообществ имеет более или менее выраженные следы различного рода воздействий: пожаров, ветровалов, рубок ухода (выборочных и сплошных), вытаптывания.

Приступаем далее к рассмотрению собственно динамической схемы сухих сосняков. Экологический климаксовый цикл представлен в исследованном районе лишь фрагментарно. Его образуют стадии сообществ, встречающихся на первой от озера закрепленной сглаженной дюне с наименее нарушенным покровом. Однако и в этих сообществах (в годы описания и предыдущие) первые поколения древостоя были частично уничтожены выборочными рубками и ветровалом. Сохранившиеся сосны достигают примерно 140-летнего возраста (отдельные деревья — 200-летнего) и относятся к 6—7-му классам бонитета (бонитет оценивается по: Ипатов, Герасименко, 1988).⁶ Встречаются единичные ели 30—40 лет, выс. до 2 м. Основной древостой образован 30—60-летними соснами 6—8-го классов бонитета и имеет значительную плотность (4 тыс. деревьев на 1 га).

В травяно-кустарничковом и мохово-лишайниковом ярусах наряду с видами, характерными для всех сухих сосняков, встречаются виды, подтверждающие принадлежность этих стадий к экологическому климаксовому циклу. К ним относятся: *Linnaea borealis*, *Trientalis europaea*, *Vaccinium myrtillus*, *Majanthemum bifolium*, *Pteridium aquilinum*, *Hylocomium splendens*. Встречаемость этих видов не высока. Они образуют одновидовые пятна (иногда с участием *Vaccinium vitis-idaea*, *Empetrum nigrum*) небольших размеров (10—100 м²) с проективным покрытием 10—20 % (исключение составляет *Vaccinium myrtillus* с проективным покрытием до 70 %). Возможность поселения этих видов, характерных в большей степени для еловых яесов, создается благодаря наличию сравнительно мощной моховой подстилки (4—8 см), прикрытой плотным

⁵ *Calluna vulgaris* появляется на первых стадиях демутации (после пожара) и сохраняется до климаксового состояния сообщества.

⁶ Здесь и далее бонитет определяется по господствующим деревьям.

моховым покровом, сохраняющим большую влажность, чем под лишайниковым покровом (Ипатов, Трофимец, 1988).

Таким образом, основными признаками, определяющими принадлежность сообщества к экологическому климаксовому циклу, мы считаем разновозрастность древостоя, присутствие единичных елей, наличие достаточно мощной подстилки и видов «еловой» группы в травяно-кустарничковом ярусе.

В изучаемом районе практически полностью реализуется нормальный демулационный ряд, объединяющий стадии с предельно возможной для данных условий экоценоза плотностью древостоя. Этот ряд возникает после различного рода деструкций: рубок выборочных и сплошных (в последнем случае сильно разрушается напочвенный покров), низовых пожаров (уничтожается напочвенный покров, возобновление и подрост сосны (Герасименко, Ипатов, 1984)), выпадения значительной части деревьев в результате естественного старения и ветровалов.

Наибольшая трансформация сообщества наблюдается после сплошной рубки. Создаются условия, благоприятные для поселения и успешного развития видов, характерных для нарушенных местообитаний, таких как *Chamerion angustifolium*, *Lerchenfeldia flexuosa*, *Calamagrostis epigeios*, *Rumex acetosella*, *Rubus idaeus*, *Antennaria dioica*, *Thymus serpyllum*, *Ceratodon purpureus*, *Polytrichum piliferum*, бокальчатые кладонии и др. Эти виды создают более или менее четкую пятнистость, имеют значительное обилие и хорошую жизнеспособность по крайней мере до появления сосны. Виды, встречающиеся в ненарушенных сообществах на открытых и сухих местах, имеют на вырубке вполне удовлетворительную жизнеспособность. К ним можно отнести *Vaccinium vitis-idaea*, *Empetrum nigrum*, *Festuca ovina*, *Calluna vulgaris*, *Arctostaphylos uva-ursi*, *Dicranum polysetum*, виды родов *Cladonia* и *Cladina*. Явно ухудшается состояние *Vaccinium myrtillus* и *Pleurozium schreberi*, эти виды сохраняются только при наличии хотя бы частичного затенения по краю вырубки или рядом с более высокими травами и кустарничками.

На вырубках, в послепожарных сообществах, на открытых участках после выпадения древостоя в определенные годы при наличии полноценных семян и благоприятных климатических условий наблюдается достаточно активное возобновление сосны. По нашим данным, наибольшая плотность возобновления (от 0.5 до 7—10 особей сосны на 1 м²) зафиксирована на лишайниковом ковре и на участках с пятнистым мертвым покровом и остатками мхов и лишайников. Для этого района В. С. Ипатов и И. Н. Голубицкая (1987) приводят следующее соотношение встречаемости возобновления на лишайниковом, зеленомошном и зеленомошно-лишайниковом покровах: 1.0 : 0.4 : 1.3. На местах с наиболее плотным возобновлением сосны начинают формироваться сообщества, представляющие собой начальную стадию нормального демулационного ряда. Если эти сообщества развиваются на вырубках или гарях, то они принадлежат к стадии релаксации до тех пор, пока в них не сформируется полностью соответствующий древостой напочвенный покров. Во всех сообществах нормального демулационного ряда при достижении древостоем 20—40-летнего возраста образуется чистый зеленомошный покров.

Для рассмотрения особенностей развития нормального демулационного ряда (и других рядов) мы условно выделили возрастные стадии продолжительностью в 20 лет, характеристика этих стадий приводится в табл. 2. Можно констатировать, что такой важный показатель сообщества, как бонитет древостоя, с возрастом не изменяется, варьирует в пределах ряда незначительно (от 3.5 до 5.0). Мощность подстилки также не связана с возрастом деревьев (4.5—7.0 см). Плотность древостоя закономерно уменьшается в связи с естественным процессом самоизреживания. Сквозистость древостоя постепенно увеличивается, что объясняется тем же самоизреживанием и отсутствием подроста.

ТАБЛИЦА 2

Основные показатели возрастных стадий нормального демутационного ряда

Возрастная стадия	Плотность древостоя, шт. на га	Сквозистость древесного полога, %	Общий бонитет по радиусу	Мощность подстилки, см
20—40	24 000	30	5.0	5.0
40—60	7500	35	4.3	7.0
60—80	1400	38	4.8	5.0
100—120	1100	50	3.5	5.0
120—140	900	50	4.6	4.5

Примечание. Сообщества стадии 80—100 лет в изученном районе отсутствуют.

ТАБЛИЦА 3

Основные показатели возрастных стадий аберрационного ряда

Возрастная стадия	Плотность древостоя, шт. на га	Сквозистость древесного полога, %	Общий бонитет по радиусу	Мощность подстилки, см
20—40	5000	78	5.5	2.1
40—60	4500	46	5.2	1.0
60—80	1000	48	4.7	1.5
100—120	800	50	4.0	1.0
120—140	700	56	4.0	0.5

Остановимся кратко на характеристике особенностей напочвенного покрова разных возрастных стадий нормального демутационного ряда. Молодняки исключительно зеленомошные, моховой покров образован *Pleurozium schreberi* и *Dicranum polysetum*, лишайники отсутствуют. В травяно-кустарничковом ярусе доминируют *Vaccinium vitis-idaea* и местами *Empetrum nigrum*. На следующей стадии (40—60 лет) никаких изменений с напочвенным покровом не происходит. В сообществах с возрастом древостоя 60—80 лет зафиксировано появление *Cladina arbuscula*, *C. rangiferina* и *C. stellaris*, которые имеют проективное покрытие 5—7% (*Pleurozium schreberi* и *Dicranum polysetum* — до 95%) и образуют мелкие латки (примерно 10×10 см²). Покрытие травяно-кустарничкового яруса (в основном также из *Vaccinium vitis-idaea* и *Empetrum nigrum*) достигает, как и на предыдущей стадии, 30%. Такое состояние напочвенного покрова сохраняется до 120-летнего возраста древостоя. Далее количество латок лишайника возрастает (особенно в местах большей освещенности), увеличиваются их размеры (до 0.5 м²), покрытие достигает 10—15%. В таких сообществах создаются условия для возобновления сосны. При благоприятном стечении обстоятельств в окнах с максимальной освещенностью образуются островки достаточно плотного возобновления. При выпадении отдельных деревьев окна увеличиваются в размерах, образуются новые островки и т. д. В результате сообщество переходит в стадию экотонического климаксового цикла. Если же деревья второго поколения распределяются по площади сообщества разреженно и случайно, то на протяжении развития этого поколения (до появления третьего) сообщество будет проходить стадии нормального демутационного ряда. С появлением подроста сообщество будет развиваться по экотоническому климаксовому циклу. Отметим еще раз, что развитие сообществ происходит без каких-либо деструкций (исключая выпадение отдельных деревьев).

Демутационный ряд, объединяющий стадии с наиболее изреженным древо-

стоюм, мы называем абберрационнм. Заметим, что минимальная плотность древостоев этих стадий создается изначально, с момента появления возобновления. В табл. 3 приводятся некоторые количественные характеристики стадий абберрационного ряда. Плотность древостоя по мере роста деревьев уменьшается так же, как и в нормальном демутационном ряду; идет процесс самоизреживания, однако активность его низка. Сквозистость древостоя на первой возрастной стадии значительна, далее она резко снижается и на всех других стадиях остается константной, что связано с разрастанием крон деревьев. Бонитет разных стадий абберрационного ряда варьирует незначительно и не отличается от бонитетов нормального демутационного ряда. Мощность подстилки 1—2 см, ниже, чем в нормальном демутационном ряду.

Мохово-лишайниковый покров образован *Cladina arbuscula* и *C. rangiferina*. К ним в незначительном количестве иногда примешиваются бокальчатые кладонии, *Polytrichum piliferum* и *Dicranum polysetum*. В травяно-кустарничковом покрове, проективное покрытие которого может достигать 15—20 %, встречаются *Calluna vulgaris*, *Empetrum nigrum*, *Arctostaphylos uva-ursi*, *Festuca ovina*, *Vaccinium vitis-idaea*. Такой характер напочвенного покрова сохраняется примерно до 80—100-летнего возраста древостоя. Далее в этих сообществах появляется, как правило, обильное возобновление сосны. По мере развития возобновления происходит смена лишайников на зеленые мхи. *Pleurozium schreberi* возникает в местах наибольшего затенения, интенсивно разрастаясь и образуя пятна размером до 0.5 м². Таким образом, для стадий 100—120 и 120—140 лет характерен лишайниковый покров с участием *Pleurozium schreberi* (проективное покрытие 5—7 %). Следует заметить, что такие сообщества в дальнейшем (когда образуется новый ярус древостоя) при отсутствии деструкций перейдут в стадии нормального демутационного ряда и экотопического климаксового цикла с формированием мохового покрова.

Остановимся далее на рассмотрении последствий наиболее сильных деструкций, когда происходит полное уничтожение всего сообщества и верхних почвенных горизонтов. Такие нарушения имеют место при концентрированных рубках, извлечении пней, когда используется мощная лесозаготовительная техника (гусеничные тракторы), уничтожающая поверхностный слой почвы, а также в результате сильных верховых пожаров. В этих случаях вырубку или гарь следует считать началом инициального ряда. В изучаемом районе обнаружены участки, где древостой уничтожен полностью, а напочвенный покров сохранился лишь частично, есть также отдельные небольшие полностью нарушенные участки. Они могут оставаться незаселенными растительностью довольно продолжительное время. Пионерами зарастания на них можно считать *Châmerion angustifolium*, *Lerchenfeldia flexuosa*, *Thymus serpyllum*, *Arctostaphylos uva-ursi*, *Festuca ovina*. Показано, что *Festuca ovina*, обильно разрастаясь на первых, инициальных, стадиях, впоследствии значительно сокращает свое покрытие, способствуя более интенсивному росту в зоне своего влияния бокальчатых и кустистых лишайников (Самойлов, 1980; Самойлов, Тархова, 1984). На следующих стадиях в напочвенном покрове появляются пионерные мхи *Ceratodon purpureum* и *Pohlia nutans*, затем *Polytrichum piliferum* и бокальчатые кладонии (Пушкина, 1960); создаются условия для возобновления сосны, формируются нормальный демутационный или абберрационный ряды.

Яркий пример другого инициального ряда представляют собой сообщества песчаных пляжей и авантюн побережья Ладожского оз. Выделяют 3 стадии инициального ряда, выраженные пространственно: 1 — глубоководные растения; 2 — плотнодерновинные и ивы; 3 — сосновый лес (Кирикова, Мишина, 1987). На 1-й стадии доминируют *Leymus arenarius*, *Calamagrostis epigeios*, *Lathyrus maritimus*; на 2-й — *Festuca ovina* и *Salix acutifolia*. На 3-й стадии в напочвенном покрове разреженных сосняков господствуют *Arctostaphylos uva-*

ursi, *Empetrum nigrum*, *Thymus serpyllum*. Поселение и разрастание лишайников следует считать началом стадии аберрационного ряда.

Нормальный демулационный и аберрационный ряды мы рассматриваем как крайние для данных условий экотопа. Все переходные состояния с промежуточными значениями плотности древостоя с большой вероятностью могут быть представлены в районе, для которого построены данные конкретные демулационные ряды. Теоретически таких состояний может быть достаточно много, на практике же в силу целого ряда случайных причин реализуется лишь небольшая их доля.

Наибольшее разнообразие значений плотности древостоя наблюдается на первых возрастных стадиях развития. Формирование древостоя с плотностью более низкой, чем в нормальном демулационном ряду, приводит к задержке зеленомошной стадии. Так, в сообществе с плотностью 10—15 тыс. деревьев на 1 га в 30-летнем возрасте отмечены диффузно разбросанные латки зеленого мха (размером до 1 м²). Не происходит полной смены на зеленомошную стадию и в 60—80-летнем древостое при плотности 1200 экз. на 1 га. Проективное покрытие лишайников достигает здесь 25%. Промежуточные состояния на последних возрастных стадиях варьируют еще в меньшей степени. Покров на этих стадиях зеленомошно-лишайниковый мелкопятнистый при отсутствии возобновления и лишайниково-зеленомошный крупнопятнистый при наличии подроста. В сообществах промежуточных стадий бонитет древостоя варьирует от 3.5 до 4.7.

Были описаны также сообщества, плотность древостоя в которых чрезмерно низка (на стадии 100—120 лет — 300 экз. на 1 га). Напочвенный покров в них чисто лишайниковый, имеется возобновление сосны (1 экз. на 1 м²). Наличие старых пней свидетельствует о том, что в этих сообществах были проведены выборочные рубки. После них остались лишь угнетенные деревья. Такие сообщества — редины — хорошо диагностируются по низким оценкам бонитета (2.6 — 3.0) и представляют собой, как и вырубки, начальную стадию демулационного ряда.

В начале статьи уже шла речь о том, что особенностью района является наличие дюнного рельефа. Указывалось также, что на характер роста древостоя его положение в элементе рельефа практически не влияет. В развитии же напочвенного покрова можно отметить некоторые особенности, выраженные на промежуточных стадиях, не относящихся к крайним демулационным рядам. Суть их сводится к тому, что в условиях промежуточных их значений сквозистости и плотности древостоя, особенно на поздних стадиях развития, на северных склонах дюн и в понижениях между дюнами задерживается зеленомошная стадия, на южных склонах и вершинах дюн — лишайниковая (Герасименко, Ипатов, 1989).

В заключение подчеркнем еще раз, что все рассмотренные выше сообщества относятся к одному типу леса — сухим соснякам на песчаных почвах. В этот тип входят сосняки и с чистым лишайниковым, и с чистым зеленомошным покровом, т. е. лишайниковые и зеленомошные сосняки — разные фазы единого процесса развития. Изученный тип леса представлен одним типом насаждения и несколькими растительными ассоциациями.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Васильев Н. Г., Колесников Б. П. Чернопихтово-широколиственные леса Южного Приморья. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 147 с. — Герасименко Г. Г., Ипатов В. С. Влияние низовых пожаров на развитие сухих сосновых лесов на песчаных почвах // Вести ЛГУ. Сер. биол. 1984. № 9, вып. 2. С. 32—36. — Герасименко Г. Г., Ипатов В. С. Формирование древостоя сосняка зеленомошно-лишайникового в условиях дюнного рельефа // Вести ЛГУ. Сер. биол. 1989. № 10, вып. 2. С. 26—31. — Зубарева П. С. Лесорастительные условия

и типы темповойных лесов горной полосы Среднего Урала // Тр. Ин-та экологии растений и животных УФАИ СССР. 1967. Вып. 53. С. 13—87. — *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.* Оценка жизнестойкости деревьев и древостоев с помощью бонитировочных шкал // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1988. № 3, вып. 1. С. 32—38. — *Ипатов В. С., Голубицкая И. Н.* Влияние напочвенного покрова на возобновление сосны в зеленомошно-лишайниковых сосняках // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1987. № 17, вып. 3. С. 38—45. — *Ипатов В. С., Кирикова Л. А.* Влияние сквозистости полога древостоя на характер напочвенного покрова соснового бора // Экология. 1981. № 3. С. 39—45. — *Ипатов В. С., Тархова Т. Н.* Взаимовлияние моховых и лишайниковых синузий в зеленомошно-лишайниковых сосняках // Экология. 1983. № 1. С. 20—26. — *Ипатов В. С., Трофимец В. И.* Влияние лишайниковых и зеленомошных ковров на водный режим верхнего корнеобитаемого слоя почвы в сухих сосняках // Экология. 1988. № 1. С. 19—23. — *Кирикова Л. А., Мишина Т. П.* Растительность песчаного побережья Ладжского озера. Олонецкий район КАССР // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1987. № 24, вып. 4. С. 24—31. — *Колесников Б. П.* О генетической классификации типов леса и задачах лесной типологии в восточных районах СССР // Изв. СО АН СССР. 1958а. № 4. С. 113—124. — *Колесников Б. П.* Состояние советской лесной типологии и проблема генетической классификации типов леса // Изв. СО АН СССР. 1958б. № 2. С. 109—122. — *Колесников Б. П.* Генетический этап в лесной типологии и его задачи // Лесоведение. 1974. № 2. С. 3—20. — *Колесников Б. П., Смолоногов Е. Н.* Некоторые закономерности возрастной и восстановительной динамики кедровых лесов зауральского Приобья // Тр. по лесному хозяйству Сибири. 1960. Вып. 6. С. 21—31. — *Пушкина И. М.* Естественное возобновление растительности на лесных гарях // Тр. Лапландского заповедника. 1960. Вып. 4. С. 5—123. — *Рысин Л. П.* Современные проблемы лесной типологии // Современные проблемы лесной типологии. Львов: 1983. С. 3—4. — *Самойлов Ю. И.* Влияние фитогенного поля *Festuca ovina* L. (*Poaceae*) на восстановление лишайникового покрова после пожара // Бот. журн. 1980. Т. 65, № 2. С. 255—265. — *Самойлов Ю. И., Тархова Т. Н.* Некоторые черты адаптивной стратегии *Festuca ovina* L. (*Poaceae*) в лишайниковом сосняке // Бот. журн. 1984. Т. 69, № 3. С. 295—304. — *Фильрозе Е. И., Колесников Б. П.* Основные итоги изучения лесов Ильменского заповедника // Тр. Ильменского заповедника. 1973. Вып. 10. С. 3—19.

Ленинградский государственный университет

Получено 11 III 1990

SUMMARY

All possible stages of forest communities are considered in the proposed dynamic scheme, those formed by the primary or secondary tree species and those restored after destruction having different densities of stands. The communities growing in similar ecotopes and possessing the common climax edicator should be referred to as one forest type. Theoretically possible series of development of forest communities without external influences and after different disturbances are demonstrated.