

УДК 581.5

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

**ЭКОТОПИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СФАГНОВЫХ СОСНЯКОВ
СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ С ПОМОЩЬЮ ФАКТОРНОГО АНАЛИЗА**

T. O. SALTYSKOVSKAJA, G. G. GERASIMENKO, V. S. IPATOV. ECOTOPICAL CHARACTERIZATION OF SWAMPY PINE FORESTS IN THE NORTH-WESTERN RUSSIA USING PRINCIPAL COMPONENT ANALYSIS

Анализ главных компонент используется для классификации экотопов сфагновых сосняков и выделения экотопических систем ассоциаций. 1-й фактор (определяющий 25 % общего варьирования) интерпретирован как почвенное богатство, 2-й фактор (21 % общего варьирования) интерпретирован как влажность; 3-й фактор — кислотность и 4-й фактор — механический состав минеральных горизонтов определяют по 16 % варьирования. По результатам факторного анализа с учетом состава доминантов, структуры сообществ и бонитетов выделено 14 экотопических систем сфагновых сосновых и граничащих с ними сосново-еловых и еловых сфагновых лесов, экотопы которых объединяются в 5 групп: экотопы с атмосферным слабопроточным увлажнением, экотопы с преимущественно атмосферным застойным увлажнением, экотопы с атмосферно-грунтовым режимом увлажнения, экотопы с атмосферно-грунтовым проточным режимом увлажнения, экотопы с участием в водно-минеральном питании грунтовых напорных вод.

Ключевые слова: сфагновые сосняки, экотоп, экотопическая система ассоциаций, северо-запад России.

В настоящее время повышен интерес исследователей к проблемам сукцессионной динамики лесных сообществ. Изучение процессов развития лесных сообществ, изменения видового состава и структурных изменений сообществ в ходе сукцессионных смен имеет большое значение для выработки успешной стратегии лесопользования и сохранения биоразнообразия (Linder, 1997; Angelstam, 1997). С позиций динамического подхода к типологии лесов тип леса включает в себя все возможные состояния лесных сообществ в условиях одного экотопа (Ипатов, 1990; Ипатов и др., 1991; Ипатов и др., 1996). Тип местообитания и режим характерных для него естественных нарушений формируют состав и структуру лесных сообществ (Angelstam, 1996). Неоднородность условий местообитания (неодинаковые экотопы) является первым фактором, определяющим разнообразие сообществ. Следующим фактором, определяющим разнообразие сообществ, является восстановительная и климаксовая динамика сообществ. Вследствие этого нам представляется важной проблема классификации экотопов лесных сообществ. Данная работа является первым этапом исследований процессов автогенной восстановительной динамики в заболоченных сосновых лесах северо-запада России и построения их динамической классификации.

Объектом исследования являются сфагновые сосняки с хорошо выраженным древесным ярусом сосны *Pinus sylvestris*¹ преимущественно лесной формы и доминированием сфагновых мхов в напочвенном покрове. Занимая преимущественно экотонные зоны, сфагновые сосняки характеризуются большим разнообразием, выраженным прежде всего в разнообразии доминантов травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов. Описан широкий спектр сообществ от олиготрофных до мезотрофных и мезоевтрофных с различными режимами увлажнения. Доминантами травяно-кустарничкового яруса могут быть лесные кустарнички (*Vaccinium myrtillus*), болотные кустарнички, влаголюбивые травы и осоки. Для того чтобы уточнить

¹ Латинские названия растений приведены по сводке С. К. Черепанова (1995).

экотопическую границу сосны и ели в заболоченных экотопах, помимо сфагновых сосняков в анализ включены также граничащие с ними сфагновые ельники. Используя принципы эколого-фитоценотического подхода и опираясь главным образом на доминанты, мы выделили около 40 ассоциаций сфагновых сосняков. При классификации учитывали также экологически яркие виды, структуру всех ярусов сообществ. Некоторые из ассоциаций встречаются редко и представлены единичными описаниями. Часть из них характеризуется вторичными изменениями экотопов в результате осушения. Столь большое разнообразие приводит к необходимости ординации сообществ по факторам среды и классификации экотопических условий. Представляют интерес следующие задачи: выявить разнообразие экотопических условий сфагновых сосняков; проанализировать различные экотопические параметры и выяснить, какие из них наиболее существенны при выделении экотопов; сравнить экотопические условия разных ассоциаций и объединить ассоциации со сходными экотопами в типы леса, а также выявить типы леса со сходными экотопами. Для решения поставленных задач использовали факторный анализ (метод главных компонент).

Материалы и методы исследования

Материал исследований включает в себя 240 геоботанических описаний сфагновых лесов, преимущественно сосновых, для районов Ленинградской, Вологодской областей и Карелии (южная и средняя тайга). Помимо сосняков описано некоторое количество сфагновых ельников, которые развиваются в смежных экотопических условиях и часто образуют со сфагновыми сосняками пространственный градиент. В дополнение к стандартной методике геоботанического описания на каждой пробной площади брали керны деревьев для определения возрастного состояния и бонитета, а также делали описание почвенного профиля и брали образцы для анализов.

Одним из методов ординации, довольно широко используемым в фитоценологических исследованиях, является анализ главных компонент, который позволяет выделять оси максимального варьирования и определять вклад каждого фактора в это варьирование. Анализ чаще всего ведется по видам, при этом неравномерность размещения видов может быть вызвана случайностью, социальными отношениями растений и неоднородностью среды. В последнем случае для экологической интерпретации основных факторов удобно применять результаты ординации с использованием экологических шкал. Анализ главных компонент часто используют в сочетании с кластерным анализом для классификации растительности (Pignatti, Pignatti, 1994), для выявления различий в растительности ненарушенных и нарушенных (например, вспаханных) участков (McPherson, 1994) и изучения динамики этих различий, для изучения мозаики напочвенного покрова (Ястребов, 1991). Анализ главных компонент может применяться и для более специальных целей: определения жизненности подроста (Oreshkin et al., 1997), выделения типов структурной организации кустарников (Guillen, 1994). Одно из наиболее стандартных применений метода — для уменьшения размерности пространства исходных признаков (чаще всего признаков среды) и выяснения наиболее информативных признаков (Герасименко и др., 1995).

Мы использовали анализ главных компонент для изучения закономерностей варьирования сообществ сфагновых сосняков в факторном пространстве по экотопическим признакам. Расчеты производились в программном пакете STATISTICA. В основу вычислений положена корреляционная матрица. Из анализа на данном этапе были исключены ассоциации, представленные небольшим числом описаний и являющиеся уникальными или не относящиеся к рассматриваемой группе сфагновых сосняков, а также ассоциации, развивающиеся под влиянием осушения. В итоге анализ проводили по 20 ассоциациям (198 пробных площадей).

Характер нижних ярусов определяется не только экотопом, но и биотопом, который может несколько различаться на разных сукцессионных стадиях. Для того

ТАБЛИЦА 1

Средние значения экологических признаков и бонитета древостоя для ассоциаций сфагновых сосняков

Признак	Номер ассоциации																				
	Число пробных площадей																				
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
Мощность торфа, см	31.2	24.3	22.1	22.7	77.8	19.5	17.5	35.8	67.3	85.5	85.6	58.8	96.0	107.5	78.3	61.7	36.5	48.5	20.5	47.2	80.0
Вид торфа, баллы	2.0	1.5	1.6	1.4	1.6	1.5	1.3	1.2	1.0	1.3	1.2	1.5	1.0	1.2	1.0	1.0	1.0	1.3	1.5	1.0	1.2
Тип торфа, баллы	2.5	2.0	1.9	1.9	1.8	2.5	2.5	2.7	1.0	1.0	1.0	1.0	1.3	1.2	2.0	1.7	2.0	2.0	2.0	2.0	2.2
Степень разложения торфа, %	27.0	18.4	19.3	15.3	17.7	22.5	38.3	26.0	15.6	12.7	16.4	10.0	9.3	11.8	12.0	16.3	14.0	20.9	18.0	12.4	35.0
Зольность верхнего торфяного горизонта, %	6.6	9.6	8.3	7.0	5.0	8.6	12.6	17.7	4.5	3.7	6.9	4.5	3.4	6.0	5.4	5.0	10.7	8.5	18.1	7.5	7.3
pH верхнего торфяного горизонта	3.1	2.9	3.0	3.1	2.8	3.3	3.5	3.9	2.5	2.6	2.6	3.0	2.8	2.9	2.9	3.0	3.1	3.2	3.1	3.4	3.4
Зольность нижнего торфяного горизонта, %	33.5	14.9	26.0	52.2	2.5					8.3	3.0		17.6	1.7	4.4	10.3	47.1	5.9		14.9	3.8
pH нижнего торфяного горизонта	3.3	3.2	3.0	3.7	3.0			4.1		2.7	2.7		3.2	5.4	2.9	3.1	4.2	2.7		3.1	2.4
Содержание физической глины в горизонте под торфом, %	9.4	7.3	7.4	7.3	2.3	2.0	5.5	65.6	2.0	2.0	8.5	1.5	18.0			11.6	8.5	5.0	11.0	4.3	4.8
pH минерального горизонта под торфом	4.0	4.0	3.8	3.7	3.2	4.6	4.0	4.2	2.7	3.8	3.6	3.8	3.4			3.5	4.6	2.6	4.2	3.1	3.0
Содержание физической глины в горизонте В, %	2.8	7.5	6.1	6.9	5.3	5.5	8.3	65.6	2.0	4.3	13.1	4.0	18.0			12.0	7.0	4.5	13.0	5.1	5.6
pH горизонта В	4.3	4.4	4.2	4.0	3.8	4.6	4.3	4.2	2.7	3.9	3.7	4.0	3.4			3.8	4.4	3.1	4.2	3.2	3.1
Степень увлажнения по шкале Раменского, баллы	77.0	77.3	78.3	77.9	80.5	76.0	80.3	81.2	81.0	81.5	82.0	82.0	83.0	82.0	81.0	82.0	82.0	81.9	82.5	84.3	84.6
Общий бонитет сосны по площади сечения ствола	4.3	4.3	4.8	4.8	4.1	3.5	5.0	3.8	1.9	2.8	3.0	2.8	2.9	2.6	3.5	3.7	3.5	4.2	4.5	3.7	3.4
Текущий бонитет сосны за последнее десятилетие по площади сечения	4.2	4.2	4.0	4.0	3.7	3.2	4.0	4.1	2.4	3.3	3.5	3.2	2.7	2.9	3.6	3.2	2.8	3.3	2.6	2.9	2.9

ТАБЛИЦА 1 (продолжение)

Признак	Номер ассоциации																				
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
	Число пробных площадей																				
Текущий бонитет сосны за предпоследнее десятилетие по площади сечения	4.0	4.3	4.3	4.3	4.3	3.4	4.2	4.1	2.4	3.3	3.7	3.6	3.3	2.8	4.1	4.1	3.4	3.9	3.8	3.9	3.6
Общий бонитет ели по площади сечения ствола	3.7	2.9	2.5	1.8	2.1	3.5	2.6	0.8	1.4	0.7						1.8	1.9	2.5	0.1	0.2	
Текущий бонитет ели за последнее десятилетие по площади сечения	5.6	4.6	2.4	2.2	2.8	3.3	2.4	1.3	2.0	1.6						1.6	1.2	1.8	0.1	0.3	
Текущий бонитет ели за предпоследнее десятилетие по площади сечения	4.2	3.3	2.4	1.7	2.6	3.6	2.7	1.2	1.8	1.4						1.3	1.3	2.2	0.1	0.3	

Примечание. Номера ассоциаций соответствующим в тексте; тип торфа: 1 — верховой, 2 — переходный, 3 — низинный; вид торфа: 1 — топяной, 2 — лесно-топяной, 3 — лесной. Значения бонитета приведены по 10-балльной шкале; условия произрастания улучшаются с возрастом бонитета (Ушагов и др., 1995).

чтобы исключить влияние биотопа, экотопический анализ проводили непосредственно по прямым экотопическим показателям. Признаками, по которым проводили анализ, являлись следующие (табл. 1): мощность торфа, тип торфа, вид торфа (лесной, лесно-топяной, топяной, что отражает степень дренированности), зольность и кислотность торфа в верхнем горизонте, зольность и кислотность в нижележащем торфяном горизонте, содержание физической глины в горизонте под торфом и в иллювиальном горизонте, кислотность в горизонте под торфом и в иллювиальном горизонте. В случае, когда мощность торфа составляла более 110—150 см и минеральный горизонт не был обнаружен, содержание физической глины приравнивалось к нулю. Для каждой растительной ассоциации были вычислены средние значения экотопических признаков, которые использованы далее в факторном анализе.

Причины различий болотных биогеоценозов связаны прежде всего с особенностями водного питания, величиной напора, проточностью и минерализацией воды (Орлов, 1980, 1991). Гидрологический режим болот является сложным комплексным фактором, который находится под воздействием основных компонентов ландшафта: рельефа и четвертичных отложений, подземных вод, почв, почвенного растительного покрова, гидрографической сети. К сожалению, оценить количественно показатели гидрологического режима при данной методике сбора материала достаточно сложно, тем более что водный режим сильно изменяется в течение вегетационного сезона и от года к году. Поэтому в качестве характеристики увлажнения мы использовали степень увлажнения по шкале Раменского (Раменский и др., 1956), рассчитанную по медианам амплитуд видов травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов.

Важным комплексным показателем экологических условий в сообществе является показатель жизнестойкости древостоя — бонитет. Поскольку бонитет является косвенным показателем экологических условий, мы не включили его в качестве экологического признака в систему признаков, используемых в анализе главных компонент. Однако этот показатель был нами рассчитан. Для каждого сообщества бонитет рассчитан как среднее значение бонитета господствующих модельных деревьев. Была использована 10-балльная шкала, в которой принята обратная нумерация классов (Ипатов и др., 1995).

Результаты и обсуждение

Используя доминантный подход к типологии, выделили 21 растительную ассоциацию.²

1. *Picea abies* – *Dryopteris carthusiana* + *Vaccinium myrtillus* – *Sphagnum girgensohnii*;
2. *Picea abies* – *Vaccinium myrtillus* – *Sphagnum girgensohnii*;
3. *Picea abies* + *Pinus sylvestris* – *Vaccinium myrtillus* – *Sphagnum girgensohnii*;
4. *Picea abies* + *Pinus sylvestris* – *Vaccinium myrtillus* – *Sphagnum angustifolium* + *S. girgensohnii*;
5. *Pinus sylvestris* – *Ledum palustre* + *Vaccinium myrtillus* – *Sphagnum angustifolium*;
6. *Picea abies* – *Equisetum sylvaticum* – *Sphagnum girgensohnii*;
7. *Picea abies* + *Pinus sylvestris* – *Equisetum sylvaticum* – *Sphagnum girgensohnii*;
8. *Pinus sylvestris* – *Equisetum sylvaticum* – *Sphagnum girgensohnii*;
9. *Pinus sylvestris* – *Ledum palustre* – *Polytrichum strictum*;
10. *Pinus sylvestris* – *Ledum palustre* – *Pleurozium schreberi* + *Sphagnum russowii* + *S. angustifolium*;
11. *Pinus sylvestris* – *Ledum palustre* – *Sphagnum russowii* + *S. angustifolium*;
12. *Pinus sylvestris* – *Calluna vulgaris* – *Sphagnum nemoreum*;
13. *Pinus sylvestris* – *Eriophorum vaginatum* + *Rubus chamaemorus* – *Sphagnum angustifolium*;
14. *Pinus sylvestris* – *Ledum palustre* + *Rubus chamaemorus* – *Sphagnum angustifolium*;
15. *Pinus sylvestris* – *Rubus chamaemorus* – *Sphagnum angustifolium*;
16. *Pinus sylvestris* – *Eriophorum vaginatum* – *Sphagnum fallax* + *S. angustifolium*;
17. *Pinus sylvestris* – *Phragmites australis* – *Sphagnum fallax* + *S. angustifolium*;
18. *Pinus sylvestris* – *Carex globularis* + *C. nigra* – *Sphagnum fallax* + *S. angustifolium*;
19. *Pinus sylvestris* – *Calamagrostis canescens* – *Sphagnum fallax* + *S. angustifolium* + *S. girgensohnii*;
20. *Pinus sylvestris* – *Carex lasiocarpa* – *Sphagnum fallax* + *S. angustifolium*;
21. *Pinus sylvestris* – *Calla palustris* – *Sphagnum fallax*.

Наиболее интерпретируемые результаты в анализе главных компонент были получены при ортогональном вращении *Varimax normalized*. Анализ нагрузок экологических признаков на факторы (табл. 2) позволяет выделить 2 основных фактора, которые объясняют почти половину от общего варьирования. 1-й фактор, определяющий 25 % общего варьирования, может быть интерпретирован как почвенное богатство: наибольшие нагрузки на этот фактор дали тип торфа, степень разложения торфа, его зольность, кислотность и отрицательно связанная с ними мощность торфа. 2-й фактор, определяющий 21 % общего варьирования, мы интерпретировали как влажность верхних почвенных горизонтов: наибольшие нагрузки на этот фактор имеют степень увлажнения по шкале Раменского и отрицательно связанный с ней вид торфа. Таким образом, ведущими экологическими параметрами, обуславливающими разнообразие сфагновых сосняков, являются характеристики богатства и влажности верхнего торфяного горизонта и мощность торфа. Кислотность и механический состав минеральных горизонтов оказывают меньшее влияние на разнообразие растительности в заболоченных экотопах. Эти признаки соответствуют 3-му и 4-му факторам, определяя по 16 % варьирования каждый и сложнее поддаются анализу из-за различной глубины залегания минерального горизонта. Как правило, маломощные торфа подстилаются менее кислым минеральным горизонтом. Механический состав минеральных горизонтов варьирует слабо. В большинстве случаев торфа

² Названия типов леса и ассоциаций даны по следующей схеме: доминанты разных ярусов соединены знаком «-», содоминирующие виды одного яруса — знаком «+», при большом числе доминантов в одном ярусе в названии приведен один или два наиболее характерных вида из этой группы доминантов.

ТАБЛИЦА 2
Факторные нагрузки экологических признаков

Признак	Фактор			
	1	2	3	4
Мощность торфа	-0.65	-0.53	0.16	-0.24
Вид торфа	0.14	0.85	0.07	-0.07
Тип торфа	0.86	0.29	0.01	0.03
Степень разложения торфа	0.77	0.20	0.06	-0.36
Зольность верхнего торфяного горизонта	0.71	0.08	-0.25	0.30
pH верхнего торфяного горизонта	0.90	-0.08	0.02	0.08
Зольность нижнего торфяного горизонта	0.17	0.34	-0.26	0.55
pH нижнего торфяного горизонта	-0.13	-0.12	0.25	0.84
Содержание физической глины в горизонте под торфом	0.06	0.00	-0.94	0.05
pH минерального горизонта под торфом	0.19	0.51	-0.18	0.67
Содержание физической глины в иллювиальном горизонте	0.01	-0.10	-0.96	-0.03
pH иллювиального горизонта	0.24	0.66	-0.11	0.56
Степень увлажнения по шкале Раменского	-0.06	-0.90	-0.13	-0.16
Процент от общего варьирования, приходящийся на фактор	25	21	16	16

подстилаются легкими по механическому составу горизонтами — песками и супеями.

Проанализировали изменение бонитета сосны по площади сечения в осях 1-го и 2-го факторов. Обнаружена тесная зависимость общего бонитета по площади сечения от факторов. Эту зависимость можно аппроксимировать прямыми (рис. 1). Линейная корреляция бонитета и 1-го фактора составила 0.66. 2-й фактор обнаруживает более низкую корреляцию — 0.4. Следовательно, бонитет сосны увеличивается на более богатом переходном торфе небольшой мощности, где сохраняется минеральное питание. Корреляция бонитета и мощности торфа составляет -0.7. Бонитет сосны максимален (4.5—5.0) в сосняках с елью чернично-сфагновых, сосняках с елью хвощово-сфагновых и в сосняках вейниково-сфагновых, где мощность торфа не превышает 30 см и имеет место минеральное питание. Оценки бонитета несколько снижаются в сосняках чернично-сфагновых и мелкоосоково-сфагновых (4—4.5), где мощность торфа увеличивается и ухудшается водный режим. В сосняках хвощово-, тростниково-, крупноосоково-, белокрыльничково-сфагновых, характеризующихся последовательным увеличением обводненности, и в сосняках пушицево- и морошково-сфагновых, характеризующихся увеличением олиготрофности наряду с некоторым увеличением обводненности, бонитет снижается до 3—4 баллов. Минимальных значений бонитет достигает в наиболее олиготрофных кустарничково-сфагновых ассоциациях, где он не превышает 3 баллов.

На основе результатов ординации ассоциаций в пространстве 1-го и 2-го факторов (рис. 2), а также с учетом видового состава и строения ассоциации объединены в 14 типов леса (экологических систем ассоциаций), которые в свою очередь относятся к 5 группам экотопов.

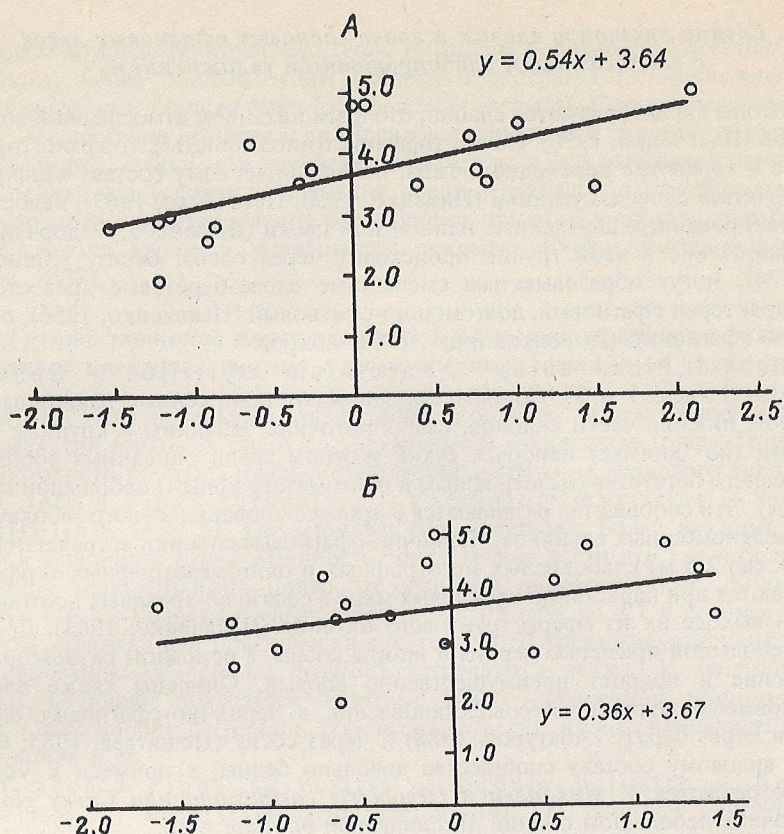


Рис. 1. Зависимость бонитета от основных факторов: от 1-го фактора (А) и 2-го — (Б).
По вертикальным осям — бонитет, баллы; по горизонтальным осям — значения факторов.

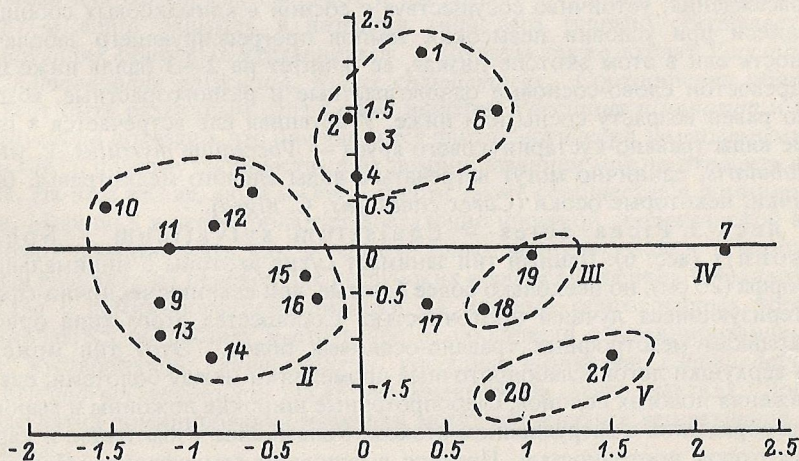


Рис. 2. Распределение ассоциаций в пространстве 1-го и 2-го факторов.

1 — 21 — номера ассоциаций (см. табл. 1). I—V — группы экотопов. По горизонтальной оси — фактор 1, по вертикальной — фактор 2.

1. Группа экотопов еловых и елово-сосновых сфагновых лесов с атмосферным слабопроточным увлажнением

Эти экотопы характеризуются слабопроточным питанием атмосферной водой или верховодкой (Пьявченко, 1956). Почвы торфянисто-подзолистые, торфяно(торфянисто)-глеевые и торфяные переходного типа, по механическому составу варьируют — могут встречаться супеси, суглинки (Ниценко, 1960; Пьявченко, 1963), недостаточно и слабо дренированные двучленные наносы или пески (Дыренков, Федорчук, 1975). Лесовосстановление в этой группе происходит через сосну, березу (Виликайнен, Кучко, 1974), могут образовываться смешанные елово-березовые древостои. Для вырубок характерен сфагновый, долгомошно-сфагновый (Пьявченко, 1956), осоково-долгомошно-сфагновый (Дыренков и др., 1969) покров.

Тип леса 1. *Picea abies* — *Vaccinium myrtillus* — *Sphagnum girgensohnii* (асс. 1 и 2). Сообщества занимают пониженные равнинные части водоразделов, нижние части склонов, слабопроточные западины и крупные депрессии. Данный тип занимает наиболее сухие экотопы среди описанных сообществ с торфом среднего богатства (мезотрофным и олигомезотрофным) небольшой мощности (до 30 см). Эти сообщества развиваются в процессе поверхностного заболачивания чернично-зеленомошных ельников. Чернично-сфагновые ельники встречаются также на мощных (до 2.5 м) слабокислых мезотрофных и олигомезотрофных торфяниках, они развиваются при нарастании сфагновых мхов в сфагново-травяных подтопленных ельниках и выходе их из сферы грунтового питания (Пьявченко, 1963). Древостои еловые с небольшой примесью березы и иногда сосны, в основном разновозрастные. Возобновление и подрост преимущественно еловый. Описаны также еловые и елово-сосновые молодняки. Лесовосстановление в чернично-сфагновых ельниках может идти через березу (Абатуров, 1988) и через сосну (Нешатаев, 1985; Самбук, 1987). По видовому составу сообщества довольно бедны, в примеси к *Vaccinium myrtillus* встречаются *V. vitis-idaea* и *Dryopteris carthusiana* или *Carex globularis*, редко и в очень небольшом обилии *Maianthemum bifolium* и др.

Тип леса 2. *Picea abies* + *Pinus sylvestris* — *Vaccinium myrtillus* — *Sphagnum girgensohnii* (асс. 3 и 4). Сообщества занимают более влажные местообитания и представляют собой следующую стадию в эколого-фитоценологических рядах заболачивания сосняка чернично-зеленомошного. Мощность торфа также невелика. Почвы торфянисто-подзолисто-глеевые, песчаные и супесчаные. Ель здесь находится на своей экотопической границе и образует смешанные с сосной насаждения, устойчиво сосуществуя с сосной в климаксовых сообществах в виде примеси при условии невысоких темпов прогрессирующего заболачивания. Жизненность ели в этом экотопе низкая, ее бонитет на 2—3 балла ниже бонитета сосны. Древостои елово-сосновые разновозрастные и разновозрастные, возраст ели примерно равен возрасту сосны или ниже. Угнетенная ель встречается в подросте. Основные виды травяно-кустарничкового яруса — *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Carex globularis*, единично могут встречаться виды елового мелкотравья, болотные кустарнички, некоторые осоки (*Carex canescens*, *C. nigra*).

Тип леса 3. *Picea abies* — *Equisetum sylvaticum* — *Sphagnum girgensohnii* (асс. 6). Данный тип занимает сухие экотопы с минимальной мощностью торфа (20 см), но несколько более богатые, чем ельники чернично-сфагновые, и характеризующиеся лучшей проточностью. Сообщества этого типа описаны по узким окрайкам мезотрофных травяно-осоковых болот. Этот тип может также занимать верхушки логов, слабопроточные промежутки между болотами, едва заметные понижения пологих склонов, слабопроточные широкие ложбины и выровненные участки водоразделов с затрудненным стоком. Увлажнение избыточное и характеризуется некоторой проточностью. Питание в основном атмосферное. Почвы торфянисто-подзолистые и торфянисто-перегнойно-глеевые. В сухие периоды почва быстро освобождается от верховодки из-за системы вертикальных трещин. Древостои еловые разновозрастные, иногда с примесью березы и сосны, подрост еловый. В травяно-кус-

тарничковом ярусе доминирует *Equisetum sylvaticum* с примесью *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, менее обильны виды елового мелкотравья (*Maianthemum bifolium*, *Triantalis europaeus*, *Linnaea borealis*, *Rhamishia secunda*), *Carex canescens*, *Calamagrostis* sp., *Melampyrum pratense* и др. Лесовосстановление в данном типе происходит без смены пород, с большой долей участия березы и (по наиболее дренированным местам) осины при условии сохранения предгенеративной части древостоя. После пожаров возможно восстановление через березу; при этом в производных березняках исчезает синузия хвоща и уменьшается покрытие мхов (Абатуров и др., 1982; Абатуров, 1988).

II. Группа экотопов олиготрофных и олигомезотрофных сфагновых сосняков преимущественно с атмосферным застойным увлажнением

Сюда относятся начальные стадии поверхностного заболачивания и некоторые стадии развития верховых болот со значительной мощностью торфа. Почвы торфянисто-подзолисто-глеевые, торфянисто-глеевые, торфяные верхового типа.

Тип леса 4. *Pinus sylvestris* – *Vaccinium myrtillus* – *Sphagnum angustifolium* (acc. 5). Он занимает еще несколько более влажные и бедные экотопы в черничном ряду. Мощность торфа может достигать 1 м и более. Торфа, как правило, верхового типа. Древостои сосновые, одновозрастные. Бонитет сосны снижается с 4.8 в сосняке с елью чернично-сфагновом до 4.1 в сосняке чернично-сфагновом. Примесь ели практически отсутствует. В травяно-кустарничковом ярусе с доминированием *Vaccinium myrtillus* встречаются также *V. vitis-idaea*, *Carex globularis*, начинают появляться болотные виды — *Vaccinium uliginosum*, *Ledum palustre*, *Chamaedaphne calyculata*, *Oxycoccus palustris*, *Rubus chamaemorus*, *Eriophorum vaginatum* и др.

Тип леса 5. *Pinus sylvestris* – *Ledum palustre* – *Sphagnum russowii* + *S. angustifolium* (acc. 9—14). Он занимает наиболее бедный экотоп с верховыми наиболее кислыми торфами мощностью 1 м и более или маломощными верховыми торфами на бедных песчаных подзолах и граничит с болотными ассоциациями (Салтыковская, 1998). Сообщества занимают недренированные участки водоразделов и наиболее дренированные участки верховых болот. Кислотность максимальна для сфагновых сосняков, pH не превышает 3. Древостои сосновые одновозрастные и разновозрастные. Бонитет этой экотопической системы минимальный для сфагновых сосняков и составляет в среднем 2.9 (Герасименко и др., 1998). «*Ledum palustre*» в названии типа леса условно обозначает группу содоминирующих болотных кустарничков, в которую также входят *Vaccinium uliginosum*, *Chamaedaphne calyculata*, *Rubus chamaemorus*. Соотношение обилия этих видов может быть различным. Для *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum* и *Chamaedaphne calyculata* показано, что они являются фитоценологически замещаемыми видами (Самбук, 1987), поэтому сообщества с их доминированием можно относить к одному типу леса. На наш взгляд, сюда можно отнести также сообщества с доминированием морошки. Морошка в целом обладает достаточно широкой экологической амплитудой и может доминировать как в олиготрофных сосняках, так и в мезотрофных сосняках и ельниках на переходных неглубоких торфах (Дыренков, Федорчук, 1975). Сообщества с доминированием морошки на мощных олиготрофных торфяниках слабо отличаются по составу и структуре от сообществ с доминированием других болотных кустарничков; *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*, *Chamaedaphne calyculata*, *Eriophorum vaginatum* также встречаются на этих участках. Достаточно обширные пятна доминирования морошки могут объясняться вегетативной подвижностью вида.

Тип леса 6. *Pinus sylvestris* – *Rubus chamaemorus* – *Sphagnum angustifolium* (acc. 15). Он развивается в несколько более богатых условиях на мощных переходных торфах по крайкам верховых болот или в небольших межгрядовых болотах. Древостои сосновые разновозрастные. По сравнению с кустарничко-

во-сфагновыми сосняками сообщества более сомкнутые — сомкнутость не ниже 0.6—0.7, в то время как в разновозрастных кустарничково-сфагновых сосняках сомкнутость варьирует от 0.35 до 0.75. Травяно-кустарничковый ярус с доминированием *Rubus chamaemorus* образован и другими болотными кустарничками, а также *Eriophorum vaginatum*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, может единично встречаться *Phragmites australis*.

Тип леса 7. *Pinus sylvestris* – *Eriophorum vaginatum* – *Sphagnum fallax* + *S. angustifolium* (acc. 16). Этот тип также встречается на олигомезотрофных торфах в среднем большой мощности (60 см), хотя мощность может варьировать от 30 см до 1 м и более. В случае маломощных торфов они подстилаются супесями. Экоотоп характеризуется значительным обводнением. В пушицевых и морошковых сосняках торфа характеризуются несколько большей трофностью, чем в кустарничковых сосняках, и, возможно, формируются при некотором участии безнапорных грунтовых вод, которые при разгрузке с минерального берега растекаются в пределах некоторой площади. Древостой сосновые, разновозрастные и разновозрастные, сомкнутостью 0.3—0.85. В травяно-кустарничковом ярусе с доминированием *Eriophorum vaginatum* также встречаются кустарнички болотной группы, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Carex globularis*, *Melampyrum pratense* и др. В данном случае пушица индицирует один из экотопов климаксовых сфагновых сосняков. Показано (Salonen, 1994), что она может являться инициальным видом и разрастаться в большом обилии на кислом торфе большой мощности и низкой зольности (3—5 %) с высоким содержанием растворимого фосфора и азота в форме нитрата аммония при торфоразработках.

III. Группа экотопов мезотрофных сфагновых сосняков с атмосферно-грунтовым типом питания

Водно-минеральное питание этих участков осуществляется при участии безнапорных грунтовых вод, которые разгружаются с минерального берега в болото на его границе и в пределах мелкозалежных окраев путем фильтрации по деятельному гидрологическому горизонту торфа. Разгрузка грунтовых вод в болото происходит в виде пластового выклинивания, обычно безнапорного или со слабым местным напором. Воды фильтрационного потока обычно слабоминерализованы (Орлов, 1991). Сообщества развиваются на мезотрофном торфе и встречаются в нижних частях пологих склонов, на переходе от суходола к болоту.

Тип леса 8. *Pinus sylvestris* – *Carex globularis* + *C. nigra* – *Sphagnum fallax* + *S. angustifolium* + *S. girgensohnii* (acc. 18). Данный тип развивается на мезотрофных торфах средней мощности (50 см), встречается в краевых частях болотных массивов. Древостой сосновый разновозрастный и разновозрастный, сомкнутость 0.5—0.9. Напочвенный покров образован *Carex globularis*, *C. nigra*, *C. canescens*, *Eriophorum vaginatum*, *Juncus filiformis*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, единично могут встречаться болотные кустарнички.

Тип леса 9. *Pinus sylvestris* – *Calamagrostis canescens* – *Sphagnum fallax* + *S. angustifolium* (acc. 19). Он встречается еще в несколько более богатом и сухом экотопе на маломощном (всего 20 см) мезотрофном торфе. Почвы торфянисто-подзолисто-глеевые. Тип представлен узкими полосами на переходе от суходола к мезотрофным болотам. Водное питание атмосферно-грунтовое. Водный режим более застойный по сравнению с таковым в хвощовых ассоциациях. Древостой сосновый разновозрастный с примесью березы, сомкнутость 0.6—0.9. Травяно-кустарничковый ярус довольно разнообразен и характеризуется хорошо выраженной комплексностью. В качестве примеси к *Calamagrostis canescens* могут встречаться *Carex lasiocarpa*, *C. nigra*, *C. chordorhiza*, *C. canescens*, *Menyanthes trifoliata*, *Comarum palustre*, на пристволовых повышениях — *Vaccinium uliginosum* и лесные кустарнички. Вейниково-сфагновые сосняки описаны также в Московской обл. как коренной тип, развивающийся в западинах с застойной влагой, с атмосфер-

но-грунтовым питанием, где мощность торфа не превышает 100 см (Коновалов, 1929). В качестве его кратковременно-производного типа описан березняк вейниково-сфагновый.

IV. Группа экотопов мезотрофных сфагновых сосново-еловых и сосновых лесов с атмосферно-грунтовым проточным типом питания

Экотопы этой группы характеризуются обильным увлажнением при сохранении проточности водного режима. Сообщества развиваются на переходе от суходола к болоту и в проточных котловинах на мезоевтрофных торфах небольшой мощности. Почвы торфянисто-глеевые и торфянисто-подзолисто-глеевые.

Тип леса 10. *Picea abies* + *Pinus sylvestris* – *Equisetum sylvaticum* – *Sphagnum girgensohnii* (acc. 7). Сообщества развиваются на наиболее богатых мезоевтрофных торфах минимальной мощности (17 см). Влажность повышена по сравнению с ельниками хвощово-сфагновыми. Для древостоя сохраняются условия минерального питания. Бонитет сосны в этом типе максимален для сфагновых сосняков и составляет 5 баллов. Сообщества представлены узкими полосами на переходе от суходола к болоту. Древостои смешанные елово-сосновые с примесью березы, одновозрастные, с возрастом до 100 лет. В напочвенном покрове помимо *Equisetum sylvaticum*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea* встречаются виды таежного мелкотравья, осоки (*Carex canescens*, *C. nigra* и др.) и влаголюбивые травы, такие как *Lyzimachia vulgaris*, *Viola palustris*, *Galium palustre* и др. Возможно, экотопические различия с ельником хвощово-сфагновым не столь значительны, и может произойти смена сосны на ель. Этот вопрос требует дальнейшего уточнения.

Тип леса 11. *Pinus sylvestris* – *Equisetum sylvaticum* – *Sphagnum girgensohnii* (acc. 8). Занимает более влажные местообитания в хвощовом ряду. Эта ассоциация не была использована в анализе главных компонент из-за не совсем понятного экотопического положения. Торфа богатые, мезоевтрофные, мощность около 35 см. Местообитание характеризуется поверхностным стоком по подстилающим торф тяжелым минеральным горизонтам. Почвы торфянисто-глеевые тяжелосуглинистые. Сообщества развиваются в верхних частях небольших сточных котловин. Древостои сосновые, сомкнутость 0.8—0.9, одновозрастные и разновозрастные, с примесью березы. Тип леса характеризуется достаточно разнообразным видовым составом. Встречаются *Carex globularis*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, другие виды еловых свит, *Comarum palustre*, *Calamagrostis canescens*, *Galium palustre*, *Equisetum fluviatile* и др.

V. Группа экотопов сфагновых сосняков, развивающихся при участии грунтового-напорного водного питания

Эти сообщества могут развиваться на участках с разгрузкой напорных вод на периферии болот и с прилегающих минеральных берегов и участках болот с площадной разгрузкой через минеральное дно. Зона грунтового питания часто может перекрываться с зоной транзита, которая представлена на болотах отдельными участками, где наблюдается постоянный или периодический поверхностный сток. На участках с обильно проточным режимом увлажнения, когда зона транзита частично перекрывает зону питания и в составе вод поверхностного стока значительную долю занимают грунтовые и подземные воды с высокой минерализацией, формируются смешанные древостои из ели, сосны, березы и даже черной ольхи с доминированием влаголюбивых трав (вахта, сабельник, белокрыльник, тростник) и осок (Орлов, 1991). При более бедных водах зоны транзита и более слабой проточности формируются чисто сосновые древостои тростниково-сфагновые. Осоково-сфагновый покров может образовываться в условиях резкопеременного режима поверхностного стока.

Тип леса 12. *Pinus sylvestris* – *Phragmites australis* – *Sphagnum fallax* + *S. angustifolium* (acc. 17). Занимает несколько более богатый экотоп по сравнению с типом 7 и развивается на переходном мезотрофном торфе с

более высокой зольностью (11 %). Экоотоп значительно обводнен, но мощность торфа здесь, как правило, невелика и составляет в среднем 35 см. Почва торфянисто-глеевая. Древостои сосновые с небольшой примесью березы, сомкнутость 0.6—0.8. Положение этого типа на ординационной диаграмме, по-видимому, не очень точное, поскольку тип представлен очень небольшим числом пробных площадей. Обработка большего массива данных позволит уточнить экоотопическое положение типа. Не полностью обработанные данные последнего полевого сезона свидетельствуют о том, что тростниково-сфагновые сосняки могут встречаться и на глубоких торфах, а также могут характеризоваться очень большим видовым разнообразием — до 35 видов на пробную площадь, что подтверждает богатство водно-минерального питания. Значительную роль в сложении травяно-кустарничкового яруса могут играть также *Calamagrostis canescens*, *Naumburgia thyrsoflora*, *Oxycoccus palustris*, *Carex lasiocarpa* и другие осоки (*C. chordorhiza*, *C. dioica*, *C. pauciflora*), *Comarum palustre*, *Rubus chamaemorus*, иногда увеличивается роль кустарничков — *Vaccinium myrtillus* и *V. uliginosum*.

Тип леса 13. *Pinus sylvestris* — *Carex lasiocarpa* — *Sphagnum fallax* + *S. angustifolium* (acc. 20). Развивается в сильно обводненном экоотопе на мезотрофных торфах с высокой зольностью (7.5 %) и средней мощностью (около 50 см). Почвы торфяно-глеевые. Древостои сосновые с небольшой примесью березы, сомкнутость 0.5—0.9, одновозрастные и разновозрастные, с небольшим абсолютным возрастом сосны (до 150 лет). Помимо *Carex lasiocarpa* травяно-кустарничковый ярус образован также *C. acuta*, *C. nigra*, *C. rostrata*, *C. vesicaria*, *C. canescens*, *C. chordorhiza*, *Comarum palustre*, *Naumburgia thyrsoflora*, *Equisetum fluviatile*. На кочках и пристволовых повышениях встречаются лесные и болотные кустарнички.

Тип леса 14. *Pinus sylvestris* — *Calla palustris* — *Sphagnum fallax* (acc. 21). Этот тип также развивается в сильно обводненном экоотопе. Торфа несколько большего богатства, мезотрофные и мезоевтрофные, зольность также около 7 %, но с более высокой степенью разложения (35 %), со средней мощностью 80 см. Бонитет сосны в этой группе экоотопов несколько понижен за счет менее благоприятного водного режима и составляет 3.4—3.7, наиболее низок он в белокрыльниковых сосняках. Древостои сосновые с примесью березы, сомкнутость 0.5—0.8, одновозрастные или разновозрастные, но с небольшим абсолютным возрастом. В травяно-кустарничковом ярусе наряду с господствующим *Calla palustris* встречаются лесные и болотные кустарнички, *Eriophorum vaginatum*, *Carex canescens*, *C. nigra*, иногда единично *C. lasiocarpa* и другие осоки и влаголюбивые травы.

Анализ экоотопов сфагновых сосняков свидетельствует о том, что для них характерно большое разнообразие экоотопических условий. В таких достаточно жестких условиях существования средообразующая роль соснового яруса понижена по сравнению с более сухими местообитаниями, поэтому разнообразие экоотопических параметров в большей степени сказывается на разнообразии нижних ярусов. Следует ожидать, что разнообразие нижних ярусов в большей степени может быть связано с экоотопическими различиями, чем с разными стадиями динамики в пределах одного экоотопы. Дальнейший анализ возрастных рядов в рамках каждого экоотопы позволит подтвердить это положение.

В заключение отметим, что основными экоотопическими признаками, определяющими разнообразие растительности в сфагновых сосняках, являются тип, степень разложения, зольность, кислотность, мощность торфа (показатели богатства), а также вид торфа и степень увлажнения по шкале Раменского (показатели влажности). Разнообразие сообществ сфагновых сосняков в большей степени определяется разнообразием экоотопических условий, чем закономерностями динамики сообществ.

Исследования выполнены при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, программ «Биоразнообразие» и «Университеты России», Центра Нансена и Международной Соросовской программы в области точных наук.

- Абатуров Ю. Д. Коренные темнохвойные леса южной тайги. М., 1988. 220 с.
- Абатуров Ю. Д., Зварыкина К. В., Ильюшенко А. Д. Типы березовых лесов центральной части южной тайги. М., 1982. 156 с.
- Виликайнен М. И., Кучко А. А. К характеристике березовых лесов Северной Карелии // Лесные растительные ресурсы Карелии. Петрозаводск, 1974. С. 17—23.
- Герасименко Г. Г., Ипатов В. С., Салтыковская Т. О. Динамика сфагновых сосняков северо-запада России // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 4. С. 1—15.
- Герасименко Г. Г., Комолова С. А., Прошкина Ю. В. О развитии сосново-еловых лесов Валаамского архипелага // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 8. С. 19—28.
- Дыренков С. А., Адашевская О. Р., Федорчук В. Н. Ельники Вепсовской возвышенности (структура и восстановление) // Сб. науч.-исслед. работ по лесн. хоз-ву. М., 1969. Вып. 12. С. 103—122.
- Дыренков С. А., Федорчук В. Н. Лесная растительность заповедного участка «Вепский лес» (восток Ленинградской области) // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 3. С. 424—431.
- 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., Трофимец В. И. Сухие сосновые леса на песках как один тип леса // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 6. С. 818—830.
- Ипатов В. С., Герасименко Г. Г., Комолова С. А. Новые бонитировочные шкалы оценки жизнестойкости деревьев и древостоев // Вестн. СПбГУ. Сер. 3. 1995. Вып. 4. № 24. С. 42—48.
- Ипатов В. С., 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.
- Коновалов Н. А. Типы леса подмосковных опытных лесничеств Ц.Л.О.С. // Тр. по лесному опытному делу. М.; Л., 1929. Вып. 5.
- Нешатаев В. Ю. Некоторые ассоциации заболоченных сосняков Ленинградской области // Бот. журн. Т. 70. 1985. № 10. С. 1362—1373.
- Ниценко Н. И. Еловые леса Ленинградской области // Вестн. ЛГУ. Сер. 3. Вып. 2. № 9. 1960. С. 5—16.
- Орлов Е. Д. Производительность древостоев Северной Карелии в зависимости от типов местообитания // Болотно-лесные системы Карелии и их динамика. Л., 1980. С. 100—113.
- Орлов Е. Д. Гидрологические зоны болот и их гидроресомелиоративная оценка. Методические указания. Петрозаводск, 1991. 26 с.
- Пьявченко Н. И. Опыт классификации заболоченных лесов // Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М.; Л. 1956. С. 463—481.
- Пьявченко Н. И. Лесное болотоведение. М., 1963. 192 с.
- Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., 1956. 472 с.
- Салтыковская Т. О. К вопросу об отнесении сфагновых сосняков к лесному или болотному типу растительности // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 5. С. 83—88.
- Самбук С. Г. Олиготрофные сфагновые сосновые леса на северо-западе европейской части СССР // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 11. С. 1523—1532.
- Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.
- Ястребов А. Б. Методы изучения мозаичности растительного покрова с применением ЭВМ. Л., 1991. 200 с.
- Angelstam P. Assessment of biodiversity for improved forest planning // Proceedings of the conference on assessment of biodiversity for improved forest planning, 7—11 October 1996, held in Monte Verita, Switzerland. Monte Verita, 1996. P. 301—313.
- Angelstam P. Landscape analysis as a tool for scientific management of biodiversity // Ecological Bulletins. Copenhagen, 1997. Vol. 46. P. 140—170.
- Guillen D. F. Shrub architecture and occupation of space in a Mediterranean sclerophyllous shrubland // J. Veg. Sci. 1994. N 5. P. 497—504.
- Linder P. Stand structure and successional trends in virgin boreal forest reserves in Sweden // Forest Ecology and Management. 1997. Vol. 98. P. 17—33.
- McPherson G. R. Response of annual plants and communities to tilling in a semi-arid temperate savanna // J. Veg. Sci. 1994. N 5. P. 415—420.
- Oreshkin D. G., Skovsgaard J. P., Vanclay J. K. Estimating sapling vitality for Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in Russian Karelia // Forest ecology and management. 1997. Vol. 97. P. 147—153.

Pignatti E., Pignatti S. Centrolepidi-Hydrocotyletea alatae, a new class of ephemeral communities in Western Australia // *J. Veg. Sci.* 1994. N 5. P. 55—62.

Salonen V. Revegetation of harvested peat surfaces in relation to substrate quality // *J. Veg. Sci.* 1994. N 5. P. 403—408.

Санкт-Петербургский государственный университет

Получено 4 XII 1998

SUMMARY

Principal components analysis was used to classify ecotopes of swampy pine forests and to distinguish ecotopical systems of associations. The first factor determining 25 % of total variation is interpreted as soil fertilisation. Peat type, degree of peat decomposition, ash content, pH and negatively correlated with these indications peat thickness have the biggest value of loadings on the 1st factor. The second factor determining 21 % of total variation is interpreted as soil moisture. Moisture degree by Ramenskiji ecological scale and negatively correlated with it peat group have the biggest value of loadings on the 2nd factor. Acidity of illuvial horizon and the horizon laying under peat as well as content of physical clay in these horizons exert less influence on the diversity of vegetation in swampy ecotopes. Based on the results of principle components analysis and taking into consideration dominant and ecologically strike species, structure of communities and quality indexes of the stands, 14 ecotopical systems of associations of swampy pine forests and swampy fir forest bordering the first one were distinguished. Ecotopes of these forest types are united in 5 groups: ecotopes with atmospheric moistening weakly running, ecotopes with presumably atmospheric stagnant moistening, ecotopes with atmospheric—ground moistening, ecotopes with running atmospheric—ground moistening, ecotopes with participation in water—mineral nutrition of ground pressure waters.