УДК 630*182(470.22)+ 581.55 Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 1

© О. В. Смирнова, В. Н. Коротков

СТАРОВОЗРАСТНЫЕ ЛЕСА ПЯОЗЕРСКОГО ЛЕСХОЗА СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ КАРЕЛИИ

O. V. SMIRNOVA, V. N. KOROTKOV. OLDGROWTH FORESTS OF NORTH-WEST KARELIA PJAOZERO FOREST MANAGEMENT UNIT

Представлены результаты геоботанического обследования крупного массива старовозрастных еловых лесов Пяозерского лесхоза (северо-запад Карелии). Предложен перечень признаков наименее нарушенных водораздельных северотаежных лесов в изученном массиве леса.

Ключевые слова: ельники, старовозрастные леса, ненарушенные леса, биоразнообразие, ветровально-почвенный комплекс.

Проблема поддержания высокого биологического разнообразия и устойчивости северотаежных лесов весьма актуальна для Европейской России. Несмотря на наличие большого числа работ по составу и структуре лесов Северной Карелии (Великайнен, 1958; Яковлев, Воронов, 1959; Казимиров, 1971; Юрковская, 1993; Елина и др., 1994), до сих пор не выработаны критерии, по которым можно различать ненарушенные (климаксовые) и малонарушенные леса этого региона. В то же время в лесной экологии выявлены общие признаки ненарушенных (климаксовых) лесов, что нашло отражение в «gap-mosaics concept» и «mosaic-cycle concept of ecosystems». Обзоры этих представлений неоднократно публиковались (Falinski, 1978; Скворцова и др., 1983; The ecology..., 1985; Коротков, 1991; The mosaic-cycle..., 1991; Восточноевропейские..., 1994; Smirnova et al., 1995). Перечисленные в них признаки-маркеры ненарушенных лесов: абсолютная или онтогенетическая разновозрастность популяций деревьев; наличие в пологе леса «окон возобновления» разного возраста, размеров и ориентации; наличие ветровально-почвенных комплексов (ВПК) разного возраста и валежа разных стадий разложения; максимальное видовое богатство и максимальная представленность видов разных эколого-ценотических групп, — могут служить для выявления региональных вариантов таких лесов.

В данной работе были поставлены задачи дать геоботаническую характеристику старовозрастных северотаежных лесов Карелии, определить наличие в них общих признаков ненарушенных лесов и выявить их региональные особенности, а также сравнить эти леса с основными вариантами производных лесов.

Объекты и методы исследований

Исследованиями была охвачена часть труднодоступного массива таежных лесов на северо-западе Карелии (66° 16'—66° 26' с. ш., 30° 17'—30° 33' в. д.) в окрестностях горы Сиэппитунтури. Массив расположен на территории Пяозерского лесхоза, непосредственно примыкающей к северной границе национального парка «Паанаярви». Он относится к северо-западному среднегорному округу северотаежной подзоны (Юрковская, 1993). На его территории, как и в пределах национального парка (Национальный..., 1991; Громцев и др., 1995; Экосистемы..., 1995), представлен один тип северотаежного ландшафта — денудационно-тектонический холмисто-грядовый среднезаболоченный с ярко выраженным преобладанием еловых лесов. Растительный покров обследованной территории помимо еловых лесов включает в себя (в небольшом количестве) пирогенные сосняки на вершинах гряд и мелколиственные леса, окружающие заброшенные поселения, небольшие фрагменты приречных сероольшаников, болота различных типов, горное криволесье и тундроподобные кустарничковые сообщества на вершинах гор Сиэппитунтури (539 м) и Лунас (498 м), а также группировки скальных растений на каменистых россыпях.

При выборе участков для геоботанических описаний были учтены полученные ранее данные о ведущей роли пирогенного фактора в дигрессивных преобразованиях

лесов Карелии (Кулешова и др., 1996). В связи *с* этим особое внимание уделялось старовозрастным лесам на водоразделах, которые 200—300 лет и более не горели. Для сравнения несколько описаний было сделано на молодой гари. Всего выполнено 61 геоботаническое описание, размер учетной площадки 0.04 га. Подразделения на ярусы и балльная оценка покрытия проводились по методике Браун-Бланке[1] (Миркин и др., 1989а). При выделении ярусов использовали принятую в популяционной биологии растений шкалу возрастных (онтогенетических) состояний деревьев (Ценопопуляции..., 1988) и относили к ярусу А все генеративные и сенильные деревья, к ярусу В — имматурные второй подгруппы и виргинильные деревья, а также генеративные и сенильные кустарники, к ярусу С — имматурные первой подгруппы и ювенильные деревья, а также имматурные и ювенильные кустарники. Такой подход позволяет косвенно оценить полночленность онтогенетических спектров ценопопуляций и, следовательно, судить об их устойчивости. При анализе геоботанических описаний использовалась классификация эколого-ценотических групп А. А. Ниценко (1969). Для модельных деревьев оценивались онтогенетическое состояние (Диагнозы и ключи..., 1989) и жизненность (Ценопопуляции растений, 1988), измерялись диаметр на высоте 1.3 м и общая высота, с помощью возрастного бура определялся абсолютный возраст, по пожарным подсушинам оценивалась давность пожаров. С целью определения возраста и размеров радиальных приростов проанализированы 170 кернов. Макроморфологическое строение почв описано по 49 почвенным прикопкам глубиной 60—70 см. Названия почв даны в соответствии с «Классификацией почв России» (1997), учтены данные Р. М. Морозовой (1991) по почвам Карелии. Латинские названия видов приведены по сводке С. К. Черепанова (1995).

Результаты и обсуждение

На основе маршрутного обследования территории в соответствии с доминантной классификацией были выделены следующие типы (в понимании Б. М. Миркина, Г. С. Розенберга, Л. Г. Наумовой (19896)) лесных сообществ: 1 — березняки зеленомошно-лишайниковые (молодая гарь), 2 — сосняки кустарничковые лишайниково-зеленомошные, 3 — ельники с сосной черничные зеленомошные, 4 — ельники черничные зеленомошные (с низкой жизненностью ели), 5 — ельники черничные зеленомошные (с высокой жизненностью ели), 6 — ельники разнотравно-черничные зеленомошные, 7 — ельники высокотравные.

Судя по большому количеству углей, залегающих слоями в подавляющем большинстве почвенных прикопок, пожары в прошлом играли ведущую роль в формировании растительного покрова (можно полагать, что большая часть пожаров имела антропогенное происхождение). Однако в настоящее время участки свежих гарей на обследованной территории встречаются крайне редко.

1. Березняки зеленомошно-лишайниковые (табл. 1) формируются на молодых гарях. Типичная гарь (судя по возрасту подроста, пожар был в 1972 г.) была описана на верхней части гряды и занимала площадь несколько гектар. От первого яруса остались лишь одиночные живые и усыхающие сосны со следами огневых ран. Местами сохранились обожженные пожаром сухостойные и детроломные деревья (ели, сосны и березы), местами встречаются и свежие вывалы и валеж первой стадии разложения (Стороженко, 1990). На гари отмечено возобновление березы и ели, местами осины. В местах с обнаженной каменистой почвой и при наличии семенников возобновляется сосна. Травяно-кустарничковый ярус разрежен, наиболее часто здесь встречаются кустарнички *(Calluna vulgaris, Empetrum hermaphroditum, Vaccinium myrtillus, Vaccinium vitis-idaea)* и некоторые виды трав *(Antennaria dioica, Lerchenfeldia flexuosa, Melampyrum pratense, Solidago virgaurea, Chamaenerion angus-*

[1] Описания синузий мохообразных и лишайников включают лишь наиболее характерные и массовые виды. Полное выявление видового состава этих групп требует специальных дополнительных исследований.

ТАБЛИЦА 1

Геоботаническая характеристика основных типов старовозрастных лесов Пяозерского лесхоза (римские цифры — баллы встречаемости, арабские — средние баллы покрытия по шкале Браун-Бланке)

Тип сообществ	1	2	3	4	5	6	7
Число описаний	4	9	5	8	9	9	9
А. Древесный ярус							
Средняя сомкнутость крон, балл	0.02	0.4	0.3	0.2	0.3	0.3	0.4
Средняя (максим.) высота древесного полога, м		12(19)	15 (22)	13(18)	12 (28)	12 (28)	15 (27)
Средний (максим.) возраст ели, лет		145 (267)	190 (327)	176 (254)	121 (276)	143 (355)	187 (351)
Средний (максим.) возраст сосны, лет		174 (295)	232(583)				
Средний (максим.) диаметр ели, см		19 (38)	24 (33)	22 (32)	39 (60)	32 (61)	28 (55)
Средний (максим.) диаметр сосны, см		28 (53)	40 (68)				
Picea obovata		III +	V.2	V.2	V.2	V.2	V.3
Betula pendula		III.l	III.+	1.1	1.2	II.2	1.2
B. pubescens		III.l	III.l	IV. 1	III.l	IV. 1	IV. 1
Pinus sylvestris	III.l	V.3	V.l	1.4-	1.4-		
Populus tremula		1.1	II I		1.2	1.2	
Salix caprea				1.4-	1.4-	1.4-	
Sorbus aucuparia							1.4-
В. Ярус подроста и подлеска							
Средняя сомкнутость крон, балл	0.4	0.2	0.2	0.1	0.2	0.2	0.2
Picea obovata	V.l	V.l	V.l	V.l	IV. 2	IV.2	IV. 1
Betula pendula	V.2	II 1	II 1	1.1	II 1	II 1	1.2
B. pubescens	IV. 1	III.l	rv.+	V.l	IV.+	IV. 1	III.l
Populus tremula	1.2	1.1	1.4-	III.+	1.4-	1.4-	1.4-
Salix caprea	III +	11.4-	II.4-	II.+	I.+	1.1	1.4-
Pinus sylvestris	III.l	II. 1	II.4-				
Alnus incana					1.4-		1.1
Sorbus aucuparia	I.+	1.4-	III +	V.4-	IV.4-	IV. 1	V.l
Juniperus communis	11	II I	IV. 1	111 +	II.4-	I I	1.1
Salix phylicifolia	1.1			I.+			II 1
Ribes pubescens						I.+	I.+
Padus avium							1.1
Ribes acidum							1.4-
С. Травяно-кустарничковый ярус							
Среднее проективное покрытие, %	50	60	80	75	80	90	90
Picea obovata	III +	1.4-	II.4-	1.4-	II.4-	III.+	III.4-
Betula pubescens	1.4-	1.4-		I.+	II.4-	III.4-	II.+
B. pendula	III.+				1.4-	1.4-	
Populus tremula	1.1	1.4-					I.+
Salix caprea	I.+					1.1	

ТАБЛИЦА 1 *(продолжение)*

Тип сообществ	1	2	3	4	5	6	7
Число описаний	4	9	5	8	9	9	9
Pinus sylvestris	I.+	I.+					
Sorbus aucuparia		I.+	III.+	I.+	II.+	III.l	II.+
Juniperus communis	I.+	I.+	I.+				
Ribes acidum						I.+	II.+
R. pubescens						I.+	I.+
Daphne mezereum							I.+
Salix lapponum	I.+						
Empetrum hermaphroditum	V.l	V.2	V.l	V.2	IV. 1	II 1	1.1
Vaccinium myrtillus	V.2	V.2	V.3	V.4	V.4	V.3	V.2
V. vitis-idaea	V.l	V.2	V.l	V.l	V.l	V.l	IV.+
V. uliginosum	IV. 1	II 1	II.3	IV. 1	I.+		I.+
Ledum palustre	I.+	III.2	III.l	1.1		I.+	
Calluna vulgaris	III.2	1.2	1.1	II 1			
Rubus idaeus						I.+	II 1
Lercherifeldia flexuosa	V.l	IV.+	V.l	V.2	IV. 1	rv.i	IV. +
Melampyrum pratense	IV. +	II 1	V.+	IV. 1	IV. 1	IV. 1	III +
Solidago virgaurea	V.l	I.+	rv.i	IV. +	III.l	IV. 1	IV.2
Carex globularis		I.+	I.+	II.+	1.1	1.1	1.1
Chamaenerion angustifoli-urn	IV. 1	I.+	I.+	I.+	1.1	IV. 1	IV. 1
Geranium sylvaticum	1.3	I.+	1.1	I.+	II 1	IV.2	IV. 3
Luzula pilosa	111.4-	I.+	IV. +	III.+	IV.+	V.l	IV.+
Lycopodium annotinum		I.+	II1	II.+	III.+	V.l	IV. 1
Trientalis europaea	III.+	I.+	I.+	III.+	rv.i	IV. 1	IV. 1
Linnaea borealis		II.+	III +	IV. +	V.l	V.l	rv.i
Chamaepericlymenum sue-cicum				III +	III.+	III.l	IV. 1
Gymnocarpium dryopteris			II.+		111	V.3	V.2
Listera cordata			II.+	I.+	II.+	II.+	IV.+
Orthilia secunda			nil	II.+	I.+	IV. 1	IV. 1
Rubus chamaemorus			I.+	1.1		1.1	II1
Diphasiastrum complana-turn		I.+	1.1	III.+	1.1	I.+	
Equisetum sylvaticum				1.1		1.2	III.l
Maianthemum bifolium	I.+				II1	V.l	V.l
Calamagrostis phragmitoi-des			I.+			II 1	rv.i
Cirsium heterophyllum	I.+					1.1	II1
Hieracium diaphanoides	I.+				I.+	III.+	III.+
Melica nutans	1.1	I.+				II.+	IV. 1
Rubus arcticus					I.+	III.l	II1
Angelica sylvestris	I.+					I.+	I.+
Carex loliacea						I.+	III.+
C. vaginata						1.1	II1
Dactylorhiza maculata				1.+		I.+	
Gnaphalium norvegicum	I.+				I.+	I.+	
Molinia caurulea		1.1					1.1
Pyrola minor					I.+	I.+	II.+
Rubus saxatilis	III +					III.l	III 1
Anthoxanthum odoratum						I.+	II1
Calamagrostis lapponica	1.1				I.+		

ТАБЛИЦА 1 *(продолжение)*

Тип сообществ	1	2	3	4	5	6	7
Число описаний	4	9	5	8	9	9	9
Caltha palustris						I.+	II.+
Carex elongata			I.+				
Cicerbita alpina						1.1	IV.2
Corallorhiza triflda							I.+
Crepis paludosa						I.+	II 1
Diplazium sibiricum						1.2	1.1
Dryopteris assimilis						I.+	П.2
Elymus caninus						I.+	1.1
Equisetum palustre						I.+	
E. pratense						II.1	II 1
Eriophorum vaginatum						I.+	
Filipendula ulmaria						I.+	III.l
Geum rivale						I.+	III.l
Melampyrum sylvaticum			1.1	I.+			
Milium effusum						II 1	IV. 1
Moneses uniflora						I.+	III +
Paris quadrifolia						I.+	1.1
Phegopteris connectilis						II.2	IV.2
Pyrola rotundifolia						I.+	I.+
Ranunculus lapponicus						1.1	
Taraxacum officinale						II.+	III.+
Actaea erythrocarpa							1.2
Alchemilla glomerulans							I.+
Antennaria dioica	III.l						
Carex brunnescens					I.+		
C. media							I.+
Coeloglossum viride						I.+	
Athyrium fllix-femina							III.l
Comarum palustre						I.+	
Dryopteris carthusiana							I.+
D. filix-mas							I.+
Epilobium sp.							I.+
Festuca rubra			I.+				
Fragaria vesca							I.+
Galium triflorum							I.+
Goodyera repens			I.+			I.+	
Hieracium sagittatum							I.+
Lycopodium clavatum	1.+						
Phalaroides arundinacea							1.2
Poa nemoralis							I.+
Ranunculus auricomus							I.+
R. glabriusculus							1.1
Saxifraga nivalis		I.+					
Vicia sylvatica							I.+
Viola epipsila							II.+
V. selkirkii							I.+
Д. Мохово-лишайниковый ярус							
Среднее проективное покрытие, %	70	90	90	90	90	60	50
Dicranum scoparium	III.l	IV. 1	IV. 1	IV.2	V.l	IV. 1	IV. 1
Pleurozium schreberi	V.2	V.3	V.2	V.3	V.3	V.2	V.l
Hylocomium splendens	III.2	IV.2	V.3	V.2	V.3	V.3	IV.2
Polytrichum commune	III.2	I.+	IV. 1	IV. 1	IV. 1	IV. 1	III.l
Pt Hi urn crista-castrensis		II.2	III 1	1.2	II 1	II 1	II 1

ТАБЛИЦА 1 *(продолжение)*

Тип сообществ	1	2	3	4	5	6	7
Число описаний	4	9	5	8	9	9	9
Sphagnum girgensohnii		I.+		1.2	II 1	11.2	III.2
Polytrichum juniperinum	IV.2	I.+		II +	1.1	II.+	
Sphagnum rubellum	1.1			I.+			1.1
Hepaticae spp.					I 1	I.+	1.1
Rhizomnium sp.						1.1	III.2
Polytrichum strictum						1.1	
Sphagnum sp.					I.+		1.2
Aulacomnium palustre	I.+					1.1	
Dicranum majus				1.1	1.1		
Marchantia polymorpha							II.+
Polytrichum piliferum	1.1					I.+	
Rhytidiadelphus subpinnatus						1.1	II.2
Sphagnum nemoreum				1.1			
Arctoa fulvella		1.1					
Dicranum spadiceum		1.1					
Funaria hydrometrica	1.1						
Nephroma arcticum	III.l	III.l	V.+	1.1	1.1	1.2	I.+
Cladonia arbuscula subsp. *mitis*	III.l	IV. 1	I1I.+	iv.i	II.+	II.+	I.+
C. rangiferina	IV. 1	V.l	IV. +	IV. 1	III.+	II 1	I.+
C. stellaris	I.+	IV. 1	I.+	III.l	1.1	1.1	
C. pleurota	IV. 1	II +	I.+	I.+	I.+	I.+	
C. amaurocrea	IV.2	II.+		III +	I.+	II.+	I.+
Peltigera aphthosa		I.+	I.+	1.1	I.+	II 1	I.+
Cetraria islandica	III.l	1.1		1.1	I.+		
Cladonia fimbriata	1.1	I.+		I +	I.+	I.+	
C. phyllophora	IV.2	I.+		I.+		I.+	
C. crispata	1.1	I.+		I.+			
C. cenotea				I.+	I.+		
C. gracilis				II.+	I.+		
C. uncialis		II.+		I.+			
C. bellidiflora		I.+					
C. coccifera	I.+						
C. digitata				I.+			
Cladonia spp.	I.+						

Примечание к табл 1—5. Типы сообществ: 1 — березняки зеленомошно-лишайниковые (молодая гарь), 2 — сосняки кустарничковые лишайниково-зеленомошные, 3 — ельники с сосной черничные зеленомошные, 4 — ельники черничные зеленомошные (с низкой жизненностью ели), 5 — ельники черничные зеленомошные (с высокой жизненностью ели), 6 — ельники разнотравно-черничные зеленомошные, 7 — ельники высокотравные

tifolium). Проективное покрытие видов невысоко. Эколого-ценотический анализ показывает абсолютное преобладание бореальных и незначительное участие боровых и опушечных видов (табл. 2). В мохово-лишайниковом ярусе преобладают характерные для гарей лишайники *(Cladonia amaurocrea, C. phyllophora, C. pleurota, C. rangiferina, Cetraria islandica)* и мхи *(Polytrichum juniperinum),* кроме того, обычные для ельников-зеленомошников мхи *(Pleurozium schreberi, Hylocomium splendens).* Почвы представлены иллювиально-железистыми подзолами (мощность горизонтов: A_o — 2—3 см, A_2 — 2—5 см, общая мощность почвенной толщи 9—13 см, ниже —

ТАБЛИЦА 2

Число видов разных эколого-ценотических групп в травяно-кустарничковом ярусе старовозрастных лесов

Эколого-ценотические группы	Тип сообществ						
	1	2	3	4	5	6	7
Бореальная	8	11	16	14	19	24	26
Неморальная	1	1				4	6
Нитрофильная						6	9
Опушечная	4	2	3	3	3	8	12
Высокотравная	3	1	2	1	1	8	10
Боровая	5	2	2	2	2	1	1
Болотная	2	3	3	4	1	6	3
Общее число видов	23	20	26	24	26	57	67

крупнозем). В горизонте A_2 — слои пластинчатых углей. Размеры углей составляют от нескольких мм до 1—2 см и более.

2. Сосняки кустарничковые лишайниково-зеленомошные, как правило, приурочены к вершинам или верхним частям каменистых склонов грив и холмов. Для яруса А характерно преобладание крупных сосен (максимальный диаметр 53 см), часто имеющих сильно заросшие пожарные подсушины в основании стволов. Средний возраст сосен в ярусе А — 174, максимальный — 295 лет. На 3 описанных площадках доминирование сосны, вероятно, связано с проведением лесокультурных работ и уходом за культурами, о чем свидетельствуют размещение деревьев рядами и колебание возраста в пределах одного 10-летнего класса. На всех площадках имеются единичные валежины первой стадии разложения, ВПК нет. Ярус В представлен березой, осиной, елью и сосной в равном соотношении (табл. 1). Участие в ярусе В молодого поколения сосны связано с пожарами. Пожарные нарушения датировались по возрасту пожарных подсушин сосны, которые были хорошо заметны на самых старых деревьях и имели возраст 110—170 лет. В кустарничковой синузии примерно в равной доле принимают участие *Calluna vulgaris, Ledum palustre, Empetrum hermaphroditum, Vaccinium myrtillus, Vaccinium vitis-idaea* (табл. 1). Травяной покров имеет низкое проективное покрытие и включает в себя небольшое число видов, преимущественно бореальных (табл. 1, 2, 3). Мохово-лишайниковый ярус имеет высокое проективное покрытие: доминируют зеленые мхи *(Pleurozium schreberi, Hylocomium splendens, Ptilium crista-castrensis)* при значительном участии лишайников *(Cladonia rangiferina, C. arbuscula* subsp. *mitis, C. stellaris, Cetraria islandica. Nephroma arcticum).* Почвы, как и в предыдущей группе сообществ, — подзолы иллювиально-железистые с включениями углей в подзолистом горизонте. Здесь существенно больше мощность подстилки (A_0) — 7—12 см, немного больше (2—8 см) мощность горизонта A_2, общая мощность почвенной толщи до крупнозема 14—30 см.

Основную долю растительного покрова в исследованном массиве на верхних, средних и изредка нижних частях холмов и гряд составляют ельники с сосной черничные зеленомошные (с участием березы и осины) и ельники черничные зеленомошные, характеризующиеся невысоким флористическим разнообразием (группы сообществ 3—5; табл. 1, 2, 3) и наиболее высокими значениями коэффициентов сходства (табл. 4). Судя по постоянному присутствию углей в почвах и наличию единичных старых сосен или валежин сосны, в данном массиве ельники сменили послепожарные сосняки в ходе восстановительных сукцессий.

3. Ельники с сосной черничные зеленомошные занимают, как правило, средние позиции на склонах. Здесь, по-видимому, дольше, чем в сосняках кустарничковых лишайниково-зеленомошных, не было пожаров. Средний возраст единичных еще

ТАБЛИЦА 3

Показатели альфа-разнообразия старовозрастных лесов
(среднее число видов растений на 400 м^2, в скобках — суммарное число видов, встреченное во всех описаниях данного типа)

Ярусы	Синузии	Тип сообществ						
		1	2	3	4	5	6	7
Ярус А	Деревья	1(1)	3(5)	4(5)	2(5)	2(6)	3(5)	2(4)
Ярус В	В том числе:	5(9)	4(8)	5(8)	5(8)	4(8)	4(8)	4(12)
	деревья	4(6)	3(6)	3(6)	3(5)	2(6)	3(5)	2(6)
	кустарники	1 О)	1 (2)	1 (2)	2(3)	1 (2)	1 (3)	2(6)
Ярус С	В том числе:	15(31)	8(26)	14 (29)	13 (27)	14 (30)	25 (63)	33 (74)
	деревья	2(6)	1 (4)	0(1)	0(2)	1 (3)	1 (4)	К3)
	кустарники	1 (2)	0(2)	1 (2)	0(1)	0(1)	К3)	1 (4)
	кустарнички	5(6)	4(6)	4(6)	4(6)	3(4)	3(5)	3(5)
	травы	8(17)	3(14)	8 (20)	8(18)	9(22)	20 (52)	29 (62)
Ярус D	В том числе:	10(21)	9(22)	7(11)	10 (25)	7(21)	8 (22)	7(17)
	мохообразные	4(9)	4(9)	4(5)	5(10)	5(10)	5(13)	6(12)
	лишайники	6(12)	5(13)	3(6)	5(15)	2(11)	2(9)	1(5)
Всего видов		27 (53)	21 (50)	25 (45)	27 (57)	24 (55)	35 (86)	43 (96)

сохранившихся сосен равен 232, а максимальный — 583 годам; возраст пожарных подсушин 170—330 лет. В ярусе А ельников с сосной черничных зеленомошных господствует ель, но ее средний и максимальный возраст существенно меньше, чем у сосны (табл. 1). Подрост составляют ель и береза с небольшим участием осины, ивы козьей и сосны. Здесь в небольшом количестве встречаются валежины первой и второй стадий разложения и единичные ВПК. Число бореальных видов в травяно-кустарничковом ярусе в этой группе сообществ больше, чем в предыдущей, а доминирующие позиции занимает *Vaccinium myrtillus* (табл. 2). В ярусе D господствуют *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*, покрытие лишайников низкое. Почвы — подзолы иллювиально-железистые, по мощности горизонтов практически не отличающиеся от таковых в сообществах предыдущей группы.

4—5. Ельники черничные зеленомошные с низкой (4-я группа сообществ) и высокой (5-я группа) жизненностью ели отличаются от предыдущих абсолютным преобладанием в ярусе А ели и небольшой примесью березы и осины. Сосна в ярусе А имеет минимальные встречаемость и покрытие. Средний и максимальный возраст ели в сообществах этой группы меньше, чем в предыдущей (табл. 1). Исходя из сведений о низкой устойчивости ели к пожарам (Горшенин и др., 1981) и полного отсутствия огневых ран у деревьев в рассматриваемых группах сообществ, можно полагать, что существующее поколение ели не испытывало воздействия пожаров, хотя в отдаленном прошлом пожары непременно были, о чем можно судить по слоям углей в горизонте почв A_2. Флорически и эколого-ценотически эти ельники слабо отличаются (табл. 2—4). Различия проявляются в том, что для сообществ 4-й группы характерна минимальная (среди всех исследованных групп сообществ, кроме сосняков лишайниково-зеленомошных) сомкнутость крон. Кроме того, в ярусе А сообществ 4-й и 5-й групп существенно различаются диаметры и максимальные высоты елей, имеющих близкий средний и максимальный возраст (табл. 1).

В сообществах, где ель имеет низкую жизненность, ее онтогенез завершается, как правило, ветроломом. При этом не происходит педотурбаций и образования ВПК. Господствующая здесь черника достаточно быстро покрывает упавшие стволы деревь-

ТАБЛИЦА 4

Коэффициенты сходства (по Жаккару) типов старовозрастных лесов северной Карелии

Тип сообществ	2	3	4	5	6	7
1	, 0.5	0.4	0.5	0.4	0.4	0.3
2		0.6	0.7	0.6	0.4	0.3
3			0.6	0.6	0.4	0.3
4				0.7	0.5	0.4
5					0.5	0.4
6						0.6

ев, что сильно затрудняет возобновление ели, и в таких сообществах почти полностью отсутствует еловый подрост. Напротив, в сообществах, где ель характеризуется высокой жизненностью, помимо ветроломов встречаются и ВПК, а также валеж первой и второй стадий разложения. В этих условиях на обнаженном субстрате появляется подрост берез и осины, а на валеже второй стадии разложения — подрост ели.

Рассматриваемые ельники несколько отличаются и положением на рельефе. Ельники черничные зеленомошные с низкой жизненностью ели чаще встречаются на плато, верхних и средних частях склонов, с высокой жизненностью ели — на средних и нижних частях склонов.

В напочвенном покрове сообществ обеих групп явно доминируют черника и зеленые мхи *(Pleurozium schreberi, Hylocomium splendens, Ptilium crista-castrensis),* участие сфагновых мхов небольшое; одновременно сохраняется достаточно высокое видовое разнообразие лишайниковой синузии.

Почвы сообществ 4-й группы — иллювиально-гумусово-железистые подзолы (A_o — 9—15 см, A_2 — 10—15 см) с общей мощностью почвенной толщи до 55 см. Почвы сообществ 5-й группы — дерново-подзолистые иллювиально-железистые. В отличие от почв в предыдущих сообществах здесь имеется светлогумусовый горизонт А! мощностью от 2 до 10 см, мощность подстилки (A_o) — 5—10 см, общая мощность почвенной толщи до 70 см.

Для сообществ 2—5-й групп характерно формирование достаточно мощного слоя подстилки, обладающего хорошими теплоизолирующими свойствами, что, вероятно, приводит к ухудшению условий роста деревьев в ходе сукцессии. Об этом свидетельствуют значительно меньшие значения среднего прироста ели в сообществах 2—5-й групп, чем в сообществах разнотравно-черничных и высокотравных ельников (группы 6—7) (табл. 5).

ТАБЛИЦА 5

Средний прирост (мм) по диаметру ели (на основе анализа возрастных кернов)

Класс возраста, лет	Тип сообществ	
	2-5	6, 7
101-150	0.67 ± 0.07	0.90 ± 0.08
151-200	0.75 ± 0.08	0.87 ± 0.06
201-250	0.66 ± 0.08	0.83 ± 0.05
251-300	0.48 ± 0.03	0.59 ± 0.05
301-350	—	0.51 ±0.04

В отличие от сообществ трех предыдущих групп сообщества 6-й и 7-й групп имеют крайне ограниченное распространение. Однако они представляются наиболее интересными с научной и природоохранной точек зрения.

6. Ельники разнотравно-черничные зеленомошные, как и сообщества 5-й группы, приурочены к средним и нижним частям склонов. В ярусе А ельников разнотравно-черничных полностью отсутствует сосна, выше встречаемость берез, больше средний и максимальный возраст ели (табл. 1).

Наиболее четкий отличительный признак сообществ этой группы — переход черники из абсолютных доминантов травяно-кустарничкового яруса в содоминанты. Помимо черники содоминантами этого яруса выступают *Gymnocarpium dryopteris, Geranium sylvaticum, Maianthemum bifolium, Chamaepericlymenum suecicum.* Одновременно в травяно-кустарничковом ярусе значительно увеличивается число видов нитрофильной, опушечной и высокотравной эколого-ценотических групп (в понимании А. А. Ниценко, 1969), появляются неморальные виды (табл. 2); возрастает альфа-разнообразие и суммарное число видов трав, отмеченных на площадках (табл. 3). Такие значительные изменения в травяно-кустарничковом ярусе связаны с увеличением разнообразия микроместообитаний, представленных валежом всех трех стадий разложения, ямами и буграми ВПК. В мохово-лишайниковом ярусе доминирующие позиции занимают *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens* с участием *Polytrichum commune.* Участие лишайников крайне незначительно.

Почвы сообществ 6-й группы — дерново-подзолистые иллювиально-железистые. Мощность светлогумусового горизонта здесь выше, чем в сообществах пятой группы, — до 40 см. При этом общая мощность почвенной толщи также не превышает 70 см. В прикопках встречены дождевые черви. Единичные угли найдены лишь в отдельных прикопках в горизонте A_2.

7. Ельники высокотравные. Они приурочены, как правило, к средним и нижним частям склонов, дренированным ложбинам стока, крутым каменистым склонам и другим участкам, где вероятность распространения пожара крайне низка. Площадь таких участков обычно мала и составляет от десятых долей гектара до 1 га.

Физиономически ельники высокотравные четко отличаются от сообществ всех предыдущих групп. Облик высокотравных ельников определяется доминированием в живом напочвенном покрове папоротников *(Gymnocarpium dryopteris, Phegopteris connectilis, Diplazium sibiricum, Dryopteris assimilis* и др.), а также заметным участием высокотравья *(C ice г bit a alpina, Angelica sylvestris, Cirsium heterophyllum, Calamagrostis phragmitoides, Chamaenerion angustifolium, Geranium sylvaticum)* (табл. 1).

Сомкнутость крон здесь выше, чем в остальных ельниках. При этом достаточно хорошо выражена мозаичность. Крупные окна, возникшие на месте групповых вывалов деревьев с большим количеством валежа всех стадий разложения и крупными ВПК чередуются с сомкнутыми биогруппами молодых и взрослых елей. Помимо ели значительную долю в древесном ярусе составляет береза. Возобновление берез приурочено к обнаженному субстрату ВПК, а ели — к валежу второй и третьей стадий разложения в окнах распада старых деревьев. В сообществах этой группы зафиксированы максимальные альфа-разнообразие и суммарное число видов, встреченных в описаниях, наибольшее разнообразие эколого-ценотических групп (табл. 2, 3). Интересным во флористическом отношении фактом является максимальное среди всех исследованных групп сообществ участие неморального (в понимании А. А. Ниценко, 1969) комплекса видов *(Milium effusum, Dryopteris filix-mas, Paris quadrifolia, Elymus caninus, Melica nutans* и др.) в травяно-кустарничковом ярусе. В то же время кустарнички и зеленые мхи, которые доминируют в ельниках чернично-зеленомошных (типы 3—5), занимают здесь подчиненные позиции и приурочены обычно к буграм ВПК. В западинах вывалов доминируют мхи родов *Sphagnum* и *Rhizomnium*, а также печеночники (табл. 1). Участие лишайников крайне незначительно, они растут лишь на комлевых частях вывалов.

Почва имеет слабо дифференцированный профиль, который состоит из подстилки мощностью до 6 см, темного аккумулятивно-гумусового горизонта мелкокомковатой

структуры мощностью до 56 см и метаморфического горизонта $B_т$ мощностью до 20 см. В прикопках встречены дождевые черви. Угли в почвенном профиле не найдены. Данные почвы отнесены нами к типу буроземы, подтипу буроземы типичные. Эти почвы, относящиеся к отделу метаморфических, значительно отличаются от всех описанных выше почв, относящихся к отделу альфегумусовых (Классификация..., 1997). Поскольку эти почвы найдены под разновозрастными лесами, отличающимися значительным структурным и видовым разнообразием и, вероятно, не горевшими по крайней мере на протяжении жизни нескольких поколений, можно предположить, что в доисторическое время они были распространены значительно шире.

Флорически сходные с ельниками высокотравные сообщества описаны в национальном парке Паанаярви (Национальный..., 1991; Елина и др., 1994) и в «Костомукшском» заповеднике (Кулешова и др., 1996). Однако там они расположены в гидроморфных местообитаниях: вдоль ручьев, речек и в местах выклинивания грунтовых вод. Особенностью же рассматриваемых сообществ является их расположение в автоморфных местообитаниях, на средних частях склонов, в непосредственной близости с ельниками разнотравно-черничными и чернично-зеленомошными, но в связи с особенностями рельефа ельники высокотравные не были пройдены верховыми пожарами.

Заключение

Проведенные исследования позволили составить перечень признаков наименее нарушенных водораздельных северотаежных лесов в изученном массиве леса: 1) доминирование во всех ярусах ели и содоминирование мелколиственных видов (берез, осины, ивы козьей); 2) возобновление ели по валежу второй и третьей стадий разложения, мелколиственных видов на буграх ветровально-почвенных комплексов; 3) максимально возможное видовое богатство и одновременное присутствие в травяном покрове видов разных эколого-ценотических групп: неморальной, бореальной, боровой, нитрофильной и высокотравной; 4) доминирование в травяном покрове высокотравных видов; 5) наличие бурых лесных почв. Перечисленные признаки особенно ярко проявляются в высокотравных ельниках, сохранившихся на участках не прейденных пожарами.

Основная часть лесов обследованной территории развивалась под влиянием пожаров. В настоящее время на большей части территории сформировалось первое или второе после верховых пожаров поколение древесных видов, среди которых абсолютное господство получила ель. Ельники чернично-зеленомошные (с низкой жизненностью ели) (тип 4) представляют собой стадию регрессивной сукцессии, отличающуюся низким флористическим разнообразием и неблагоприятными условиями для возобновления ели. Ельники разнотравно-черничные зеленомошные (тип 5) и отчасти ельники черничные зеленомошные (с высокой жизненностью ели), где есть возобновление ели и мелколиственных видов, представляют собой стадии прогрессивной сукцессии, где увеличивается видовое и структурное разнообразие сообществ.

Авторы выражают благодарность директору Центра охраны дикой природы СоЭС (г. Москва) Д. Е. Аксенову за организацию экспедиции.

Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ (проект № 98-04-48846, проект «Школа Исаева») и гранта EU-INTAS-97-30255.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Великайнен М. И. Еловые леса Карело-Финской ССР и характеристика их флористического состава. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 1958. 22 с.

Восточноевропейские широколиственные леса / Под ред. О. В. Смирновой. М., 1994. 364 с.

Горшенин Н. М., Диченков Н. А., *Швиденко А. И.* Лесная пирология. Львов, 1981. 160 с.

Громцев А. Н., Колымцев В. А., Шелехов А. М. Ландшафтные особенности и рекреационная оценка экосистем Паанаярвского национального парка // Природа и экосистемы Паанаярвского национального парка. Петрозаводск, 1995. 172 с.

Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники. Методические разработки. М., 1989. 104 с.

Елина Г. А., *Кузнецов О. Л., Девятова Э. И. и др.* Современная и голоценовая растительность национального парка Паанаярви (северо-западная Карелия) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 4. С. 13—31.

Казимиров Н. И. Ельники Карелии. Л., 1971. 139 с.

Классификация почв России. М., 1997. 236 с.

Коротков В. Н. Новая парадигма в лесной экологии // Биол. науки. 1991. № 8. С. 7—20.

Кулешова Л. В., Коротков В. Н., Потапова Н. А. и др. Комплексный анализ послепожарных сукцессий в лесах Костомукшского заповедника (Карелия) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1996. Т. 101. Вып. 4. С. 3—15.

Миркин Б. М., Наумова Л. Г., Соломещ А. И. Методические указания для практикума по классификации растительности методом Браун-Бланке. Уфа, 1989а, 37 с.

Миркин Б. М., Розенберг Г. С., Наумова Л. Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М., 19896. 223 с.

Морозова Р. М. Лесные почвы Карелии. Л., 1991. 184 с.

Национальный парк Паанаярви. Петрозаводск, 1991. 56 с.

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

Скворцова Е. Б., Уланова Н. Г., Басевич В. Ф. Экологическая роль ветровалов. М., 1983. 192 с.

Стороженко В. Г. Датировка разложения валежа ели *И* Экология. 1990. № 6. С. 66—69.

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М., 1988. 183 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Экосистемы ландшафтов северо-запада северной тайги (структура и динамика). Петрозаводск, 1995. 194 с.

Юрковская Т. К. Растительный покров Карелии *И* Растительный мир Карелии и проблемы его охраны. Петрозаводск, 1993. С. 8—36.

Яковлев Ф. С., Воронова В. С. Типы лесов Карелии и их природное районирование. Петрозаводск. 1959. 190 с.

Falinski J. B. Uprooted trees, their distribution and influence on primeval forest biotope // Vegetatio. 1986. Vol. 68. N 2. P. 109—114.

Smirnova O. V., Popadyuk R. V., Evstigneev O. O. et al. Current state of coniferous-broad-leaved forests in Russia and Ukraine: historical development, biodiversity, dynamics. Pushchino, 1995. 77 p.

The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Orlando etc., 1985. P. 235—252.

The mosaic-cycle concept of ecosystem / Ed. by H. Remmert. Berlin; Heidelberg; New York, 1991. 168 p.

Центр по проблемам экологии
и продуктивности лесов РАН
Москва
E-mail: smimova@cepl.rssi.ru
Всероссийский научно-исследовательский
и информационный центр
по лесным ресурсам
Москва
E-mail: aricfr@aha.ru

Получено 23 VI 1998

SUMMARY

The basic forest communities are revealed on the territory of large forest tract growing in vicinities of Sieppitunturi mountain (Pjaozero forest management unit, northern Karelia). Postfire fruticulose spruce and pine-spruce communities with *Hylocomium, Pleurozium, Dicranum* predominate in the area. Their floristic diversity is low. Spruce forests with nemoral and tall grasses are the least affected by fire and they have maximum biodiversity. Grass spruce communities should be considered as the best candidates to be included into protected natural territories.