

УДК 574.4

МИКРОМОЗАИЧНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ И ФИТОМАССА НАПОЧВЕННОГО ПОКРОВА В ОСНОВНЫХ ТИПАХ ТЕМНОХВОЙНЫХ ЛЕСОВ ПЕЧОРО-ИЛЫЧСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

© 2013 г. Д. Л. Луговая, О. В. Смирнова, М. В. Запрудина, А. А. Алейников, В. Э. Смирнов

Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН

117997 Москва, ул. Профсоюзная, 84/32

E-mail: ovsinfo@gmail.com

Поступила в редакцию 25.04.2011 г.

Представлены результаты исследований микромозаичной организации сообществ темнохвойных лесов Печоро-Ильчского заповедника: кустарничково-зеленомошной, бореально-мелкотравно-зеленомошной, крупнопоротниковой и бореально-высокотравной подсеций. Разработана типологическая схема микросайтов и проведена оценка альфа-разнообразия микросайтов разных типов; выделены доминантные и высококонстантные виды; вычислена доля, занимаемая микросайтами разных типов на пробных площадях в исследованных лесах; определены надземная и подземная фитомассы каждого вида сосудистых растений, доминирующих видов мхов и моховой синузии в целом на микросайтах разных типов.

Ключевые слова: темнохвойные среднетаежные леса, микромозаичная организация, микросайты, растительные группировки, видовое и структурное разнообразие, надземная и подземная фитомасса.

DOI: 10.7868/S0367059713010083

Детальное изучение микромозаичной организации старовозрастных лесов, сохранившихся в рефугиумах, представляет собой необходимую основу для модельной реконструкции восстановленного покрова таежных лесов и познания принципов их функционирования.

Цель настоящей работы – анализ микромозаичной организации травяно-кустарничкового и мохового покровов темнохвойных лесов Печоро-Ильчского заповедника, оценка ее вклада в поддержание биологического разнообразия.

Для достижения поставленной цели необходимо, во-первых, охарактеризовать видовое разнообразие и фитомассу микросайтов разных типов в сообществах кустарничково-зеленомошной, бореально-мелкотравно-зеленомошной, крупнопоротниковой и бореально-высокотравной подсеций, во-вторых, оценить вклад микросайтов разных типов в фитомассу и видовое разнообразие травяно-кустарничкового и мохового покрова исследованных сообществ.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования были проведены в 2007–2010 гг. в темнохвойных лесах Печоро-Ильчского заповедника в нижнем течении р. Б. Порожня (при-

ток р. Печоры). Древесный ярус в исследуемых сообществах образован елью сибирской (*Picea obovata* Ledeb.), пихтой сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.), сосной сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour or (Loudon) Mayr) и березой пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.) в разных соотношениях (Корчагин, 1940; Флора и растительность..., 1997).

Анализ геоботанических описаний и почвенных разрезов (Бовкунов и др., 2010; Смирнов, Браславская, 2010) позволил выявить наиболее распространенные на автоморфных позициях сообщества темнохвойных лесов исследуемой территории и почвенные разности. В соответствии с доминантно-эколого-ценотической классификацией, разработанной Л.Б. Заугольной (<http://mfd.cepl.rssi.ru/flora>), они отнесены к 4 подсециям среднетаежных лесов: кустарничково-зеленомошной, бореально-мелкотравно-зеленомошной, крупнопоротниковой и бореально-высокотравной.

Для характеристики сообществ каждой подсеции были заложены пробные площади (ПП) размером по 0.25 га. На каждой ПП выполнены геоботанические описания, сделаны почвенные разрезы, проведен сплошной пересчет деревьев с диаметром ствола более 6 см, определен вид дерева, диаметр на высоте 1.3 м, высота, диаметр кро-

Таблица 1. Общая характеристика пробных площадей (ПП)

№ ПП	Подсекция	Состав	Вид	Число деревьев, экз/га		Сумма площадей поперечного сечения, м ² /га	Максимальный возраст, лет
				всего	обследованных		
1	Кустарничково-зеленомошная	6.5Е 1.8П 1.3Б 0.4К	Е	412	103	15.79	235
			П	276	69	4.49	185
			К	24	6	0.89	164
			Б	180	45	3.24	–
			Итого	892	223	24.41	
2	Бореально-мелкотравно-зеленомошная	5.1Е 3.2П 1.0Б 0.7К	Е	220	55	8.45	212
			П	300	75	5.33	154
			К	16	4	1.21	232
			Б	224	56	1.59	–
			Итого	760	190	16.58	
3	Крупнопоротниковая	6.4П 3.1Е 0.4Б 0.1К	Е	216	54	5.57	258
			П	680	170	11.40	220
			К	172	43	0.11	180
			Б	72	18	0.74	–
			Итого	984	246	17.82	
4	Бореально-высокотравная	4.9П 4.1Е 0.9Б	Е	176	44	6.98	229
			П	292	73	5.81	165
			Б	44	11	1.31	125
			Итого	512	128	14.11	

Примечание. Вид: Е – ель сибирская, П – пихта сибирская, К – кедр (сосна сибирская), Б – береза пушистая. Возраст кедра определить полностью не удалось, так как все деревья поражены сердцевинной гнилью. Приведен возраст до начала гнили.

ны и календарный возраст возрастным буравом. Обследовано более 800 деревьев (табл. 1).

Выделено 13 типов микросайтов, формирующихся в процессе жизни и смерти деревьев (табл. 2). На каждой ПП измерены размеры каждого микросайта и рассчитаны суммарные площади, занимаемые микросайтами каждого типа. Микросайты подкروновых участков и пристволовых повышений выделены под кронами и в основании стволов генеративных особей ели, пихты и кедра, межкروновые – на относительно выровненных участках между кронами деревьев.

Выделено по три стадии преобразования ям и бугров ветровально-почвенных комплексов – ВПК (Скворцова и др., 1983; Васнев, Таргульян, 1995) и четыре стадии зарастания и разложения валежин (Стороженко, 1994; Спиринов, Широков, 2002). Описано 850 микрогруппировок растений, обитающих на микросайтах разных типов, размер площадок – 0.5 × 0.5 м. На каждой площадке составлен полный флористический список с указанием баллов обилия-покрытия по шкале Браун-Бланке (Оценка и сохранение..., 2000). Латинские названия сосудистых растений приведены по С.К. Черепанову (1995), мхов – по М.С. Игнатову и Е.А. Игнатовой (2003, 2004).

При анализе структуры микрогруппировок использована классификация эколого-ценотических групп (<http://mfd.cepl.rssi.ru/flora>). В исследованных лесах выделены шесть основных эколого-ценотических групп (ЭЦГ), виды которых преобладают в травяно-кустарничковом ярусе, причем четыре из них входят в бореальный тип: Br_dw (Boreal dwarfs) – бореальные и боровые кустарнички, Br_sh (Boreal small herbs) – бореальные мелкие и средние травы, Br_TH (Boreal tall herbs) – бореальные крупные травы, Br_TFr (Boreal tall ferns) – бореальные крупные папоротники, Nm (Nemoral herbs) – неморальные травы, Nt (Nitrophilous herbs) – нитрофильные травы. В результате обработки описаний определено общее число видов сосудистых растений (видовое богатство), их среднее число на 0.25 м² (видовая насыщенность) и встречаемость каждого вида (Оценка и сохранение..., 2000). Составлены списки высококонстантных видов сосудистых растений (IV и V классов постоянства) микросайтов разных типов. Принято пять классов с диапазоном в одном классе 20%.

Для определения надземной и подземной фитомассы сосудистых растений травяно-кустарничкового яруса и мхов в соответствии с обще-

Таблица 2. Альфа-разнообразие сосудистых растений на микросайтах разных типов в сообществах разных подсекций

Микросайты		№ ПП							
		1	2	3	4	1	2	3	4
		Видовое богатство				Видовая насыщенность			
Пристволовые повышения (ПР)		17	23	17	23	5	6	6	8
Подкроновые участки (ПК)		22	21	18	48	7	8	7	14
Межкроновые участки (МК)		24	26	21	54	6	9	8	15
Яма	1-я стадия				38				10
	2-я стадия				50				11
	3-я стадия				40				12
Бугор	1-я стадия				32				7
	2-я стадия				39				8
	3-я стадия				36				9
Валежина	1-я стадия	6	9	8	8	3	4	4	3
	2-я стадия	19	21	16	22	5	5	5	5
	3-я стадия				35				8
	4-я стадия				43				11
Всего видов		43	50	36	71				

Примечание. Видовое богатство – общее число видов сосудистых растений, отмеченных на микросайтах разных типов; видовая насыщенность – среднее число видов сосудистых растений на площадке 0.25 м².

принятой методикой (Родин и др., 1968) в микросайтах каждого типа отбирали монолиты размером 0.5 × 0.5 м (глубина монолита определялась глубиной корнеобитаемого слоя) не менее чем в трехкратной повторности (всего 110 монолитов). Так как на валежинах нулевой стадии разложения не развит травяно-кустарничковый и моховой покров, образцы для получения данных по фитомассе не были отобраны. Из каждого монолита тщательно выбирали сосудистые растения и мхи по видам. Растения разделяли на ассимилирующую и неассимилирующую части, высушивали до абсолютно сухого состояния и взвешивали по общепринятой методике (Уткин, 1975). В работе приведена масса всех сосудистых растений и моховой синузии в целом.

Общую значимость различий между фитомассой сосудистых растений в разных микросайтах оценивали с помощью однофакторного дисперсионного анализа. Попарное сравнение микросайтов по фитомассе проводилось с использованием критерия Тьюки (Zag, 1999). Анализ выполнен как для сравнения фитомассы растений отдельных эколого-ценотических групп (наиболее представленных), так и для общей фитомассы всех сосудистых растений.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

1. ПП № 1 расположена на первой надпойменной террасе правого берега р. Печоры. Абсолютная высота – 265 м. В древесном ярусе по сумме площадей поперечных сечений стволов преобладает ель, доли пихты и березы значительно меньше, доля кедра минимальная (см. табл. 1). Древостой абсолютно разновозрастный: ель представлена шестью классами возраста (один класс – 40 лет), пихта – четырьмя. Общее проективное покрытие (ОПП) травяно-кустарничкового покрова – 70–90%, доминируют две ЭЦГ: Br_dw и Br_sh; видовое богатство и видовая насыщенность небольшие (см. табл. 2); ОПП мохового покрова – 70–90%; содоминируют бореальные мхи *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, часто встречаются *Ptilium crista-castrensis*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, а также виды рода *Dicranum*. Почва – ржавозем торфянисто-глеевый.

2. ПП № 2 расположена на первой террасе правого берега р. Печоры. Абсолютная высота – 265 м. В древесном ярусе по сумме площадей поперечных сечений стволов, как и на ПП № 1, преобладает ель, но относительное участие пихты здесь значительно больше, доли березы и кедра наименьшие (см. табл. 1); древостой также абсолютно разновозрастный. ОПП травяно-кустарничкового покрова – 60–70%. Как и в сообществах ку-

старничково-зеленомошной подсекации, здесь доминируют две ЭЦГ: Vg_dw и Vg_sh, но доля видов второй группы значительно больше. Кроме того, заметно больше видовое богатство и видовая насыщенность сосудистых растений (см. табл. 2). ОПП мохового покрова – 60–80%. Состав и количественное участие видов синузии зеленых бореальных мхов такое же, как на ПП № 1. Почва – ржавозем грубогумусный типичный.

3. ПП № 3 расположена на средней части склона р. Печоры. Абсолютная высота – 430 м. В древесном ярусе по сумме площадей поперечных сечений стволов преобладает пихта, доля ели значительно меньше, доли березы и кедра минимальные (см. табл. 1). Древостой разновозрастный: ель и пихта представлены пятью, кедр – двумя классами возраста. ОПП травяно-кустарничкового покрова – 85–90%. В отличие от сообществ двух предыдущих подсекаций здесь абсолютно доминирует вид из ЭЦГ TFr – *Dryopteris dilatata*, крупный папоротник, который сильно затеняет почву и развивает мощную сеть корней и корневищ. Под его пологом встречаются виды групп Vg_dw и Vg_sh, но обилие их мало; видовое богатство и видовая насыщенность минимальные среди сообществ всех четырех подсекаций (см. табл. 2). ОПП мохового покрова – 10–30%; в сообществах этой подсекации, как и в двух предыдущих, обычны такие бореальные мхи, как *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Ptilium crista-castrensis*; встречаются *Plagiothecium laetum*, *Sciurohypnum reflexum*, виды родов *Brachythecium* и *Dicranum*. Почва – подзол иллювиально-железистый гумусовый.

4. ПП № 4 расположена в седловине между горой Медвежья и хр. Яны-Пупу-Нёр. Абсолютная высота – 470 м. В древесном ярусе по сумме площадей поперечных сечений стволов содоминируют пихта и ель, доля березы минимальная (см. табл. 1). Древостой абсолютно разновозрастный: ель представлена шестью, а пихта – пятью классами возраста. ОПП травяно-кустарничкового покрова – 60–80%. В сообществах этой подсекации доминируют виды группы Vg_ТН, среди которых наибольшие баллы обилия-покрытия у *Aconitum septentrionale*. По общему числу видов сосудистых растений (видовое богатство, видовая насыщенность) сообщества этой подсекации наиболее богаты (см. табл. 2). ОПП мохового покрова – 20–40%; помимо бореальных мхов, которые присутствуют в сообществах всех рассмотренных подсекаций, встречаются *Rhodobryum roseum*, *Sciurohypnum reflexum*, виды родов *Brachythecium*, *Mnium* и *Plagiothecium*. Почва – бурозем глееватый.

На исследованных ПП полный набор микросайтов найден в сообществах бореально-высокотравной подсекации (Запрудина, Смирнов, 2010). В сообществах остальных подсекаций не обнаружены микросайты бугров и западин, поскольку

большая часть деревьев обламывается в основании стволов в результате поражения грибами. В связи с медленными темпами разложения валежины 3 и 4 стадий разложения на ПП № 1 и № 2 отсутствовали.

Сравнение описаний показало, что микрогруппировки пристволовых повышений так же, как и валежин 1-й и 2-й стадий, близки между собой по значениям показателей альфа-разнообразия в сообществах всех исследованных секций. Минимальные значения видового богатства и насыщенности отмечены в микрогруппировках валежин 1-й стадии разложения (см. табл. 2). На валежинах 2-й стадии разложения видовое богатство значительно выше и сходно с таковым пристволовых повышений, в то время как видовая насыщенность приблизительно одинаковая.

Микрогруппировки подкрановых и межкрановых участков также сходны по показателям альфа-разнообразия во всех исследованных сообществах, кроме сообществ бореально-высокотравной подсекации, где они отличаются по максимальным значениям этих показателей. В сообществах бореально-высокотравной подсекации высокие значения видового богатства выявлены также в микрогруппировках валежин 3-й и 4-й стадий разложения, бугров и западин всех стадий развития (см. табл. 2).

Сходство микрогруппировок растений указанных микросайтов проявляется также по показателям константности и доминирования. Во всех выделенных типах микросайтов сообществ кустарничково-зеленомошной подсекации высококонстантны бореальные и боровые кустарнички: *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Linnaea borealis*, а также бореальные зеленые мхи: *Hylocomium splendens* и *Pleurozium schreberi*. Виды этих групп доминируют (табл. 3). Однотипность структуры доминирования и константности во всех выделенных микросайтах сообществ данной подсекации свидетельствует о сходстве экотопических условий микросайтов. Это в свою очередь объясняет невысокие значения альфа-разнообразия и моно- или олигодоминантность напочвенного покрова.

Сходные особенности выявлены и в сообществах бореально-мелкотравно-зеленомошной и крупнопапоротниковой подсекаций, но здесь в микрогруппировках микросайтов всех типов высококонстанты и доминируют виды бореальных мелких трав: *Gymnocarpium dryopteris*, *Majanthemum bifolium*, *Oxalis acetosella*, а также перечисленные ранее зеленые мхи. Сообщества этих подсекаций отличаются тем, что на валежинах 1-й стадии разложения в сообществах крупнопапоротниковой подсекации среди сосудистых растений отсутствуют доминанты и высококонстантные виды сосудистых растений; они есть только среди зеленых мхов (см. табл. 3).

Таблица 3. Доминантные и высококонстантные виды микросайтов разных типов в сообществах разных подсекций

Виды	ЭЦГ	Типы микросайтов и номера пробных площадей																					
		ПР				ПК				МК				B1				B2				B3	B4
		1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	4	4
Сосудистые растения																							
<i>Vaccinium myrtillus</i>	Br_dw	V				V				V				IV				V					
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	Br_dw	V	IV			V	IV							IV				V					
<i>Linnaea borealis</i>	Br_dw	IV	V			V	V	V						V	V			V	IV	V	IV	V	V
<i>Avenella flexuosa</i>	Br_sh					IV																	
<i>Fragaria vesca</i>	Br_sh									IV													IV
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	Br_sh		V			IV				V	V								IV	IV			V
<i>Luzula pilosa</i>	Br_sh						IV																IV
<i>Calamagrostis obtusata</i>	Br_sh															V							
<i>Majanthemum bifolium</i>	Br_sh		V	V	IV		V	V	V		IV	V	IV										IV
<i>Melampyrum sylvaticum</i>	Br_sh																						
<i>Oxalis acetosella</i>	Br_sh		V	V	V		V	V	IV		V	V	V		V			V	V	V	V	V	V
<i>Rubus saxatilis</i>	Br_sh								IV				IV									IV	V
<i>Trientalis europaea</i>	Br_sh					V	V	V			IV	IV	IV						IV	IV	IV	IV	V
<i>Aconitum septentrionale</i>	Br_TH								V				IV										V
<i>Atragene sibirica</i>	Br_TH																						IV
<i>Chamaerion angustifolium</i>	Br_TH																						
<i>Crepis sibirica</i>	Br_TH																						
<i>Delphinium elatum</i>	Br_TH																						
<i>Diplazium sibiricum</i>	Br_TH																						
<i>Geranium sylvaticum</i>	Br_TH															V							V
<i>Paeonia anomala</i>	Br_TH																						
<i>Rubus idaeus</i>	Br_TH			IV																IV			
<i>Thalictrum minus</i>	Br_TH																						
<i>Valeriana wolgensis</i>	Br_TH																						
<i>Dryopteris dilatata</i>	Br_TFr								V				V										
<i>Lathyrus vernus</i>	Nm								IV														
<i>Milium effusum</i>	Nm																						IV
<i>Stellaria holostea</i>	Nm															IV							IV
<i>Stellaria nemorum</i>	Nt																						V
Мхи																							
<i>Eurhynchium angustirete</i>									IV														
<i>Hylocomnium splendens</i>		IV	IV	IV		V	IV	IV				IV			IV		V						
<i>Plagiomnium cuspidatum</i>																							IV
<i>Plagiothecium laetum</i>				IV																			
<i>Pleurozium schreberi</i>		V	IV	IV		V	V	V			V	V			V	V	V	IV	V	V	V	IV	IV
<i>Polytrichum commune</i>																							
<i>Ptilium crista-castrensis</i>						IV										IV						IV	IV
<i>Rhodobryum roseum</i>																							IV
<i>Sphagnum girgensohnii</i>																							
<i>Sciurohypnum reflexum</i>																							

Примечание. Характеристику типов микросайтов см. табл. 2, эколого-ценотических групп видов (ЭЦГ) – в тексте. Серым цветом показаны доминанты (баллы по шкале Браун-Бланке – 3 и более), римские цифры – виды четвертого и пятого классов постоянства.

Таблица 4. Доля микросайтов разных типов на постоянных пробных площадях, %

Микросайты		Номер пробной площади			
		1	2	3	4
Межкروновые участки		34.43	20.48	32.11	44.96
Подкroновые участки	<i>Picea obovata</i>	32.52	31.49	17.50	22.96
	<i>Abies sibirica</i>	19.98	34.46	20.93	25.57
	<i>Pinus sibirica</i>			22.30	
Пристволовые повышeния				0.55	
Яма	1-я стадия				0.42
	2-я стадия				0.25
	3-я стадия				0.59
Бугор	1-я стадия				0.51
	2-я стадия				0.41
	3-я стадия				0.67
Валежина	0-я стадия	4.02	3.34	2.41	1.32
	1-я стадия	7.02	5.89	2.07	0.49
	2-я стадия	2.03	4.34	2.68	0.34
	3-я стадия				0.51
	4-я стадия				0.65

Наиболее полный набор микросайтов выявлен в сообществах бореально-высокотравной подсекции (см. табл. 2). Здесь доминанты и высококонстантные виды относятся к ЭЦГ *Bg_sh*, *Bg_TH*, *Nm* и *Nt* (см. табл. 3), однако полный список видов включает бореальные и боровые кустарнички и крупные папоротники. Полноценное присутствие ЭЦГ типично таежных растений (*Bg_dw* и *Bg_sh*) в сообществах этой подсекции обеспечивается за счет постоянного появления новых валежин.

Следует отметить, что присутствие полного набора ЭЦГ видов сосудистых растений свидетельствует о значительном разнообразии экотопов в сообществах бореально-высокотравной подсекции. Это в свою очередь объясняет самые высокие значения альфа-разнообразия сообществ данной секции по сравнению с сообществами всех остальных исследованных секций и полидоминантность напочвенного покрова. Помимо повсеместно присутствующих зеленых мхов, в сообществах рассматриваемой подсекции высококонстантны *Plagiomnium cuspidatum* и *Rhodobryum roseum*.

Определение доли микросайтов разных ПП показало, что суммарно доля подкroновых участков колеблется примерно от 50 до 70%, межкroновых — от 20 до 40% и более (табл. 4). Соответственно суммарная фитомасса сосудистых растений и зеленых мхов в микрогруппировках подкroновых участков в 1.5–2.0 раза больше, чем в межкroновых.

Доля микросайтов межкroновых участков минимальна в сообществах бореально-мелкотрав-

но-зеленомошной и максимальна — в бореально-высокотравной подсекции, пропорционально различается и фитомасса микрогруппировок этих микросайтов. Доля валежин наибольшая в сообществах бореально-мелкотравно-зеленомошной и наименьшая в бореально-высокотравной подсекции. Можно предположить, что в сообществах первой подсекции валежины разлагаются более медленно в связи с неполнотой блоков деструкторов, как это было показано в южнотаежных лесах (Спирин, Широков, 2002). Доля микросайтов остальных типов, обнаруженных только на ПП № 4, составляет несколько процентов, однако их вклад в альфа-разнообразие сообществ (см. табл. 2) и фитомассу напочвенного покрова весьма существенный (табл. 5). Так, суммарная фитомасса сосудистых растений и зеленых мхов микросайтов валежин, бугров и западин, начиная с первых стадий преобразования, сравнима с фитомассой подкroновых и межкroновых пространств соответствующих сообществ. Это подчеркивает большую ценотическую роль элементов ВПК в формировании фитомассы напочвенного покрова.

Сравнение суммарной фитомассы сосудистых растений и зеленых мхов (кг/1 га), формирующейся в сообществах разных секций, выявило следующие особенности: максимальная фитомасса развивается в сообществах крупнопапоротниковой, минимальная — бореально-мелкотравно-зеленомошной секций. При этом доля сосудистых растений в исследованных сообществах составляет на ПП № 1 — 63%, на ПП № 2 — 68%, на ПП № 3 — 75%, на ПП № 4 — 97%. Таким обра-

Таблица 5. Абсолютно сухая фитомасса сосудистых растений/мхов на микросайтах (г/1 м²) и на пробных площадях, (кг/1 га)

Микросайты		Номер пробной площади			
		1	2	3	4
Число монолитов		15	15	18	62
Межкрупные участки		204.9/143.3	259.9/54.4	1134.7/3.5	544.5/12.8
Подкрупные участки	<i>Picea obovata</i>	180.9/126.7	188.8/85.5	582.0/14.2	374.3/1.7
	<i>Abies sibirica</i>	327.5/104.4	185.5/78.3	755.5/25.0	220.3/7.0
	<i>Pinus sibirica</i>			1126.4/12.2	
Пристволовые повышения					153.6/61.7
Яма	1-я стадия				92.8/0.6
	2-я стадия				88.9/36.8
	3-я стадия				182.0/20.9
Бугор	1-я стадия				283.2/24.1
	2-я стадия				120.1/89.5
	3-я стадия				151.54/197.7
Валежина	1-я стадия	52.4/188.2	25/256.1	35.9/343.5	17.3/258.6
	2-я стадия	242.1/165.7	128.2/170.7	545.8/83.4	72.2/219.9
	3-я стадия				107.3/192.1
	4-я стадия				249.5/27.9
Общая фитомасса, кг/1 га	Сосуд. растения	1947.9	1705.2	6831.6	3905.6
	Мхи	1157.6	804.0	418.7	136.4
Фитомасса сосудистых растений, кг/1 га	Ежегодно опадающие надземные органы	212.8	319.2	1314.5	1435.6
	Многолетние органы	1734.5	1385.9	5506.4	2469.8

зом, от сообществ кустарничково-зеленомошной секции к сообществам бореально-высокотравной доля сосудистых растений значительно возрастает, а доля зеленых бореальных мхов становится минимальной. Это особенность хорошо коррелирует с изменением доли ежегодно опадающих наземных органов в этом же ряду сообществ: на ПП № 1 она составляет 11%, на ПП № 2 – 19%, на ПП № 3 – 19%, а на ПП № 4 – 37%. Следует отметить огромную долю многолетних подземных органов – корневищ и придаточных корней *Dryopteris dilatata* – абсолютного доминанта в сообществах крупнопапоротниковой подсекции. Определение возраста живой части корневищ этого вида по числу ежегодно образующихся вай показало, что он может достигать 100 лет и более. Формирование огромной фитомассы чрезвычайно медленно разлагающихся подземных органов *Dryopteris dilatata* существенно замедляет процесс внедрения в крупнопапоротниковые сообщества других видов напочвенного покрова и затрудняет возобновление древесных видов.

В результате дисперсионного анализа обнаружены значимые различия (на уровне 5%) сообществ бореально-высокотравной и крупнопапоротниковой подсекций (ПП № 3 и 4) от сообществ

кустарничково-зеленомошной и бореально-мелкотравно-зеленомошной подсекций (ПП № 1 и 2) для сосудистых растений по показателям общей фитомассы, фитомассы ежегодно опадающих и многолетних органов; для зеленых мхов – общей фитомассы, фитомассы ассимилирующих и неассимилирующих органов.

Одновременно значимые различия выявлены между общей фитомассой как сосудистых растений, так и мхов валежин 1-й стадии разложения и общей фитомассой каждого из остальных типов микросайтов в сообществах всех секций. Также значимо различаются суммарные фитомассы сосудистых растений и зеленых мхов между сообществами крупнопапоротниковой подсекции и всеми остальными.

В сообществах бореально-высокотравной секции выявлены значимые различия между фитомассой валежин 4-й (последней) стадии разложения и микросайтов межкрупных участков. Отсутствие значимых различий между 1-й и 2-й, с одной стороны, и 3-й и 4-й стадиями валежин, с другой, подчеркивает непрерывный характер микросукцессионных процессов в высокотравных лесах, наиболее четко проявляющихся при исследовании зарастания валежин.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование напочвенного покрова сообществ темнохвойных лесов Печоро-Ильчского заповедника, относящихся к четырем подсекциям, выявило их существенное разнообразие. Наибольшее видовое разнообразие, наиболее сложная эколого-ценотическая структура и полидоминантность характерны для сообществ бореально-высокотравной подсекции, где в полной мере выражена микро мозаичная организация напочвенного покрова. Наименьшее видовое разнообразие и простая эколого-ценотическая структура напочвенного покрова характерны для сообществ крупнопоротниковой подсекции. Это обусловлено двумя причинами: отсутствием полноценного развития ветровально-почвенных комплексов и абсолютной монодоминантностью.

Определение фитомассы сосудистых растений и мхов показало значимость вклада микросайтов разных типов в суммарную фитомассу напочвенного покрова. Во всех исследованных сообществах, кроме сообществ кустарничково-зеленомошной подсекции, наибольший вклад в суммарную фитомассу зеленых мхов вносят микросайты валежин 1-й – 3-й стадий разложения, наибольший вклад в суммарную фитомассу сосудистых растений – микросайты всех остальных типов. В сообществах кустарничково-зеленомошной секции фитомасса зеленых мхов составляет значительную долю суммарной фитомассы микросайтов всех типов.

Минимальная доля фитомассы ежегодно поступающих в опад органов сосудистых растений и большая доля бореальных зеленых мхов в общей фитомассе напочвенного покрова сообществ кустарничково-зеленомошной подсекции обуславливают относительно медленную минерализацию опада, формирование кислой реакции среды в горизонтах почвенной подстилки и формирование профиля альфе-гумусового подзола.

Максимальная доля фитомассы ежегодно поступающих в опад органов сосудистых растений и минимальная доля бореальных зеленых мхов в общей фитомассе напочвенного покрова сообществ бореально-высокотравной подсекции обуславливают формирование опада с более высокой зольностью и содержанием кальция, его быструю минерализацию и формирование гумусового аккумулятивного горизонта.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований ОБН РАН “Биоразнообразии и динамика генофондов” и РФФИ (проекты № 07-04-00565, 10-04-00355).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бовкунов А.Д., Семиколенных А.А., Алейников А.А., Ухтомский В.Г.* Основные типы почв темнохвойных лесов нижнего участка бассейна реки Большая Порожня (приток р. Печоры) // Труды Печоро-Ильчского заповедника. Сыктывкар, 2010. Вып. 16. С. 23–31.
- Васенев И.И., Таргульян В.О.* Ветровал и таежное почвообразование (режимы, процессы, морфогенез почвенных сукцессий). М.: Наука, 1995. 247 с.
- Запрудина М.В., Смирнов В.Э.* Микро мозаичная организация травяно-кустарничкового и мохового покрова высокотравных пихто-ельников с кедром нижней части бассейна реки Большая Порожня (приток р. Печоры) // Труды Печоро-Ильчского заповедника. Сыктывкар, 2010. Вып. 16. С. 60–68.
- Заугольнова Л.Б.* Инвентаризация типологического разнообразия лесной растительности Европейской России // Мониторинг биологического разнообразия лесов России: методология и методы / Отв. ред. А.С. Исаев. М.: Наука, 2008. С. 174–192.
- Игнатов М.С., Игнатова Е.А.* Флора мхов средней части Европейской России. М.: КМК. 2003. Т. 1. С. 1–608; 2004. Т. 2. С. 611–960.
- Корчагин А.А.* Растительность северной половины Печоро-Ильчского заповедника // Тр. Печоро-Ильчского заповедника. М., 1940. Вып. 2. 416 с.
- Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России. М.: Научный центр, 2000. 185 с.
- Родин Л.Е., Ремезов Н.П., Базилевич Н.И.* Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах. Л.: Наука, 1968. 145 с.
- Скворцова Е.Б., Уланова Н.Г., Басевич В.Ф.* Экологическая роль ветровалов. М.: Лесн. пром-сть, 1983. 192 с.
- Смирнов Н.С., Браславская Т.Ю.* Растительность темнохвойных лесов нижней части бассейна реки Большая Порожня (приток р. Печора) // Труды Печоро-Ильчского заповедника. Сыктывкар, 2010. Вып. 16. С. 149–156.
- Спирин В.А., Широков А.И.* Особенности динамики деструкции валежа в ненарушенных южно-таежных фитоценозах // Микология и фитопатология. 2002. Т. 37 (1). С. 22–23.
- Стороженко В.Г.* Грибные дереворазрушающие комплексы в генезисе еловых биогеоценозов: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1994. 43 с.
- Уткин А.И.* Биологическая продуктивность лесов: Методы изучения и результаты // Лесоведение и лесоводство: Итоги науки и техники. М.: ВИНТИ, 1975. Т. 1. С. 9–189.
- Флора и растительность Печоро-Ильчского биосферного заповедника. Екатеринбург: УрО РАН, 1997. 384 с.
- Черепанов С.К.* Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб.: Мир и семья, 1995. 990 с.
- Zar J.H.* Biostatistical Analysis. New Jersey: Prentice Hall, 1999. 663 p.
- Интернет ресурс <http://mfd.cepl.rssi.ru/flora>